OECOLOGIA BRASILIENSIS
Jacobi, C. M. 2000. Modelamento de rotas de visitação. pp.29-48. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

MODELAMENTO DE ROTAS DE VISITAÇÃO

CLAUDIA MARIA JACOBI

Resumo

A crescente preocupação com a fragmentação e a redução de habitats tem evidenciado a necessidade de realizar estudos integrados da estrutura espacial e os mecanismos de dispersão de populações. Uma série de modelos vêm sendo desenvolvidos para analisar e descrever o movimento de animais e suas conseqüências ecológicas. Este trabalho focaliza o estudo do movimento de insetos através de modelos individuais representados pela análise de rotas, e faz uma revisão das aplicações da técnica de modelamento de rotas em diversas linhas de pesquisa. A utilidade e as limitações de dois modelos muito usados são comentados em detalhe e comparados com modelos alternativos.

Abstract

The increasing concern with habitat fragmentation and reduction has shown the need to integrate studies of spatial structure with mechanisms of population dispersal. A series of models are currently being developed to analise and describe animal movement and its ecological consequences. This paper focuses on the study of insect dispersal by means of individual models represented by the analysis of movement tracks, and reviews the applications of this technique in several research lines. The usefulness and limitations of two well-known models are explained in detail, and compared with alternative models.

Introdução

O conhecimento dos padrões de dispersão de organismos é fundamental para desvendar aspectos evolutivos e ecológicos relacionados com a dinâmica de uma população, ou as interações entre populações. Devido à alteração drástica da paisagem terrestre pela mão do homem, representada principalmente pelo processo acelerado de fragmentação e redução de habitats (Wilcove *et al.*, 1986; Kareiva, 1989; Noss, 1991), o estudo integrado da dispersão de organismos e da estrutura espacial do ambiente tem se tornado indispensável para resolver aspectos práticos, como a dinâmica de espécies invasoras (Lewis & Kareiva, 1991; Hengeveld, 1994; Shigesada *et al.*, 1995), a recuperação de áreas devastadas (Gross, 1990; MacMahon, 1990) e de espécies em extinção (Opdam, 1990; Schumaker, 1996), e o gerenciamento de paisagens agrícolas e reservas (Quinn & Harrison, 1988; Kareiva, 1989; Kareiva *et al.*, 1992).

Os exemplos acima referem-se a problemas cuja solução define-se somente em grandes escalas, onde a geometria do habitat recebe grande atenção, principalmente na área da ecologia da conservação (Schumaker, 1996). Em contrapartida, a dispersão e a migração de organismos como resposta à estrutura espacial têm sido processos pouco investigados em ecologia (mas vide revisão de Ims, 1995), se comparados com áreas tais como genética de populações, biogeografia, e epidemiologia (Hengeveld, 1989). Estas disciplinas costumam enfatizar o efeito da difusão de organismos na dinâmica de populações em grandes escalas, sem tratar do deslocamento de indivíduos e seu efeito nas interações ecológicas em pequena escala. No entanto, é consenso que a mecânica do deslocamento de indivíduos é uma ferramenta de destaque no estudo de diversas áreas da ecologia.

Abordagens populacional e individual no estudo do movimento

Uma série de modelos vêm sendo utilizados para analisar e descrever o movimento de animais, e deduzir suas conseqüências biológicas. Estes estudos têm se desenvolvido particularmente com insetos, devido à relativa facilidade de observação do deslocamento de indivíduos. Existem duas formas básicas de abordar a análise do movimento. O enfoque individual, conhecido como Lagrangiano, baseia-se na perspectiva do animal em movimento e sua percepção do ambiente. O enfoque populacional, ou Euleriano, fixa um ponto no espaço através do qual passam fluxos de densidades populacionais dos organismos em questão. Cada uma destas perspectivas vale-se de modelos próprios para representar o movimento: a individual utiliza simulações ou descrições estatísticas baseadas em passeios aleatórios, enquanto que a populacional analisa os movi-

mentos através de equações de difusão. Estas perspectivas estão relacionadas, e o estudo conjunto de ambas é o ideal, mas raramente aplicável na prática.

Qual é a importância de estudar detalhadamente o movimento de indivíduos para a ecologia de populações? O enfoque individual tem a vantagem de que permite deduzir padrões populacionais a partir de comportamentos individuais, mas o contrário não é verdadeiro, pelo menos de forma simples e biologicamente direta. A observação de indivíduos no espaço e no tempo fornece uma informação detalhada sobre o seu movimento, e deveria ser feita sempre que possível. No entanto, exige mais esforço amostral, e em muitos estudos não é necessário se obter dados sobre os indivíduos, bastando uma análise no nível da população.

Rotas de visitação

Os insetos percorrem um habitat obedecendo certos critérios biológicos de deslocamento, como por exemplo efetuar pousos para se alimentar, ou permanecer mais tempo em locais adequados para oviposição. As trajetórias que resultam desta movimentação são conhecidas como 'rotas de visitação', e a sua modelagem encaixa-se dentro da perspectiva Lagrangiana, ou individual. De modo geral todos os modelos deste grupo incorporam propriedades significativas do deslocamento do inseto, como a distância percorrida, a direcionalidade, a sinuosidade, e variações no deslocamento associadas ao encontro de inimigos ou de um recurso de interesse, como alimento e locais de oviposição (Marsh & Jones, 1988). Para poder quantificar rotas individuais, a trajetória do organismo tem que ser descrita de forma simplificada, o que tem sido feito fazendo uso do conceito de passeios aleatórios (random walks). Isto não significa que o deslocamento dos insetos seja ao acaso, mas que pode ser descrito por modelos que incorporam diversos graus de aleatoriedade, como a independência entre distância de vôo e desvios na rota, e as distribuições de probabilidades de distâncias e ângulos de desvio. Alguns trabalhos pioneiros utilizaram estes parâmetros para descrever ou simular movimento, sem no entanto inserí-los em equações (Scotter, 1971; Jones, 1977; Kitching & Zalucki, 1982; Zalucki & Kitching, 1982). De extrema importância é a extrapolação de resultados de rotas nos estudos de difusão de populações (Skellam, 1951; Scotter *et al.*, 1971).

Aplicações

O conhecimento dos padrões de dispersão é particularmente útil em algumas áreas como modelagem de forrageio ótimo, determinação do fluxo gênico de plantas polinizadas por insetos, controle de pragas através da dinâmi-

ca predador-presa, conservação e manipulação de paisagens, e respostas gerais de herbívoros à geometria da paisagem. O modelamento de rotas já foi aplicado em vários dos problemas mencionados acima, e tem potencial para contribuir ao estudo de todos eles.

Heterogeneidade espacial e herbivoria

Inúmeros trabalhos ecológicos, tanto empíricos quanto teóricos, têm mostrado a influência do arranjo espacial da vegetação nos danos causados por herbívoros. A textura das plantas (Kareiva & Perry, 1989), a diversidade de espécies junto com a escala de fragmentação (Bergelson & Kareiva, 1987; Garcia & Altieri, 1992; Turchin & Thoeny, 1993; Grez & González, 1995) afetam os movimentos de herbívoros na sua procura por alimento. Nesta categoria podem ser incluídos os deslocamentos de folívoros, florívoros, e até fêmeas à procura de locais para oviposição, para garantir o alimento das larvas (Jones, 1977; Root & Kareiva, 1984). A maioria destes trabalhos foram realizados em paisagens agrícolas em pequena escala para verificar os efeitos da herbivoria. Outros, como Cain (1985), e Gross *et al.*(1995) aplicaram estas idéias em simulações, manipulando regras de deslocamento de herbívoros em paisagens heterogêneas.

Relações predador-presa

Assim como a movimentação de herbívoros depende da distribuição dos recursos alimentares, o deslocamento de insetos entomófagos é função da distribuição da presa, e também pode ser modificado pela geometria da paisagem ou topografia das plantas (Kareiva & Perry, 1989). Entender como estes parâmetros afetam o comportamento é fundamental para efetivar o controle biológico de pragas (Kareiva *et al.*, 1992). Estudos sobre o movimento individual de herbívoros e seus predadores fornecem subsídios sobre o melhor modo de espaçar e isolar cultivos, incluindo técnicas de manejo como a de culturas mistas.

Um caso importante de controle biológico que tem sido estudado mediante a análise do deslocamento de predadores é o das joaninhas (Coleoptera:Coccinellidae) (Kareiva, 1984). Os predadores naturais mais comuns dos pulgões ou afídeos (Homoptera:Aphididae) são as joaninhas, conhecidas pela sua voracidade tanto no estágio larval quanto adulto. Kareiva & Odell (1987) utilizaram equações diferenciais associadas a dados experimentais de deslocamento para elucidar como joaninhas do gênero *Coccinella* conseguem controlar populações de afídeos. Observaram que joaninhas restringem sua área de predação ao encontrar grandes colônias de pulgões ("area-restricted search"), dilatando o tempo de permanência na região. Chegam inclusive a desprezar indivíduos

isolados ou colônias pequenas, se houver maiores a disposição, o que evita o completo desaparecimento dos pulgões (Turchin & Kareiva, 1989).

Papel dos insetos no fluxo gênico de espécies vegetais

Aspectos negativos da dispersão do pólen incluem o risco de contaminação de cultivos, a invasão de plantas exóticas, e outros problemas do escape gênico, como o aumento da agressividade de ervas daninhas pela hibridização com variedades comerciais melhoradas geneticamente. Assim, é de extremo interesse na atualidade, em particular devido aos avanços da engenharia genética, aprofundar os conhecimentos sobre regulação de fluxo gênico em paisagens com diversos graus de isolamento.

Com exceção de alguns registros curiosos como a dispersão de sementes por abelhas (melitocoria) em *Eucalyptus* (Wallace & Trueman, 1995), o papel principal dos insetos no fluxo gênico de plantas é o de polinizador (dispersor de pólen). O fluxo gênico em plantas é geralmente restrito, devido a que a maioria dos elementos de dispersão dos genes (pólen e sementes) são transportados a distâncias curtas, e isto provoca o isolamento das populações (Levin & Kerster, 1974; Crawford, 1984; Jackson & Clarke, 1991). No caso do pólen, grande parte é contido nas primeiras dezenas de metros (Levin & Kerster, 1974; mas vide Klinger *et al.*, 1991), especialmente se o vetor for um inseto.

A escala em que operam os polinizadores habituais de cada planta pode variar muito, fruto do ajuste entre a capacidade de vôo do polinizador e a estrutura da paisagem (Levin & Kerster, 1974, Manasse, 1992; Morris, 1993; Morris *et al.*, 1994; Bronstein, 1995). Insetos sobrevoam fácilmente áreas sem vegetação de vários metros de largura (Morris, 1993; Morris *et al.*, 1994), de maneira que isto não só não representa um obstáculo mas, pelo contrário, incrementa a dispersão do pólen, o que deve ser levado em conta ao planejar o isolamento de cultivos. Apesar destes conhecimentos, até o presente não tem sido fácil conciliar os resultados de padrões genéticos no espaço com as estimativas de fluxo gênico baseadas no comportamento dos polinizadores. Isto, segundo Waser *et al.* (1996) deve-se em parte à falta de conhecimento das características de dispersão e de forrageamento dos vetores de polinização. A análise de rotas de visitação de insetos polinizadores apresenta-se como uma ferramenta útil para solucionar algumas destas incógnitas.

Conservação e manejo

Se bem que os insetos se adaptam à heterogeneidade da paisagem em pequena escala, existe um limite além do qual as distâncias são grandes demais

para garantir o sucesso da dispersão. Esta distância varia de espécie para espécie. A capacidade de dispersão também varia de acordo com o estágio do organismo. Fêmeas grávidas ou juvenis, por exemplo, podem voar menos (Tammaru *et al.*, 1995), ou usar os recursos de formas diferentes. O conhecimento destas características auxilia nos projetos de recolonização de habitats por espécies ameaçadas de extinção, pois fornecem informações essenciais para alternativas de manejo e recuperação de populações. Por exemplo, a implantação de corredores de habitats depende da estimativa de parâmetros de dispersão da população ameaçada. O intercâmbio gênico entre populações da borboleta azul de Fender (*Icaricia icarioides fenderi*) em pradarias nativas do Oregon (EUA) está sendo avaliado através de estudos de rotas (Schultz, *com. pess.*), e verificou-se que a capacidade de dispersão é maior do que originalmente imaginado. Já outra borboleta, *Euphydrias editha*, não consegue superar escalas maiores de isolamento (Britten *et al.*, 1995). A capacidade de dispersão também interfere em fenômenos ecológicos como a coexistência de herbívoros (Harrison *et al.*, 1995) e a eficiência de polinizadores (Aizen & Feisinger, 1994).

Aspectos metodológicos da modelagem de rotas

Coleta de dados no campo

As rotas de visitação de insetos seriam extremamente complexas e de pouca utilidade se fossem descritas tal e qual os insetos voam (Fig. 1A). No entanto, existem várias formas de simplificar estas trajetórias de vôo, e a adoção de uma em particular depende dos objetivos do trabalho.

O inseto pode visitar uma paisagem à procura de uma planta específica ou partes desta (flores, frutos, folhas). Nestes casos, as rotas podem ser modeladas em função das paradas significativas que for efetuando ao longo do caminho, ligando-se os pontos de parada através de segmentos de reta (Fig. 1B). Exemplos de 'paradas significativas' são comuns: a procura de alimento por polinizadores e fitófagos segue esta regra. A oviposição também é marcada por paradas significativas, nas quais a fêmea coloca os ovos em plantas adequadas à alimentação das larvas, desprezando outros recursos vegetais.

Se a trajetória for contínua (i.e., se o inseto não fizer paradas significativas), os passos podem ser discretizados medindo-se sequencialmente a posição do animal após intervalos de tempo estabelecidos (e.g., Crist *et al.*, 1992).

Para modelar qualquer uma das rotas de visitação mencionadas acima, deve-se medir duas ou, dependendo do modelo, três variáveis que compõem as trajetórias:

a) o comprimento dos segmentos de vôo, medidos em linha reta entre dois pontos de referência (e.g. paradas significativas) consecutivos, para simplificar a trajetória,

b) o ângulo formado pela mudança de direção entre dois segmentos consecutivos,

c) o tempo empregado em percorrer um segmento.

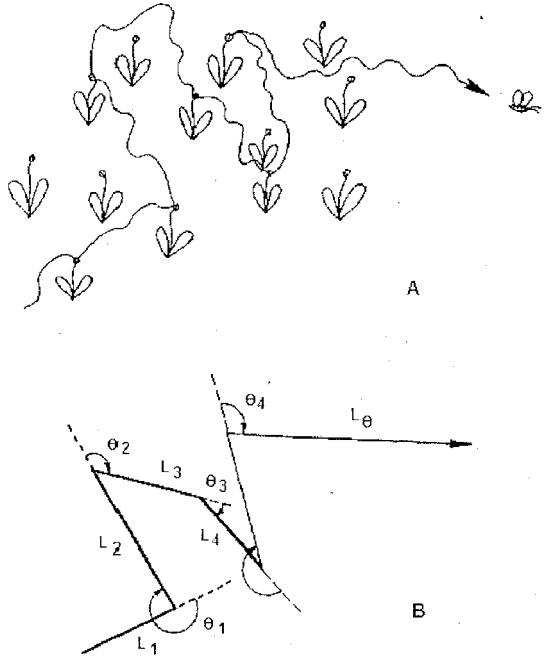

Fig. 1. Rota de visitação de um inseto genérico: A) deslocamento real do indivíduo durante o vôo, B) discretização da rota decompondo-a em segmentos L, e ângulos θ.

Estas variáveis são facilmente medidas no campo, e não exigem equipamento sofisticado, se bem que seja quase indispensável haver dois pesquisadores para registrar os dados, particularmente quando é necessário medir o tempo do percurso. A Tab. 1 mostra um exemplo do registro de uma rota no campo. A dificuldade maior reside em conseguir acompanhar o vôo de um inseto ao longo de muitos segmentos, especialmente se o vôo for irregular, ou rápido, ou ainda se os recursos estiverem afastados e o terreno oferecer dificuldade para o pesquisador caminhar. Turchin *et al.* (1991) fornecem mais detalhes sobre a coleta no campo. É indispensável observar um número razoável de rotas para poder

detectar variações individuais, e obter uma média que reflita o padrão de visitas da espécie.

Tab. 1. Exemplo de anotações de campo para uma rota de visitação. A rota começa com a hora de pouso do inseto na Parada 1, o primeiro segmento L é medido após a segunda parada, e o primeiro ângulo θ após a terceira parada.

Local: plantação Starr (Texas, EUA) Dia: 12/4/94
Polinizador: *Apis mellifera*
Rota nº: 5

Parada	L (cm)	θ	Hora	Comentários
1			10:21:24	pouco vento, inseto coletado
2	50		21:32	após parada 11
3	14	240	21:35	
4	89	130	21:46	
5	25	340	21:59	
6	58	40	22:09	
7	12	90	22:13	
8	42	150	22:19	
9	113	10	22:30	
10	63	20	22:47	
11	60	35	23:02	

Na próxima seção são detalhados dois modelos relativamente simples de análise de rotas de visitação.

Modelos

Kareiva e Shigesada

A metodologia proposta por Kareiva & Shigesada (1983) é amplamente utilizada (e.g., McCullough & Cain, 1989; Turchin *et al.*, 1991), e permite estimar a área teórica visitada por um organismo após um certo número de passos ligados a atividades específicas como herbivoria ou oviposição. Uma limitação do modelo é que não inclui o tempo entre paradas, e portanto os resultados do deslocamento não podem ser aproveitados diretamente em equações de difusão de populações. Uma outra limitação é que não incorpora nenhum parâmetro associado à heterogeneidade espacial.

O modelo usa parâmetros simples do vôo para verificar quão corretamente um modelo especial de passeio aleatório, o correlacionado ("correlated random walk"), poderia descrever ou ainda predizer deslocamentos de insetos

no plano. A Fig. 1A mostra a trajetória típica de um inseto, discretizada na Fig. 1B, de forma a poder ser analisada. Os parâmetros do movimento para a trajetória são: o segmento L entre duas paradas, e o ângulo θ entre dois segmentos consecutivos. A fórmula simplificada para avaliar o deslocamento é:

$$E(R_n^{\,2}) = nE(L^2) + 2E(L)^2\left(\frac{c}{1-c}\right)\left[n - \left(\frac{1-c^n}{1-c}\right)\right]$$

onde

R_n = deslocamento absoluto a partir do ponto de origem da trajetória

n = número de segmentos de vôo

L = comprimento do segmento

c = E(cos θ) = esperança do cosseno de θ

$E(L)^2$, $E(L^2)$ e E(cos θ) são esperanças das respectivas variáveis aleatórias, e tanto L quanto θ são independentes. Na prática, calcula-se a média de §, L, e L^2, a partir dos dados de campo.

Usaremos este marco teórico para analisar dois exemplos sobre o deslocamento de polinizadores. O primeiro compara o comportamento de duas espécies de polinizadores numa mesma paisagem, semelhante ao esquema da Fig. 2. O segundo compara a resposta de uma mesma espécie de polinizador a dois tipos de paisagem.

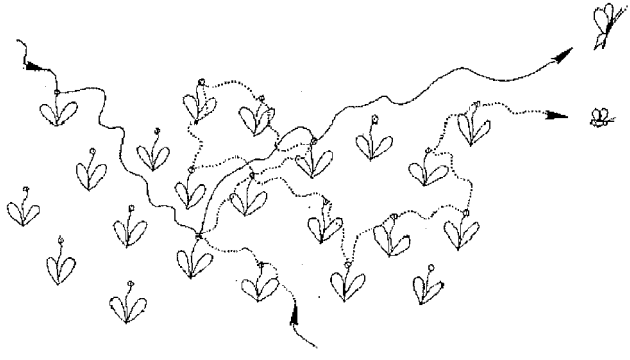

Fig. 2. Rotas de visitação de duas espécies, evidenciando uma diferença no uso de recursos através da variação na direcionalidade e no comprimento dos passos.

Exemplo 1: polinização por Apis sp *e* Bombus sp *em plantações de algodão*

O objetivo da pesquisa era avaliar a eficiência do tipo de polinizador na dispersão de pólen de variedades transgênicas (geneticamente modificadas) de

algodão, para elaborar recomendações sobre como mitigar a hibridização com populações naturais. Tanto a heterogeneidade espacial dentro de cada paisagem quanto a diferença entre os dois locais eram reduzidas, devido à padronização das plantações comerciais de algodão. Isto facilitou a comparação do comportamento de vôo dos polinizadores.

Dois grupos de dados foram analisados: mamangavas (*Bombus* sp) em plantações nos Estados Unidos, e abelhas (*Apis* sp) em plantações na Africa do Sul. As variáveis medidas no campo foram somente duas: segmentos e ângulos entre eles. O número de rotas medidas no campo foi de 10 no caso de *Apis*, e 15 no caso de *Bombus*. O número de segmentos por rota variou de 6 a 12, com uma média de 8.

A Tabela 2 mostra o valor dos parâmetros calculados com base nos dados de campo. Note-se que o deslocamento (m^2), representado pela relação entre $(L)^2$ e (L^2), foi superior em mamangavas, bem como a média do cosseno do ângulo (quanto mais próxima de zero, mais sinuosa a trajetória). Estes valores refletem-se nas curvas esperadas do deslocamento (Fig. 3), sendo a de *Bombus* sp mais escarpada do que a de *Apis* sp, indicando terem rotas mais lineares, e com vôos mais longos. O modelo descreve razoavelmente bem a trajetória de abelhas, cujo deslocamento observado (média das rotas) é um pouco menor que o esperado. Pelo contrário, existe uma discrepância grande entre as curvas esperada e observada de mamangavas: o deslocamento real superou em muito aquele previsto pelo modelo. Estes resultados são similares aos obtidos por Kareiva e Shigesada (1983) para a borboleta *Pieris rapae* se alimentando de néctar, e pode significar que algumas estratégias de forrageamento não se ajustam ao modelo de passeio aleatório testado. Outros modelos alternativos, discutidos mais adiante, poderiam ser mais adequados para descrever estes comportamentos.

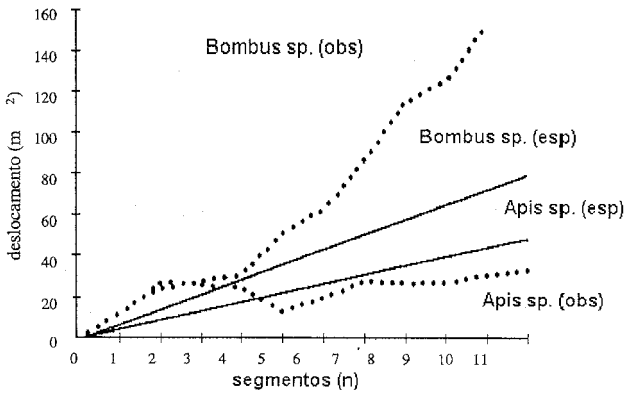

Fig. 3. Deslocamentos observado e esperado de *Apis* sp. e *Bombus* sp. em plantações de algodão, calculados a partir das rotas de visitação.

Tab. 2. Parâmetros das rotas de visitação de dois polinizadores, *Apis* sp. e *Bombus* sp, em plantios de algodão. Os valores foram calculados com base em 10 e 15 trajetórias respectivamente. (L^2) = média dos quadrados dos deslocamentos, $(L)^2$ = quadrado da média dos deslocamentos, $c(\theta)$ = média dos cossenos de θ.

Polinizador	(L^2)	$(L)^2$	$c(\theta)$
Bombus sp.	4.8726	1.85036	0.4404
Apis sp.	4.2865	2.10626	- 0.0187

Exemplo 2: ajuste do vôo de Apis mellifera L. *a duas paisagens*

Este exemplo focaliza a resposta do comportamento de vôo de um polinizador, *Apis mellifera*, a duas paisagens no sul do Texas (EUA): uma natural, representada por uma pradaria, e uma agrícola. Na primeira paisagem os recursos florais de uma espécie herbácea de Compositae estavam distribuídos de forma heterogênea, em agrupamentos densos. Na segunda, uma plantação de melão (*Cucumis melo*), a paisagem era estruturada em fileiras alternadas de alta e baixa densidade. A densidade de recursos florais durante as observacões foi de aproximadamente 52 flores/m^2 na pradaria, e de 42 flores/m^2 na plantação, computando-se uma média de alta e baixa densidade (Jacobi, Gryj & Banks, *ms*.). O número de rotas observadas foi 14 na pradaria e 50 na plantação. O número de segmentos por rota foi de aproximadamente 10 e 8 respectivamente.

A Tabela 3 mostra os valores dos parâmetros de vôo de *A. mellifera*, que refletem o ajuste dos insetos à estrutura da paisagem. O espaçamento entre flores e plantas contribuiu na forma das rotas. Na paisagem natural, com maior densidade de flores, os segmentos de vôo foram menores, e o cosseno do ângulo indica somente uma leve direcionalidade (inércia). Ao contrário, na paisagem agrícola as abelhas responderam a um maior espaçamento entre os recursos, dando como resultado segmentos de vôo maiores. Houve também uma maior direcionalidade nesta paisagem, talvez devido à sua estruturação em faixas estreitas e longas. Estas diferenças dão como resultado um deslocamento (m^2) bem maior na plantação (Fig. 4), tanto no valor esperado de deslocamento quanto no observado. Em ambos os casos , valores observados de deslocamento superaram os esperados, particularmente nos últimos segmentos. Os valores esperados encontram-se, no entanto, dentro dos valores de desvio padrão observados (não mostrados nos gráficos).

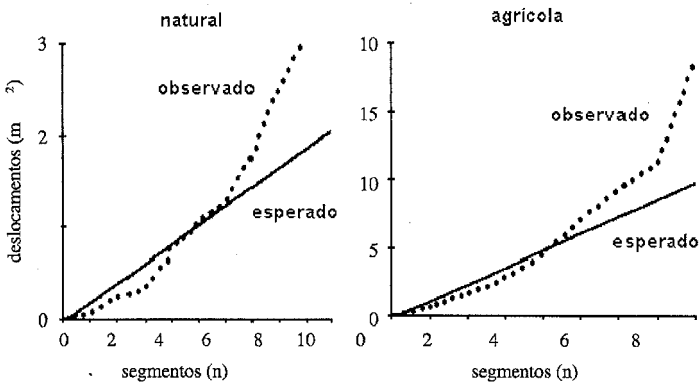

Fig. 4. Deslocamentos observado e esperado de *Apis mellifera* L. em duas paisagens com densidade diferente de recursos: natural e agrícola.

Tab. 3. Parâmetros das rotas de visitação de um polinizador, *Apis mellifera*, em dois tipos de paisagem: natural e agrícola. Os valores foram calculados com base em 14 e 50 trajetórias respectivamente. (L^2) = média dos quadrados dos deslocamentos, $(L)^2$ = quadrado da média dos deslocamentos, c (θ) = média dos cossenos de θ.

Paisagem	(L^2)	$(L)^2$	c (θ)
Natural	0.1448	0.0798	0.2900
Agrícola	0.7363	0.3163	0.4777

Patlak-Turchin

Turchin (1991) propôs uma variante do modelo anterior, baseado em equações diferenciais (Patlak, 1953a, b). Além das variáveis anteriores (segmentos e ângulos), é medido também o tempo de vôo, completando assim os requisitos necessários para seu uso eventual em modelos de difusão de populações. Recomenda-se ler o trabalho de Turchin, onde as equações originais de Patlak aparecem devidamente digeridas e são explicadas de forma extremamente acessível ao leigo.

Um aspecto interessante deste modelo é que leva em conta a heterogenidade espacial, o que permite estimar o "índice de residência" de um organismo num determinado habitat. A seguir detalham-se os estágios para calcular o índice de residência, considerando uma paisagem hipotética com dois habitats adjacentes relativamente bem delimitados (Fig. 5):

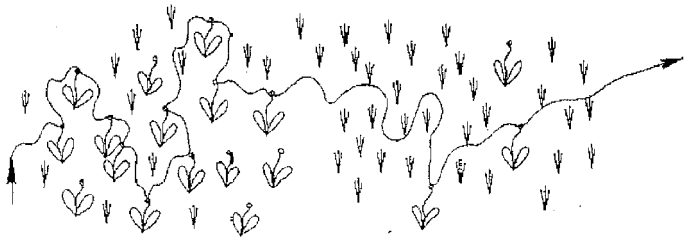

Fig. 5. Mudanças na rota de visitação de um inseto em resposta a variações na paisagem.

1) calcular os parâmetros a partir dos dados das rotas: L, c, como no exemplo anterior, e agora também o tempo t (manteve-se a notação original):
τ_j = tempo médio de duração dos segmentos no habitat j
y_j = cosseno médio do ângulo de virada (equivalente a c) no habitat j
μ_j = comprimento médio dos segmentos (equivalente a E(L)) no habitat j
M_j = média dos quadrados de L (equivalente a $E(L^2)$) no habitat j
2) calcular
$\gamma = M/\mu^2$ (usar a média de ambos os habitats). Parâmetro vinculado ao comprimento do passo.
$\varphi_j = \gamma + (2 - \gamma)\, y_j$ para cada um dos habitats j =1, 2. Este passo simplifica a fórmula.
3) calcular o expoente α, relacionado com a sinuosidade da trajetória

$$\alpha = \frac{2(\mu_2 - \mu_1)}{(2-\gamma)(\varphi_1\mu_2 - \varphi_2\mu_1)}$$

4) calcular o índice de residência ρ_j, para cada um dos habitats j =1, 2

$$\rho_j = \tau_j \varphi_j^{\alpha} \mu_j - \left(\frac{2-2\gamma}{2-\gamma} + \alpha \right)$$

Como vemos, a estimativa do índice de residência precisa de uma série de cálculos adicionais, mas todos eles derivam diretamente das mesmas duas variáveis, o segmento L e ângulo θ, medidas no campo. O tempo médio para percorrer cada segmento é usado somente para calcular o índice de residência ρ_j.

A adoção deste modelo nem sempre é aconselhada: deve ser lembrado que muitas vezes é irrelevante para o objetivo da pesquisa levantar dados sobre o tempo do percurso. Outras vezes a paisagem não pode ser separada em tipos diferentes: é o caso de recursos florais efêmeros, ou que simplesmente aparecem espalhados, sem se localizar em fragmentos definidos, dependendo da escala de

observação. Outro caso seria o Exemplo 2 detalhado acima, em que a paisagem está estruturada em inúmeras faixas estreitas alternando dois níveis de concentração de recursos (no caso, flores), típicas de cultivos, sendo virtualmente impossível separar a paisagem em dois habitats ao observar rotas de vôo.

Outros modelos

As discrepâncias entre o deslocamento observado e aquele estimado pelo modelo de Kareiva e Shigesada em exemplos como o de *Bombus* sp. indicam que um ou mais pressupostos deste modelo não refletem a realidade biológica do animal. Existem, no entanto, outros modelos menos conhecidos cujos pressupostos fornecem uma possível explicação para as discrepâncias mencionadas.

Marsh & Jones (1988) estruturam a modelagem de rotas em quatro modelos de deslocamento com variações importantes nos mecanismos ecológicos que geram os pressupostos. Os modelos obedecem à combinação de dois critérios:

Independência do Comprimento

O comprimento do segmento de vôo e a direcão do movimento podem ser independentes, quando o animal se orienta, passo a passo, em função de indicações numa vizinhança restrita. Por outro lado, o comprimento do segmento pode depender da direção do movimento relativa a um referencial fixo. Isto ocorre com insetos se movimentando ao longo de gradientes, como borboletas seguindo um gradiente de feromônio: quanto mais forte, mais longo e direcionado o vôo.

Tipo de Direcionalidade

Existem duas grandes divisões baseadas no tipo de orientação que o inseto recebe do ambiente. Os modelos que pressupõem a escolha da direção em função de um referencial fixo são conhecidos como orientados, e um caso bem conhecido é o de abelhas campeiras se orientando por pontos fixos distantes. Aqueles que dependem exclusivamente da direção do passo precedente seriam não orientados. A longo prazo, modelos de movimentos orientados resultam em deslocamentos maiores do que os não orientados, mesmo que dados baseados em rotas curtas não consigam diferenciar entre ambos.

Dentro desta classificação, o modelo de Kareiva & Shigesada pressupõe independência do comprimento e ausência de direcionalidade, além de probabilidades iguais de ângulos à direita e à esquerda. É o mais neutro possível, e serve para alertar, quando ocorre discrepância entre observado e esperado, sobre

mecanismos alternativos de orientação do inseto. O deslocamento de *Bombus* (Fig. 3) poderia ser melhor caracterizado como orientado.

Restrições e perspectivas

Como qualquer método que envolve modelagem, o uso de rotas de visitação exige cautela na extrapolação de resultados, especialmente em situações em que, além de descrever o comportamento dos indivíduos, pretende-se predizer deslocamentos em escala maior do que a medida no campo.

Na fase de coleta de dados, acompanhar poucos insetos por muitos passos pode provocar diversos tipos de erro. Indivíduos velozes ou de comportamento imprevisível seriam perdidos após poucos passos e portanto estariam menos representados na amostra. Turchin *et al.* (1991) discutem estas desvantagens e sugerem várias alternativas para amenizar os erros. De forma a ter maior poder estatístico, além das trajetórias longas (de 10 a 15 segmentos), pode-se seguir um número grande de insetos por distâncias menores. Esta estratégia seria útil especialmente se o objetivo fosse aplicar os dados a equações de difusão. Apesar destas precauções, Cain (1991) alerta para o fato de que não necessariamente parâmetros de dados observados por um certo tempo podem predizer deslocamentos a longo prazo.

A escolha de um modelo adequado é mais problemática. Marsh e Jones (1988) mostraram através de simulações que, mesmo com rotas relativamente longas (20 segmentos), o desvio padrão de modelos com pressupostos biológicos diferentes torna eles indistinguíveis, com o risco de adotar o modelo errado para predizer deslocamentos em maior escala.

Apesar destas restrições, é consenso na atualidade que uma série de pesquisas ecológicas, principalmente aquelas vinculadas aos efeitos da heterogeneidade espacial na dinâmica de populações, devem incluir uma análise detalhada dos diversos níveis de dispersão de organismos. Ainda são escassas as evidências empíricas que apoiem muitos dos princípios promulgados pelas análises teóricas, principalmente devido ao desconhecimento das múltiples formas de deslocamento de indivíduos e suas populações. Uma solução é promover uma integração maior de mecanismos ecológicos de dispersão nos modelos.

Agradecimentos

Os estudos de caso mencionados neste trabalho foram realizados durante minha permanência no Depto. de Zoologia na Universidade de Washington, EUA, com bolsa de pós-doutorado da FAPESP. Os dados sobre polinizadores fazem parte de um levantamento mais extenso vinculado ao manejo de cultivos

transgênicos, que está sendo realizado no laboratório do Dr. Peter Kareiva, nessa Universidade. Agradeço a E. Gryj e J. Banks a permissão para citar dados da nossa pesquisa no Texas. A conclusão deste artigo foi realizada com o auxílio de uma bolsa de pesquisador associado (CNPq) no Depto. de Botânica, IB/UNICAMP. Agradeço a Esmeralda Zanchetta Borghi pela confecção dos esquemas das rotas de visitação.

Referências bibliográficas

Aizen, M.A. & Feisinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco serrano". *Ecological Appications* 4:378-392.

Bergelson, J. & Kareiva, P. 1987. Barriers to movement and the response of herbivores to alternative cropping patterns. *Oecologia* 71:457-460.

Britten, H.B.; Brussard, P.F.; Murthy, D.D. & Ehrlich, P.R. 1995. A test for isolation-by-distance in central Rocky Mountain and Great Basin populations of Edith's checkerspot butterfly (*Euphydryas editha*). *Journal of Heredity* 86(3): 204-210.

Bronstein, J.L. 1995. The plant-pollinator landscape. *In*: L. Hansson, Fahrig, L.& Merriam, G. (eds.). *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman and Hall, Londres.

Cain, M.L. 1985. Random search by herbivorous insects: a simulation model. *Ecology* 66(3):876-888.

Crawford, 1984. What is a population? *In*: Shorrocks, B.(ed.). *Evolutionary Ecology*. Blackwell, Oxford.

Crist, T.O.; Guertin, D.S.; Wiens, J.A. & Milne, B.T. 1992. Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* 6:536-544.

Garcia, M.A. & Altieri, M.A. 1992. Explaining differences in flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behaviour. *Entomologia experimentalis et applicata* 62:201-209.

Grez, A.A. & Gonzalez, R.H. 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia* 103(4): 471-474.

Gross, J.E.; Zank, C.; Hobbs, N.T. & Spalinger, D.E. 1995. Movement rules for herbivores in spatially heterogeneous environments: responses to small scale pattern. *Landscape Ecology* 10(4): 209-217.

Gross, K.L, 1990, Mechanisms of colonization and species persistence in plant communities. IN: W.R. Jordan III, Gilpin, M.E. & Aber, J.D. (eds.) *Restoration Ecology*. Cambridge, Cambridge.

Harrison, S.; Thomas, C.D. & Lewinsohn, T.M. 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). *American Naturalist* 145(4): 546-562.

Hengeveld, R. 1989. *Dynamics of biological invasions.* Chapman and Hall, Londres.

Hengeveld, R. 1994. Small-step invasion research. *Trends in Ecology and Evolution* 9:339-342.

Ims, R.A. 1995. Movement patterns related to spatial structures. *In*: Hansson, L. Fahrig, L. & Merriam, G. (eds.). *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman and Hall, Londres.

Jackson, J.F. & Clarke, G.R. 1991. Gene flow in an almond orchard. *Theoretical and Applied* Genetics 82:169-173.

Jacobi, C.M.; Gryj, E.O. & Banks, J. Measuring foraging movements of honeybees under different floral landscapes: is perception of nearest neighbors a safe rule? (*manuscrito*)

Jones, R.E. 1977. Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. *Journal of Animal Ecology* 46:195-212.

Kareiva, P.M. 1984. Predator-prey dynamics in spatially structured populations: manipulating dispersal in a coccinelid-aphid interaction. *In*: Levin, S.A & Hallam, T.G. (eds.) *Lecture notes in biomathematics*, vol. 54. Springer-Verlag, New York.

Kareiva, P.M. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. *In*: May, R.M., Levin, S.A. (eds.) *Perspectives in ecological theory*. Princeton, New Jersey.

Kareiva, P.M.; Morris, W.F. & Jacobi, C.M. 1994. Studying and managing the risk of cross-fertilization between transgenic crops and wild relatives. *Molecular Ecology* 3:15-21.

Kareiva, P.M. & Odell, G. 1987. Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist* 130(2):233-270.

Kareiva, P. & Perry, R. 1989. Leaf overlap and the ability of ladybird beetles to search among plants. *Ecological Entomology* 14:127-129.

Kareiva, P.M.; Settle, W. & Lewis, M. 1992. The significance of vegetation structure as a constraint on insect mobility: implications for pest management. *National Institute for Agroenvironmental Sciences* 1:76-78.

Kareiva, P.M. & Shiguesada, N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56:234-238.

Kitching, R.L. & Zalucki, M.P. 1982. Component analysis and modelling of the movement process: analysis of simple tracks. *Researches in Population Ecology* 24:224-238.

Klinger, T.; Elam, D. & Ellstrand, N. 1991. Radish as a model system for the study of engineered gene escape rates via crop-weed mating. *Conservation Biology* 5:531-535.

Levin, D. & Kerster, H.W. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7:139-220.

Lewis, M.A. & Kareiva, P.M. 1991. Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theoretical Poulation Biology* 43:141-158.

Macmahon, J.A,. 1990, Disturbed lands and ecological theory: an essay about a mutualistic association. IN: W.R. Jordan III, Gilpin, M.E. & Aber, J.D.(eds.). *Restoration Ecology*. Cambridge, Cambridge.

Manasse, R. 1992. Ecological risks of transgenic plants: effects of spatial dispersion on gene flow. *Ecological Applications* 2:431-438.

Marsh, L.M. & Jones, R.E. 1988. The form and consequences of random walk models. *Journal of Theoretical Biology* 133:113-131.

Mccullough, C.E. & Cain, M.L. 1989. Analyzing discrete movement data as a correlated random walk. *Ecology* 70: 383-388.

Morris, W.F. 1993. Predicting the consequences of plant spacing and biased movement for pollen dispersal by honey bees. *Ecology* 74:493-500.

Morris, W.; Kareiva, P. & Raymer, P. 1994. Do barren zones and pollen traps reduce gene escape from transgenic crops? *Ecological Applications* 4:157-165.

Noss, R.F. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. *In*: Hudson, W.E. *Landscape linkages and biodiversity*. Island. Washington D.C.

Opdam, P. 1990, Dispersal in fragmented populations: the key to survival. *In*: Bunce, R.G.H. & Howard, D.C. (eds.). *Species dispersal in agricultural habitats*. Belhaven, Londres.

Patlak, C.S. 1953a, Random walk with persistence and external bias. *Bulletin of Mathematics and Biophysics* 15:311-338.

Patlak, C.S. 1953b, A mathematical contribution to the study of orientation of organisms. *Bulletin of Mathematics and Biophysics* 15:431-476.

Quinn, J.F. & Harrison, S.P. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75:132-140.

Root, R.B. & Kareiva, P.M. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology* 65(1):147-165.

Shigesada, N.; Kawasaki, K. & Takeda, Y. 1995. Modeling stratified diffusion in biological invasions. *American Naturalist* 146:229-251.

Schumaker, N.H. 1996. Using landscapes indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77:1210-1225.

Scotter, D.R.; Lamb, K.P. & Hassan, E. 1971. An insect dispersal parameter. *Ecology* 52(1):174-177.

Skellam, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196-218.

Tammaru,T.; Kaitaniemi, P. & Ruohomaki, K. 1995. Oviposition choices of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) in relation to its eruptive population dynamics. *Oikos* 74(2): 296-304.

Turchin, P. 1991. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology* 72:1253-1266.

Turchin, P. & Kareiva, P.M. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predator risk. *Ecology* 70(4):1008-1016.

Turchin, P.; Odendaal, F.J. & Rausher, M.D. 1991. Quantifying insect movement in the field. *Environmental Entomology* 20(4):955-963.

Turchin, P. & Thoeny, W.T. 1993. Quantifying dispersal of southern pine beetles with mark-recapture experiments and a diffusion model. *Ecological Applications* 3(1):187-198.

Wallace, H.M. & Trueman, S.J. 1995. Dispersal of *Eucalyptus torelliana* seeds by the resin-collecting stingless bee, *Trigona carbonaria*. *Oecologia* 104(1): 12-16.

Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

Wilcove, D.S.; Mclellan, C.H. & Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *In*: Soulé, M.E. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland.

Zalucki, M.P. & Kitching, R.L. 1982. Component analysis and modelling of the movement process: the simulation of simple tracks. *Researches in Population Ecology* 24:239-249.

Endereço

CLAUDIA MARIA JACOBI
Departamento de Biologial Geral - ICB
Universidade Federal de Minas Gerais, C.P. 486
Av. Antônio Carlos 6627
CEP 30161-970 Belo Horizonte - MG
e-mail: jacobi@icb.ufmg.br