

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Evidências do Efeito Moran na Sincronia Populacional: Uma Demonstração em Microcosmo Experimental

MATHEUS DE S. LIMA-RIBEIRO^{1,2}, IONA'Í O. DE MOURA¹, MIRIAM P. PINTO¹, JOÃO C. NABOUT¹, TATIANA L. DE MELO¹, SHIRLEY S. COSTA¹ E THIAGO F.L.V.B. RANGEL¹

¹PPG em Ecologia & Evolução, ICB, Univ. Federal de Goiás, C. postal 131, 74.001-970, Goiânia, GO

²Depto. Biologia, Univ. Federal de Goiás, Campus Jataí, BR 364, km 192, zona rural, 75.801-615, Jataí, GO
paleo_ribeiro@yahoo.com.br

Neotropical Entomology 36(5):662-669 (2007)

Evidences of Moran Effect in the Population Synchrony: A Demonstration in Experimental Microcosm

ABSTRACT - Three main causes to population synchrony are proposed: exogenous factors, dispersal and inter-specific interactions. This paper had as main goal to test the influence of the exogenous factors in the synchrony in spatially isolated (i.e., no dispersal) populations of *Sitophilus zeamais* (Mots.) (Coleoptera: Curculionidae), in microcosms with different environmental conditions (humidity, temperature and light intensity). Twelve populations of 20 individuals each, were randomly assigned between two treatment conditions: with or without light. Population size and environmental factors (temperature and relative humidity) were weekly assessed for seven months. Temporal trend in populations increase was eliminated adjusting autoregressive models. Population synchrony, detected by means of Pearson's and Spearman's correlation coefficients, was higher within than between treatments, although the populations kept without lamp were more synchronized than populations with lamp. Besides demonstrating the influence of environment on population fluctuations, these results suggest that metabolism and intra-specific interactions are important factors in population dynamic. Organisms exposed to unsuitable environmental conditions may have abnormal metabolic rates, which negatively influences the population grow. Thus, small populations are more likely to suffer from demographic stochasticity, decreasing the probability of the synchrony among populations. On the other hand, in more suitable environments, individuals are expected to have normal metabolic functions, and so, to achieve higher rates of population grow. In this case, the demographic stochasticity has smaller influence, leading populations without lamp to fluctuate synchronously.

KEY WORDS: Demographic stochasticity, environmental stochasticity, environmental variability, population dynamic

RESUMO - São propostas três causas principais para sincronia de populações: fatores exógenos, dispersão e interações interespecíficas. O presente trabalho teve por objetivo testar a influência dos fatores exógenos na sincronia de populações de *Sitophilus zeamais* (Mots.) (Coleoptera: Curculionidae), isoladas espacialmente (sem dispersão), em microcosmos com diferentes condições ambientais (umidade e temperatura). Doze populações com 20 indivíduos cada, foram divididas, aleatoriamente, em dois tratamentos: com lâmpada e sem lâmpada. O censo dos indivíduos adultos foi realizado semanalmente, durante sete meses. A tendência de crescimento da abundância ao longo do tempo foi eliminada através do ajuste de modelos autoregressivos. A sincronia entre as populações, detectada por meio dos coeficientes de correlação de Pearson e Spearman, foi maior dentro do que entre tratamentos, embora as populações mantidas sem lâmpada tenham sido mais sincrônicas do que as populações com lâmpada. Além de evidenciarem a influência do ambiente nas flutuações populacionais, esses resultados sugerem que o metabolismo e as interações intraespecíficas são fatores importantes na dinâmica populacional. Organismos em ambientes desfavoráveis podem apresentar taxas metabólicas anormais, contribuindo pouco para o crescimento populacional. Logo, populações pequenas sofrem maior influência da estocasticidade demográfica, reduzindo a probabilidade de sincronia entre elas. Nos ambientes mais favoráveis, espera-se que os indivíduos desenvolvam funções metabólicas normais, levando as populações a apresentar taxas de crescimento mais elevadas. Nesse caso, a estocasticidade demográfica tem menor influência, levando as populações sem lâmpada a flutuar de forma mais sincrônica.

PALAVRAS-CHAVE: Estocasticidade demográfica, estocasticidade ambiental, heterogeneidade ambiental, dinâmica populacional

As flutuações sincrônicas na densidade de populações são fenômenos bem documentados para várias espécies e em diferentes escalas espaciais – continental, regional e local (Benton *et al.* 2001, Liebhold *et al.* 2004, Fontaine & Gonzalez 2005) e tem recebido atenção especial em biologia de populações ao longo do último século (Moran 1953). A investigação das causas de flutuações sincrônicas nas populações é importante porque o risco de extinção em metapopulações aumenta com a sincronia (Heino *et al.* 1997, Engen *et al.* 2002), trazendo conseqüências graves, a longo prazo, para a conservação e manejo de populações fragmentadas no espaço (Earn *et al.* 2001). Por exemplo, o risco de extinção pode aumentar se a sincronia ocorrer sem dispersão, pois assim os habitats desconectados não podem ser recolonizados (Hudson & Cattadori 1999, Koelle & Vandermeer 2005).

Atualmente, são propostas três causas principais para sincronia de populações: fatores exógenos, dispersão e interações interespecíficas. A primeira, comumente conhecida como efeito Moran, sugere que duas populações distribuídas regionalmente e que compartilham a mesma estrutura de dependência da densidade, tendem a flutuar em sincronia sob a influência de variações ambientais comuns (Moran 1953). Tais variações podem ocorrer em grandes escalas espaciais, como as variações climáticas do Atlântico Norte e o El-Niño (Post & Forchhammer 2002), e incluir altos níveis de flutuações correlacionadas no espaço (Benton *et al.* 2001, Koenig 2002, Fontaine & Gonzalez 2005).

No entanto, as variações ambientais nem sempre sincronizam as populações, pois seu impacto depende crucialmente de como a variação ambiental interage com os fatores básicos dependentes da densidade, como competição (Heino 1998, Lande *et al.* 1999, Bjørnstad 2000). Neste sentido, as variações ambientais podem causar sincronização maior que a esperada caso promovam ciclos uniformes (Ranta *et al.* 1997, 1999, Blasius *et al.* 1999, Bjørnstad 2000) e, algumas vezes, podem gerar flutuações assíncronas quando promovem dinâmica não-linear mais complexa com os fatores dependentes da densidade (Grenfell *et al.* 1998, 2000): a não-linearidade tende a amplificar os efeitos das variações e levar as populações que vivem em ambientes altamente correlacionados, a flutuar fora de sincronia. As populações que apresentam dinâmicas caóticas tendem a não ser sincronizadas pelas variações ambientais (Bjørnstad 2000).

Outro fator que pode levar as populações a flutuar de forma sincronizada é a dispersão, embora seja mais importante em pequenas escalas espaciais. Populações conectadas por dispersão tendem a flutuar sincronicamente porque o aumento na densidade de um local produz emigrantes que se movem para as populações vizinhas (Barbour 1990, Holyoak & Lawler 1996), reduzindo a heterogeneidade das flutuações populacionais locais (Fontaine & Gonzalez 2005). Finalmente, as interações interespecíficas, como predação e doenças, também podem induzir à sincronia por impor uma fonte comum de mortalidade na região (Ruxton 1996, Ims & Andreassen 2000, Viboud *et al.* 2004).

Entretanto, esses fatores provavelmente agem de forma integrada (Ruxton 1996, Lande *et al.* 1999) e são dependentes da escala (Lande *et al.* 1999) e do estágio de desenvolvimento dos organismos (Benton *et al.* 2001, Grenouillet *et al.* 2001),

sendo difícil distinguir seus efeitos separadamente em populações sincronizadas naturalmente (Benton *et al.* 2001). Para tanto, alguns experimentos em microcosmos (Benton *et al.* 2001, Fontaine & Gonzalez 2005) têm sido realizados com o intuito de observar, de forma isolada, as causas de sincronia populacional através da análise de populações em diferentes séries temporais (Kendall *et al.* 1999). Os dados apresentados neste trabalho resultam de um sistema experimental com populações isoladas (isto é, sem dispersão e influência de outras espécies biológicas) de *Sitophilus zeamais* (Mots.) (Coleoptera: Curculionidae) em microcosmos com diferentes condições ambientais (umidade e temperatura), o qual teve por objetivo analisar, especificadamente, a influência dos fatores exógenos (efeito Moran) na sincronização das oscilações populacionais.

Material e Métodos

Biologia do organismo estudado. As espécies do gênero *Sitophilus* são popularmente chamadas de caruncho ou gorgulho dos cereais e estão entre as mais difundidas e destrutivas pragas primárias de cereais armazenados no mundo. Embora a família Curculionidae agrupe muitas pragas agrícolas destrutivas, apenas as espécies de *Sitophilus* são importantes como pragas de grãos armazenados (Gallo *et al.* 2002).

Os adultos de *Sitophilus* spp. medem de 2,5 mm a 4 mm de comprimento e, em geral, são de vida longa (quatro a cinco meses). As fêmeas chegam a depositar de 150 a 400 ovos durante seu ciclo de vida. Os ovos são inseridos um a um dentro de pequenas cavidades abertas nos grãos e eclodem em aproximadamente seis dias (Rees 1996). As larvas se desenvolvem dentro dos grãos e apresentam canibalismo. Com isto, raramente emerge mais que um indivíduo adulto de um simples grão de trigo ou de arroz, enquanto dois ou três podem emergir de um único grão de milho. O desenvolvimento completo – ovo, lava, pupa, adulto – é possível em temperaturas entre 15°C e 34°C e leva cerca de 28 dias (quatro semanas) em condições ótimas (~27-28°C e 70% de umidade relativa) (Evans 1979). Os indivíduos apresentam aumento de mortalidade em grãos com teor de umidade abaixo de 13% e geralmente, os ovos não são colocados em grãos com umidade abaixo de 10% (Centreinar 2005).

Delineamento experimental. Os carunchos foram coletados em um depósito de milho na Faculdade de Agronomia da Universidade Federal de Goiás, divididos em 12 populações de 20 indivíduos e colocados, cada grupo, em um recipiente de barro de 180 cm³ com 200 g de milho. Os recipientes foram lacrados com um tecido de malha fina, de forma a impedir a dispersão dos carunchos entre populações, mas permitir a passagem de ar.

As populações (unidades experimentais) foram submetidas a dois tratamentos distintos, caracterizando a variação ambiental. Seis potes foram colocados numa caixa de papelão fechada (45 cm de altura, 30 cm de largura e 15 cm de espessura) com pequenos orifícios nas laterais (seis orifícios de aproximadamente 2 cm²), garantindo umidade

e temperatura ambiente. Os potes restantes foram colocados em outra caixa idêntica, mas sujeitos a condições ambientais diferentes do tratamento anterior, induzidas por uma lâmpada incandescente de 15 W OSRAM instalada no teto da caixa. A lâmpada incandescente promove um ambiente com temperatura mais elevada e umidade relativa inferior. Vale ressaltar que todas as etapas do experimento, tanto de seleção dos indivíduos e recipientes, quanto dos tratamentos aos quais foram inseridos, ocorreram de forma totalmente aleatória.

O censo total da abundância populacional foi realizado a cada sete dias entre 09/2004 e 03/2005, através de contagem direta de todos os indivíduos adultos em cada população. A temperatura e umidade relativa foram registradas em cada tratamento durante todo o experimento, com as caixas fechadas, utilizando um Termo-Higrômetro digital MINIPA.

Análise dos dados. Os dados originais de abundância das populações foram transformados utilizando o logaritmo natural e analisados através de um correlograma, o qual permite identificar uma possível autocorrelação nos dados de abundância de cada população ao longo do tempo, visualizando a tendência temporal do crescimento populacional. Posteriormente, foram ajustados modelos autoregressivos, separadamente, para os dados temporais de cada população (ver Ranta *et al.* 1995, Koenig 1998, Buonaccorsi *et al.* 2001). Os resíduos dos modelos autoregressivos de primeira ordem foram analisados novamente através de um correlograma com o objetivo de verificar se as tendências de longo prazo foram removidas, ou seja, verificar a ausência de autocorrelação entre os resíduos.

A variação do número de indivíduos entre as populações foi obtida através do cálculo do desvio padrão de suas abundâncias (dados transformados para ln) para cada unidade temporal (coleta) e num mesmo tratamento. A média desses desvios padrão em cada tratamento, considerando toda a série temporal, indica em quais condições ambientais as réplicas apresentaram abundâncias mais diferentes entre si ao longo do tempo, ou seja, quais das condições ambientais (com ou sem lâmpada) mais influenciaram o crescimento populacional.

Para avaliar a sincronia populacional, foram utilizados os coeficientes de correlação de Pearson e Spearman (Buonaccorsi *et al.* 2001) entre todas as populações, dentro e entre tratamentos, usando os resíduos dos modelos autoregressivos. Quanto maior a sincronia entre as flutuações populacionais, maior o coeficiente de correlação (mais próximo de 1). Coeficientes de correlação negativos indicam populações assíncronas. Para visualizar a diferença na sincronia entre as populações dentro e entre tratamentos, foi construído um *box-plot* com a média e o erro padrão dos coeficientes de correlação. Nesse caso, a hipótese a ser testada é se as populações apresentam maior sincronia entre si do que entre tratamentos.

O teste de Mantel (Mantel 1967) foi realizado para verificar a correlação da distância espacial entre as unidades experimentais (mensurada através da distância euclidiana) com suas respectivas flutuações na densidade (baseada na correlação de Pearson), como medida da heterogeneidade espacial no tratamento com lâmpada. O teste de Mantel (Z) é dado por:

$$Z = \sum_{i,j=1}^n X_{ij} Y_{ij},$$

onde, X_{ij} e Y_{ij} são os elementos das matrizes X e Y a serem comparadas. A significância estatística da correlação matricial foi obtida com 720 permutações aleatórias.

As variáveis ambientais (temperatura e umidade), quantificadas no experimento, foram correlacionadas entre si, dentro e entre tratamentos, com a finalidade de sondar a influência dos fatores ambientais possivelmente envolvidos nos resultados encontrados. Essas variáveis também foram analisadas através de um correlograma para identificar o padrão (aleatório ou cíclico) das oscilações na temperatura e umidade.

A significância estatística de todas as análises de comparação entre médias foi obtida pelo teste t de Student e pela Análise de Variância, para cenários com duas médias e mais de duas médias, respectivamente.

Resultados

Os dois tratamentos foram mantidos durante o tempo planejado e nenhuma população se extinguiu no decorrer do experimento. No entanto, apesar de os carunchos apresentarem, em geral, tendência crescente no número de indivíduos, existe clara diferença nas taxas de crescimento entre as populações contidas nos dois ambientes (sem lâmpada: incremento médio de 2,4 ind./dia; com lâmpada: incremento médio de 0,1 ind./dia). Especificamente, no ambiente sem lâmpada, as populações apresentaram taxas de crescimento significativamente, maiores e mais constantes que no ambiente com lâmpada ($t = 13,30$, $P < 0,001$).

As populações mantidas com lâmpada apresentaram maior variação no número de indivíduos ao longo do tempo (média do desvio padrão da abundância a cada unidade temporal – tratamento com lâmpada: $s_{\text{médio}} = 0,76$; tratamento sem lâmpada: $s_{\text{médio}} = 0,15$; $t = -8,21$, $P < 0,001$), com fases de declínio intercaladas com crescimento populacional (Fig. 1a). Apesar de essa variação ser maior no tratamento com lâmpada, o correlograma dos dados originais de abundância indica um claro padrão de autocorrelação temporal para todas as populações, em ambos tratamentos, nos primeiros horizontes temporais (Fig. 1b), indicando a tendência do crescimento populacional ao longo do tempo, já identificada na Fig. 1a.

O correlograma representado na Fig. 2 indica ausência de autocorrelação temporal nos resíduos após o ajuste de modelos autorregressivos, tornando-se evidente as flutuações na densidade de cada população com a remoção da tendência de crescimento de longo prazo.

Os coeficientes de correlação de Pearson e Spearman mostraram-se maiores entre as populações de mesmo tratamento do que entre as populações de tratamentos diferentes (Fig. 3), indicando influência das condições ambientais (temperatura e umidade) na sincronização das flutuações nas densidades populacionais. Entretanto, apesar de a sincronia ser maior entre as populações de mesmo ambiente, a média dos coeficientes de correlação indica maior sincronia entre as populações mantidas na ausência de lâmpada do que entre as populações com a lâmpada. Os coeficientes de

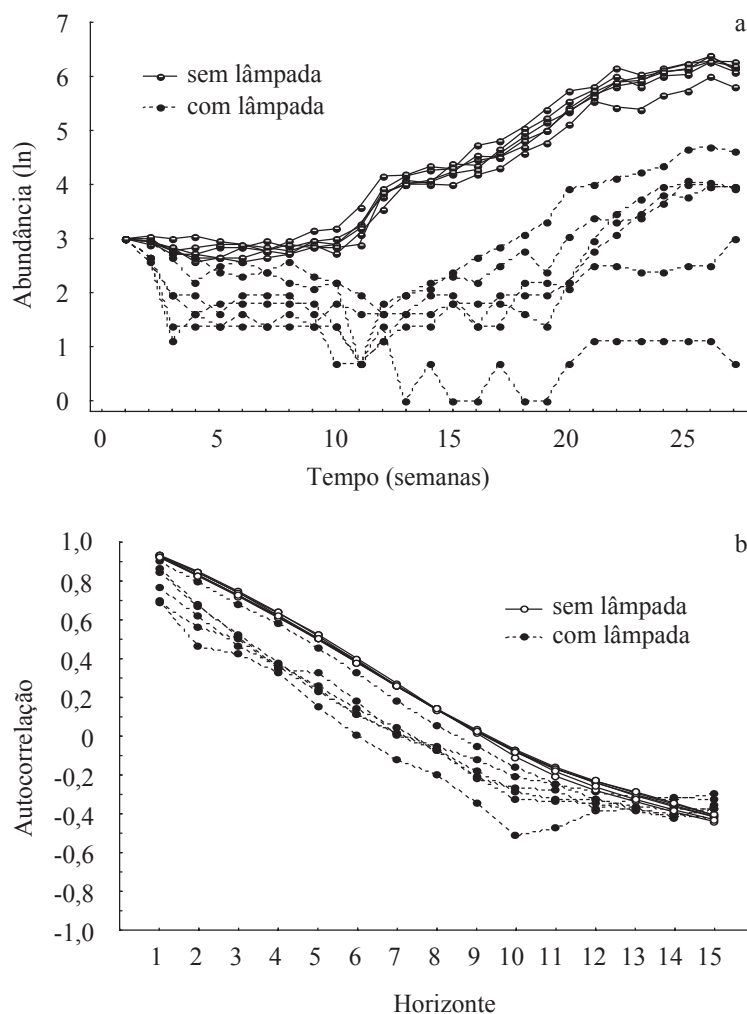


Fig. 1. a) série temporal e b) correlograma dos dados originais de abundância (ln) para as doze populações experimentais de *S. zeamais*. A autocorrelação temporal foi significativa para todas as populações ($P < 0,05$). Cada linha indica o comportamento de uma população.

correlação apresentaram médias significativamente diferentes entre os três grupos considerados para comparação na Fig. 3 (coeficientes de Pearson: $F = 22,25$, $P < 0,001$; Spearman: $F = 28,97$, $P < 0,001$).

O ambiente com presença de lâmpada manteve-se homogêneo durante o experimento (teste de Mantel: $r = 0,38$, $P = 0,92$), indicando que a lâmpada no teto da caixa de papelão influenciou todas as réplicas de forma semelhante (ambiente homogêneo). As variáveis ambientais mensuradas nesse estudo correlacionaram-se de forma positiva entre os tratamentos (temperatura ambiente com lâmpada/ambiente sem lâmpada: $r = 0,59$, $P < 0,001$; umidade ambiente com lâmpada/ambiente sem lâmpada: $r = 0,96$, $P < 0,001$) e negativa entre si no mesmo tratamento (temperatura e umidade ambiente com lâmpada: $r = -0,40$, $P = 0,09$; temperatura e umidade ambiente sem lâmpada: $r = -0,18$, $P = 0,46$). A temperatura manteve-se mais elevada com lâmpada (Fig. 4a), apresentando média e desvio padrão maiores (média \pm desvio padrão – tratamento com lâmpada: $29,5 \pm 1,36^\circ\text{C}$;

tratamento sem lâmpada: $27,4 \pm 1,26^\circ\text{C}$; $t = 4,73$, $P < 0,001$), enquanto a umidade apresentou níveis mais elevados na ausência da lâmpada (Fig. 4a), porém sua média não diferiu significativamente do outro tratamento (média \pm desvio padrão – tratamento com lâmpada: $50,0 \pm 17,63\%$; tratamento sem lâmpada: $58,9 \pm 18,75\%$; $t = -1,46$, $P = 0,15$). Ambas as variáveis ambientais não apresentaram autocorrelação temporal em nenhum dos tratamentos (Fig. 4b).

Discussão

Apesar das diferenças ambientais impostas às populações em ambas as condições experimentais, todas as réplicas apresentaram tendência de crescimento ao longo do tempo, embora que com taxas de crescimento diferentes. Isso seria esperado, uma vez que os recursos (alimento e espaço) foram disponibilizados em quantidade suficiente até o final do experimento. Além disso, as variáveis ambientais

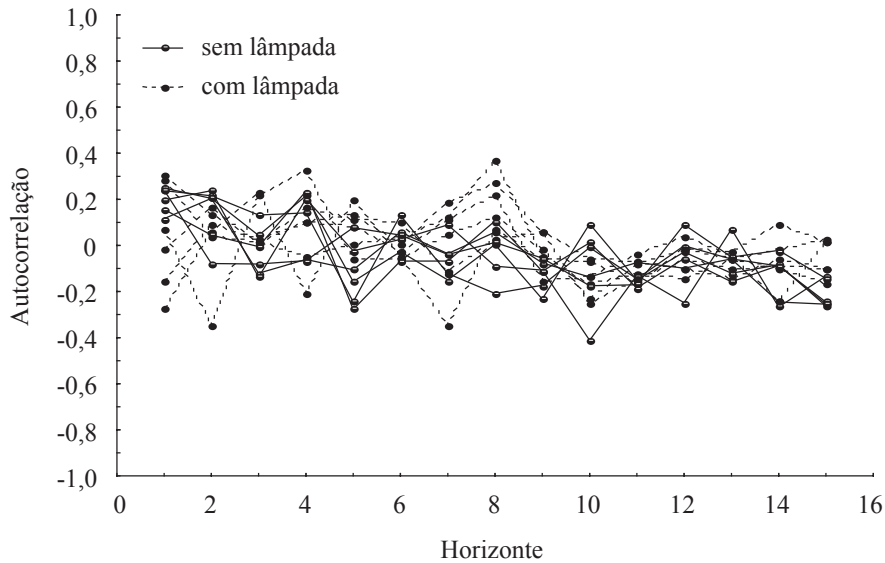


Fig. 2. Correlograma dos resíduos oriundos do ajuste de modelos autorregressivos para cada população. Não houve autocorrelação significativa em nenhuma população ($P > 0,05$). Cada linha indica o comportamento de uma população.

quantificadas no experimento (temperatura e umidade relativa) apresentaram oscilações descontínuas no ambiente, uma vez que as condições ambientais internas em cada tratamento não apresentaram autocorrelação temporal e foram totalmente dependentes das flutuações no ambiente natural externo. A diferença entre os tratamentos se deu somente pela presença da lâmpada incandescente, a qual não influenciou a distribuição das flutuações ambientais, que ocorreram de forma aleatória e sincrônica entre tratamentos, indicada pelo correlograma da Fig. 4b e pelos coeficientes de correlação, respectivamente.

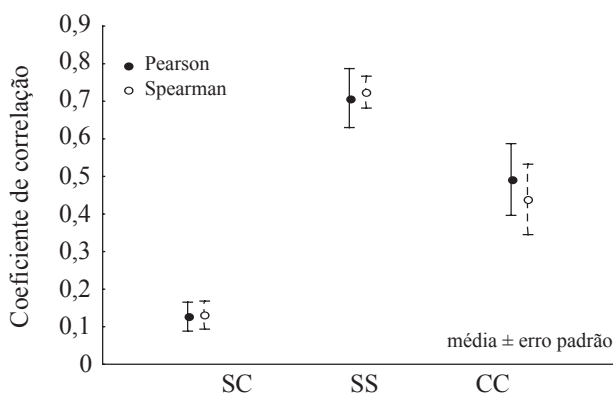


Fig. 3. Média dos coeficientes de correlação de Pearson e Spearman entre populações do mesmo tratamento (SS – entre populações do tratamento sem lâmpada e CC – entre populações do tratamento com lâmpada; $n = 21$ para ambos os coeficientes de correlação e tratamentos) e entre populações de tratamentos diferentes (SC; $n = 36$ para ambos os coeficientes de correlação e tratamentos). As três médias são estatisticamente diferentes entre si a 0,05 (veja o texto para detalhes).

Recentemente, Greenman & Benton (2001) mostraram que a sincronia entre as flutuações populacionais e ambientais é mais complexa que o previsto pelo efeito Moran e que a dinâmica populacional depende da distribuição (delineamento contínuo ou descontínuo) das variações ambientais. Variações contínuas normalmente levam as populações a ser menos sincronizadas que o ambiente, enquanto variações descontínuas aumentam a correlação (sincronia) entre as flutuações populacionais e ambientais. Benton *et al.* (2001) sugeriram um ‘efeito Moran extra’ para esse cenário e demonstraram que a sincronia populacional também depende da estrutura etária da população e que o ambiente influencia diferentemente as classes de idade (ovos, juvenis e adultos) e sexo (machos e fêmeas) ao longo do tempo (ver também Henderson & Corps 1997, Bell *et al.* 1999, Grenouillet *et al.* 2001). Isso reflete as complexas interações entre as condições ambientais e os fatores demográficos dependentes da densidade, biologia e história evolutiva dos organismos (Trenham *et al.* 2001, Byholm *et al.* 2002, Liebhold *et al.* 2004).

Dessa forma, fica explícita a influência do ambiente (efeito Moran) e sua importância como fator determinante da dinâmica populacional em carunchos nesse sistema experimental, uma vez que as populações em diferentes condições ambientais (entre tratamentos) apresentaram sincronia menor entre si que as populações em condições ambientais semelhantes (dentro dos tratamentos). Mas, porque as populações mantidas na ausência da lâmpada foram mais sincrônicas que as populações do tratamento com lâmpada?

A resposta a essa questão está relacionada às diferentes condições ambientais em que as populações se desenvolveram e possivelmente, ao funcionamento metabólico dos organismos e às interações intraespecíficas, como a competição entre os indivíduos de mesma população, uma vez que a disponibilidade de recursos (alimento e espaço) foi semelhante para as populações de ambos os tratamentos e a dispersão, ausente.

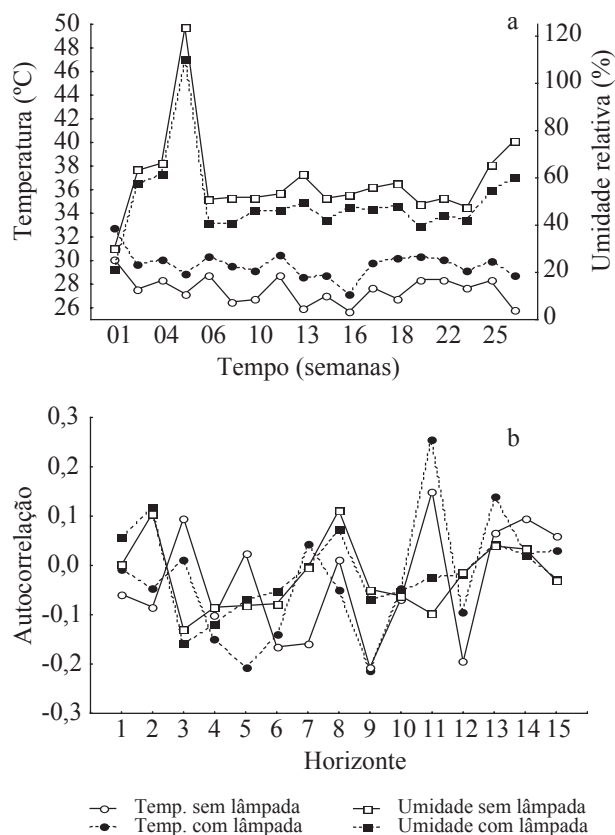


Fig. 4. Variáveis ambientais: flutuação ao longo do tempo (a) e correlograma (b). Temperatura e UR média \pm desvio padrão: $29,5^{\circ}\text{C} \pm 1,36^{\circ}\text{C}$; $50,0\% \pm 17,63\%$, com lâmpada, e $27,4^{\circ}\text{C} \pm 1,26^{\circ}\text{C}$; $58,9\% \pm 18,75\%$, sem lâmpada ($n = 27$ para ambas variáveis em cada tratamento). Não houve autocorrelação significativa em nenhum tratamento ($P > 0,05$).

De acordo com o delineamento experimental, as populações mantidas sem lâmpada foram expostas a condições ambientais naturais, enquanto as demais foram expostas a condições ambientais alteradas (temperaturas mais altas e umidade relativa mais baixa, fig. 4a). Assim, ao abrir as caixas para contagem dos indivíduos, as perturbações ambientais são muito mais drásticas no ambiente com lâmpada, como visualizado pela variância das temperaturas, enquanto o ambiente sem lâmpada permanece mais constante, o que poderia, em parte, explicar a diferença entre as dinâmicas populacionais dentro de cada tratamento.

Além disso, organismos pequenos e ectotérmicos, como os carunchos (2,5 a 4 mm), são, metabolicamente, mais sensíveis às variações ambientais que organismos maiores e/ou endotérmicos. Assim, as condições adversas no ambiente com lâmpada (altas temperaturas e baixa umidade) em conjunto com as perturbações mais drásticas nesse tratamento (maior variação na temperatura e umidade ao abrir a caixa para contagem dos indivíduos) possivelmente provocaram alterações fisiológicas nos organismos (estimulação ou inibição das taxas metabólicas, desnaturação de proteínas, entre outros), influenciando direta e negativamente as taxas

de reprodução e/ou desenvolvimento dos indivíduos em algum estágio de vida e/ou sexo, como encontrado por Benton *et al.* (2001) para *Sancassania berleseii* (Mich.) (Acarina: Acarinae). Dessa forma, se as variáveis ambientais agirem via mecanismos amplamente similares nos organismos, elas podem causar efeitos também similares na dinâmica populacional. Assim, como o ambiente com a lâmpada permaneceu homogêneo durante o experimento (verificado pelo teste de Mantel), essas populações se mantiveram, em geral, com baixa densidade, sendo mais influenciadas pela estocasticidade demográfica (isto é, variação aleatória no sucesso reprodutivo ou sobrevivência dos indivíduos) (Saether & Enger 2004) que, segundo Benton *et al.* (2001), reduz a sincronia populacional.

Petchey *et al.* (1997) demonstraram, a partir de simulações computacionais, que populações com baixas densidades estão mais sujeitas aos efeitos da estocasticidade demográfica (extinção, por exemplo) que aquelas com densidades mais elevadas. Porém, Drake & Lodge (2004) notaram que o tempo de persistência de populações em um sistema experimental aumenta com a autocorrelação espaço-temporal entre as réplicas (ou seja, quanto menor a variabilidade e estocasticidade ambiental, maior o tempo de persistência das populações). Isso explicaria a manutenção das populações com lâmpada durante todo o experimento (isto é, sem extinção), mesmo com baixas densidades e sujeitas aos efeitos da estocasticidade demográfica (Saether & Enger 2004). Caso essas populações tivessem sido mantidas em ambientes heterogêneos (baixa ou nenhuma autocorrelação espaço-temporal), ou seja, cada uma das seis populações expostas a regimes diferentes de oscilações ambientais, o risco de extinção local aumentaria (ver Drake & Lodge 2004), levando, possivelmente, à extinção de algumas populações deste tratamento até o fim do experimento.

Sem a lâmpada, as populações se mantiveram em condições ambientais mais favoráveis aos organismos utilizados no experimento (*S. zeamais*) e os indivíduos não sofreram influência negativa do ambiente (ou essa influência se deu em níveis mais baixos), mantendo taxas reprodutivas mais elevadas. Isso levou as populações a apresentar taxas de crescimento superiores àquelas em ambiente desfavorável, mantendo-as com densidades mais elevadas e, portanto, menos sujeitas à estocasticidade demográfica (Petchey *et al.* 1997, Drake & Lodge 2004). Assim, se a competição intraespecífica aumentar com o número de indivíduos, à medida que as populações crescerem, a competição por recursos (alimento e espaço) aumenta e o crescimento populacional é prejudicado. Ao terem o crescimento prejudicado, as populações reduzem de tamanho, aliviando a pressão competitiva entre os indivíduos e, posteriormente, reiniciando o ciclo (voltando a crescerem novamente). Dessa forma, como as populações estão sob condições ambientais semelhantes (mesmo regime de variação na temperatura e umidade), espera-se que elas apresentem dinâmicas também semelhantes (ou seja, sejam influenciadas de forma semelhante pela competição intraespecífica), o que aumenta a sincronia das flutuações populacionais entre as réplicas.

Cenários desse tipo também são propostos para outros tipos de interações intraespecíficas, como canibalismo, por exemplo (Henderson & Corps 1997, Bell *et al.* 1999, Grenouillet *et al.* 2001) e interespecíficas, onde duas ou mais espécies podem

flutuar de forma sincrônica (competição interespecífica, facilitação, interação planta-polinizador) ou assíncrona (interação predador-presa), dependendo da interação entre elas (Huitu et al. 2004, Liebhold et al. 2004, Steen et al. 2005).

Embora vários estudos indiquem o ambiente como fator modelador da dinâmica de populações em diferentes escalas espaciais, nossos resultados permitiram evidenciar a influência de pequenas variações ambientais na sincronização de populações de carunchos (gorgulho do milho) sob condições experimentais fechadas (sem dispersão) e descontínuas. Além disso, esse estudo permitiu levantar a hipótese de uma possível influência do metabolismo e das interações intraespecíficas na dinâmica desses organismos e conseqüentemente na sincronização das populações, o que deverá ser investigado futuramente.

Agradecimentos

Somos gratos ao Prof. Dr. Luis Mauricio Bini pelo apoio e sugestões valiosas; aos dois revisores anônimos; aos professores e alunos do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese pela concessão do espaço físico para o experimento, ao Prof. Dr. Rogério P. Bastos pela colaboração e aos funcionários do depósito de grãos da UFG pelos carunchos. Agradecemos ainda à CAPES/UFG pela concessão de bolsa a M.S.L.R., M.P.P., S.S.C., T.F.L.V.B.R. e I.O.M.

Referências

- Barbour, D.A. 1990. Synchronous fluctuations in spatially separated populations of cyclic forest insects, p.339-346. In A.D. Watt, S.R. Leather, M.D. Hunter & N.A. Kidd (eds.), Population dynamics of forest insects. Andover, Intercept, 408p.
- Bell, G.W., J.A. Buckel & A.W. Stoner. 1999. Effects of alternative prey on cannibalism in age-1 bluefish. *J. Fish Biol.* 55: 990-1000.
- Benton, T.G., C.T. Lapsley & A.P. Beckerman. 2001. Population synchrony and environmental variation: An experimental demonstration. *Ecol. Lett.* 4: 236-243.
- Bjørnstad, O. 2000. Cycles and synchrony: Two historical 'experiments' and one experience. *J. Anim. Ecol.* 69: 869-873.
- Blasius, B., A. Huppert & L. Stone. 1999. Complex dynamic and phase synchronization in spatially extended ecological system. *Nature* 399: 354-359.
- Buonaccorsi, J.P., J.S. Elkinton, S.R. Evans & A.M. Liebhold. 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82: 1668-1679.
- Byholm, P., E. Ranta, V. Kaitala, H. Lindén, P. Saurola & M. Wikman. 2002. Resource availability and goshawk offspring sex ratio variation: A large-scale ecological phenomenon. *J. Anim. Ecol.* 71: 994-1001.
- Centreinar – Centro Nacional de Treinamento em Armazenagem. 2005. Pragas: Família Curculionidae. Disponível em: <www.centreinar.org.br/pragas/curculionidae.html>. Acesso em: 15.08.2005.
- Drake, J.M. & D.M. Lodge. 2004. Effects of environmental variability on extinction and establishment. *Ecol. Lett.* 7: 26-30.
- Earn, D.J.D., S.A. Levin & P. Rohani. 2001. Coherence and conservation. *Science* 406: 846-847.
- Engen, S., R. Lande & B.E. Saether. 2002. The spatial scale of population fluctuations and quasi-extinction risk. *Am. Nat.* 160: 439-451.
- Evans, D.E. 1979. The effect of thermal acclimation and relative humidity on the oxygen consumption of three *Sitophilus* species. *J. Stored Prod. Res.* 15: 87-93.
- Fontaine, C. & A. Gonzalez. 2005. Population synchrony induced by resource fluctuations and dispersal in an aquatic microcosm. *Ecology* 86: 1463-1471.
- Gallo, D., O. Nakano, S. Silveira Neto, R.P.L. Carvalho, G.C. Batista, E. Berti Filho, J.R.P. Parra, R.A. Zucchi, S.B. Alves, J.D. Vendramim, L.C. Marchini, J.R.S. Lopes & C. Omoto. 2002. *Entomologia agrícola*. Piracicaba, FEALQ. 920p.
- Greenman, J.V. & T.G. Benton. 2001. The impact of stochasticity on nonlinear population models: Synchrony and the Moran effect. *Oikos* 93: 343-351.
- Grenfell, B.T., B.F. Finkenstadt, K. Wilson, T.N. Coulson & M.J. Crawley. 2000. Ecology: Nonlinearity and the Moran effect. *Nature* 406: 847.
- Grenfell, B.T., K. Wilson, B.F. Finkenstadt, T.N. Coulson, S. Murray, S.D. Albon, J.M. Pemberton, T.H. Clutton-Brock & M.J. Crawley. 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394: 674-677.
- Grenouillet, G., B. Huguény, G.A. Carrel, J.M. Olivier & D. Pont. 2001. Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhône River: The relative role of climatic factors and density-dependent processes. *Freshw. Biol.* 46: 11-26.
- Heino, M. 1998. Noise colour, synchrony and extinctions in the spatially structured populations. *Oikos* 83: 368-375.
- Heino, M., V. Kaitala, E. Ranta & J. Lindström. 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 481-486.
- Henderson, P.A. & M. Corps. 1997. The role of temperature and cannibalism in interannual recruitment variation of bass in British waters. *J. Fish Biol.* 50: 280-295.
- Holyoak, M. & S.P. Lawler. 1996. The role of dispersal in predator-prey metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65: 640-652.
- Hudson, P.J. & I.M. Cattadori. 1999. The Moran effect: A cause of population synchrony. *Trends Ecol. Evol.* 14: 1-2.
- Huitu, O., K. Norrdahl & E. Korpimäki. 2004. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. *Ecography* 27: 197-206.
- Ims, R.A. & H.P. Andreassen. 2000. Spatial synchronisation of vole population dynamics by predatory bird. *Nature* 408: 194-196.
- Kendall, B.E., C.J. Briggs, W.W. Murdoch, P. Turchin & S.P. Ellner. 1999. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and

- mechanistic modeling approaches. *Ecology* 80: 1789-1805.
- Koelle, K. & J. Vandermeer. 2005. Dispersal-induced desynchronization: From metapopulations to metacommunities. *Ecol. Lett.* 8: 167-175.
- Koenig, W.D. 1998. Spatial autocorrelation in California land birds. *Conserv. Biol.* 12: 612-620.
- Koenig, W.D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25: 283-288.
- Lande, R., S. Engen & B.E. Saether. 1999. Spatial scale of population synchrony environmental correlation versus dispersal and density regulation. *Am. Naturalist* 154: 271-281.
- Liebholt, A., W.D. Koenig & O.N. Bjornstad. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *An. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 467-490.
- Mackenzie, J.M.D. 1952. Fluctuations in the numbers of British tetraonids. *J. Anim. Ecol.* 21: 128-153.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209 – 220.
- Moran, P.A.P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle: II – Synchronization and meteorology. *Aust. J. Zool.* 1: 291-298.
- Petchey, O.L., A. Gonzalez & H.B. Wilson. 1997. Effects on population persistence: The interaction between environmental noise colour, intraspecific competition and space. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 1841-1847.
- Post, E. 2003. Large-scale climate synchronizes the timing of flowering by multiple species. *Ecology* 84: 277-281.
- Post, E. & M.C. Forchhammer. 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature* 420: 168-171.
- Ranta, E., J. Lindström & H. Lindén. 1995. Synchrony in tetraonid population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 64: 767-776.
- Ranta, E., K. Kaitala, J. Lindström & H. Helle. 1997. The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos* 78: 136-142.
- Ranta, E., V. Kaitala & P. Lundberg. 1999. Synchronicity in population systems: Cause and consequence mixed. *Trends Ecol. Evol.* 14: 400-401.
- Rees, D.P. 1996. Coleoptera, p.1-39. In B. Subramanyan & D.W. Hagstrum, *Integrated management of insects in stored products*. New York, Marcel Dekker Inc., 426p.
- Ruxton, G.D. 1996. Dispersal and chaos in spatially structured populations: individual-level approach. *J. Anim. Ecol.* 65: 161-165.
- Saether, B.E. & S. Enger. 2004. Stochastic population theory faces reality in the laboratory. *Trends Ecol. Evol.* 19: 351-353.
- Steen, H., A. Myrsterud & G. Austrheim. 2005. Sheep grazing and rodent populations: Evidence of negative interactions from a landscape scale experiment. *Oecologia* 143: 357-364.
- Trenham, P.C., W.D. Koenig & H.B. Shaffer. 2001. Spatially autocorrelated demography and interpond dispersal in the salamander *Ambystoma californiense*. *Ecology* 82: 3519-3530.
- Viboud, C., P.Y. Boëlle, K. Pakdaman, F. Carrat, A.J. Valleron & A. Fahault. 2004. Influenza epidemics in the United States, France and Australia, 1972-1997. *Emerg. Infect. Dis.* 10: 32-39.

Received 19/II/06. Accepted 11/XI/06.
