REVISÃO DE LITERATURA

MODELOS POPULACIONAIS DE ECOSSISTEMAS

Lucirene Aguiar de Souza[1]
Carlos Edwar de Carvalho Freitas[2]

Resumo

Esta revisão sobre a modelagem ecológica discute os principais tipos de modelos de ecossistema, desde os modelos clássicos de Malthus e Verhulst até o ModeloPredador-Presa, que podem ser empregados para analisar a dinâmica de populações naturais. Foram detalhadas as fases do processo de construção de modelos com a finalidade de formar uma base conceitual para a construção de modelos mais complexos. Acreditamos que a modelagem pode constituir uma ferramenta de suporte para o planejamento do uso sustentável dos recursos naturais.

Palavras-chave: Modelagem. Ecologia de sistemas. Dinâmica de populações.

1 Introdução

Administradores que têm como objetivo preservar recursos naturais, necessitam de métodos que ajudem tanto a compreender seu comportamento e suas interações com os outros componentes do sistema, quanto que possibilitem prever os efeitos de políticas ambientais (CONSTANZA; VOINOV, 2001), visto que estas podem afetar drasticamente tanto o objeto de manejo quanto as populações humanas que dependem da produtividade desses recursos para sua subsistência e geração de renda (SOUZA; FREITAS, 2010).

Abordagens de manejo em nível do ecossistema têm sido propostas como um novo paradigma para a administração do uso racional de recursos naturais, uma vez que requer a consideração de interações entre os seres humanos e o ecossistema (SOUZA; FREITAS, 2009; BENDOR et al., 2009). Este tipo de gerenciamento pode ter como base os resultados obtidos por meio de processos de modelagem (SOUZA; FREITAS, 2010; GOMES; VARRIALE, 2001; JOELS; CÂMARA, 2001). A modelagem consiste em uma representação do mundo real que proporcione a capacidade de prever, com alguma precisão, a ocorrência de eventos em um sistema (BRUM et al., 2001; JØRGENSEN, 1999). De acordo com Odum (1988), um modelo é uma formulação que imita um fenômeno real que permite a confecção de previsões acerca do ambiente ou objeto de estudo.

Além disso, a modelagem possibilita a incorporação de conhecimentos multidisciplinares (TOMMASI, 1994, HOLLING, 1978), os quais possuem maior capacidade de representar a complexidade do mundo real. Neste método são ilimitadas as oportunidades para experimentações, uma vez que é possível inserir vários tipos de perturbações para analisar os seus efeitos sobre um sistema (ODUM, 1988). Segundo Constanza e Voinov (2001), é neste sentido que os modelos dão sua principal colaboração, representando situações e substituindo sistemas nos quais estudos de manipulação experimental não são possíveis, como em sistemas ecológicos e econômicos complexos (HOLLING, 1978, FRAGOSO JÚNIOR *et al*, 2010). Fornecem respostas e previsões referentes a questões importantes em médio ou curto prazo dependendo dos seus objetivos (ODUM, 1988).

[1] Universidade Federal do Amazonas, professora pesquisadora, Manaus, Amazonas, Brasil. lucireneaguiar@yahoo.com.br, (092) 8816-0067. Av. General Rodrigo Otávio Jordão Ramos, 6200, Coroado I, Manaus, Setor Sul, Mini-Campus, Bloco I, 2°andar, Departamento de Ciências Pesqueiras. CEP: 69077-000.
[2] Universidade Federal do Amazonas, professor Titular , Manaus, Amazonas, Brasil. freitasc50@gmail.com (092) 3647-4064. Av. General Rodrigo Otávio Jordão Ramos, 6200, Coroado I, Manaus, Setor Sul, Mini-Campus, Bloco I, 2°andar, Departamento de Ciências Pesqueiras. CEP: 69077-000.

O uso da modelagem de ecossistemas tem se mostrado uma boa ferramenta para avaliar efeitos de ação antrópica em sistemas naturais (SOUZA, 2007; VEGA-CANDEJAS; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, 2001; RUTH; HANNON, 1997) o que, segundo Petten (1994), pode contribuir para o planejamento regional. De acordo com Constanza e Voinov (2001), os impactos econômicos e ambientais resultantes de políticas de manejo, podem ser previstos por meio da modelagem de ecossistemas. Dessa forma, este trabalho se propõe a discorrer sobre a modelagem ecológica e os principais tipos de modelos de ecossistema que podem ser empregados na análise populacional dos recursos naturais, a fim de servir como ponto de partida para modelos mais complexos que poderão colaborar no planejamento do uso sustentável dos recursos naturais na região.

O processo de modelagem

O processo de modelagem geralmente começa com a construção de um diagrama de compartimentos, que representam as partes de um sistema (ODUM, 1988). As fases para a construção de um modelo são as seguintes:

1) Construção do Modelo Conceitual - O modelo conceitual é a forma como a realidade é percebida. De acordo com Móran (1990), o momento mais apropriado para a construção de um modelo conceitual se dá no início da investigação de um sistema, para possibilitar tanto a inclusão de fatores já reconhecidos como importantes, quanto à exploração hipotética das conexões entre os diversos componentes existentes. Podendo ser estabelecido no conhecimento que se tem sobre o objeto de estudo, adquirido por meio de observações diretas. A sua definição ocorre a partir de uma teoria geral, que serve de base para a seleção e combinação de uma série de variáveis, que se supõe que descrevam o sistema. Essa fase deve preceder qualquer experimento de campo (GOMES; VARRIALE, 2001).

2) Coleta de dados - A construção do modelo conceitual indica quais as variáveis que deverão ser coletadas para alimentar o modelo (SOUZA, 2007). A coleta de dados a ser executada para análise de um sistema deve ser suficientemente abrangente para caracterizar o ambiente a ser estudado, suprindo as demandas observadas no modelo conceitual. Pode ser feita mediante experimentos, entrevistas, levantamento bibliográfico, entre outros.

3) Definição das variáveis - As informações obtidas por meio da coleta de dados e do conhecimento adquirido pelo levantamento bibliográfico sobre o sistema, deverão conduzir à escolha das variáveis que farão parte do modelo. Nessa fase podem ser retiradas ou acrescentadas variáveis ao modelo conceitual anteriormente proposto. Muitas vezes bastam poucas variáveis para servirem de base a modelos eficazes, pois os fatores-chaves, as propriedades emergentes e integradoras frequentemente dominam ou controlam a maior parte dos eventos do sistema (ODUM, 1988). O critério de seleção das variáveis em análise deve ser a relevância ecológica dos componentes e dos processos dentro do sistema (GOMES; VARRIALE, 2001).

4) Montagem do modelo - A construção do modelo é realizada definindo-se a função de cada elemento na modelagem. Estes elementos muitas vezes dependem do tipo de modelagem a ser feito, se analítico ou computacional e, também, no caso do último, do programa a ser utilizado para modelagem. De acordo com Odum (1988), um modelo é formado por quatro elementos básicos:

- *Variáveis,* conjunto de números que são utilizados para representar o estado ou condições no tempo;
- *Interações entre os componentes,* representadas por equações denominadas de funções de transferência;
- *Entradas no sistema ou fatores que o afetam,* são representadas por equações denominadas funções motrizes, e;
- *Equações matemáticas*, que podem ser denominadas como parâmetros do modelo.

Por outro lado, Ruth e Hannon (1997), trabalhando com modelagem de sistemas econômicos usando o programa Stella, consideram que os principais componentes de uma modelagem são os fluxos, os estoques, os agentes conversores e os conectores. Estes componentes, com suas respectivas funções, são listados a seguir:

- *Fluxos* – correspondem aos pontos de controle e direcionamento de entrada e saída de energia de dentro dos estoques. Esses podem ser unidirecionais ou bidirecionais.
- *Estoques* – representam os pontos de armazenamento dentro dos modelos (não deve ser confundido com estoque pesqueiro). Ex.: número de peixes em um lago ou tanque, biomassa de pescado capturada, número de pescadores, etc.

- *Agente Conversor* **-** podem ser funções matemáticas, lógicas, etc., que convertem valores de entrada em saída. Ex.: Utilizar dados de entrada de captura e esforço para calcular a Captura por Unidade de Esforço Pesqueiro (CPUE).
- *Conectores* - representam as ligações e o sentido das interações entre as partes do sistema, levando informações de uma variável a outra. Ex.: a produção pesqueira está ligada ao número de peixes disponível para pesca, que por sua vez é influenciado pela quantidade de mata ciliar.

5) Estabelecimento das Relações Funcionais - deverão ser propostas relações funcionais (equações matemáticas) entre as variáveis, que terão por base o modelo conceitual e as informações que descrevem o sistema e que foram diretamente adquiridas. Uma mesma equação pode ser usada em diferentes modelos, o mesmo processo pode ser descrito por diferentes equações e o número de variáveis exigidas ou desejadas em uma equação varia de caso para caso dependendo da complexidade do sistema (GOMES; VARRIALE, 2001).

6) Rodagem do modelo – consiste no processamento dos dados. Nesta fase, nos modelos computacionais, os dados e as funções inseridas no modelo serão lidos e executados para gerar as respostas resultantes do processo de modelagem. As formas de saídas destas informações podem ser gráficas ou tabeladas. O tempo para a simulação das respostas depende dos objetivos da análise.

7) Validação **-** consiste em avaliar se o modelo construído é capaz ou não, de descrever o comportamento observado experimentalmente. Essa etapa ocorre depois do processo de rodagem, quando é possível observar as respostas obtidas. Nessa fase executa-se a demonstração de que o modelo, dentro do seu domínio de aplicabilidade, possui um espectro satisfatório de precisão, compatível com o objetivo previsto (GOMES; VARRIALE, 2001). Através da validação pode-se verificar quais são as variáveis que influenciam com maior intensidade o sistema, quais são as que não o afetam de forma significativa, quais são os componentes que deixaram de ser inseridos no modelo por falta de dados ou por desconhecimento de sua relevância para análise e, finalmente, se houve erro na entrada de dados ou na formulação das equações matemáticas inseridas. A validade de um modelo é verificada pela sua capacidade de reproduzir o comportamento observado no sistema, através dos dados coletados, e os mecanismos, que refletem a dinâmica dos sistemas originais (GOMES; VARRIALE, 2001; JØRGENSEN, 1997). Esse procedimento deve ser feito mediante a apresentação de três características:

- Capacidade de reproduzir dados já coletados ou obtidos experimentalmente no sistema (GOMES; VARRIALE, 2001);
- Capacidade de prever, com relativa exatidão, as respostas do sistema frente a mudanças; e
- Capacidade de reproduzir o comportamento dos sistemas originais (GOMES; VARRIALE, 2001.; JØRGENSEN, 1997).

8) Construção do modelo final **-** após identificar as partes relevantes do modelo, ele pode ser reformulado para apresentar resultados que representem melhor o objeto de estudo. Após efetuar as alterações necessárias para o aperfeiçoamento do modelo, ele deve ser novamente rodado, para que sejam obtidas as novas respostas sobre o sistema. Se estas preencherem os requisitos de validação, o modelo se transforma de conceitual para final.

De acordo com Odum (1988), os modelos podem ser classificados em função de três objetivos: realismo, precisão e generalidade. O realismo refere-se ao grau de equivalência entre os enunciados matemáticos do modelo e os conceitos biológicos que se pretende representar. A precisão é a capacidade de prever mudanças numéricas e de imitar os dados nos quais está fundamentado. A generalidade refere-se à amplitude da aplicabilidade do modelo, ou seja, se passível ou não de ser repetido em outro sistema.

Os modelos ecológicos são avaliados comumente em termos de generalidade, capacidade para orientar os esforços para novas pesquisas, e capacidade de precisão (ODUM, 1988). Segundo o mesmo autor, nos problemas de ecologia aplicada, onde a previsão é o objetivo, o realismo e a generalidade são sacrificados, muitas vezes, em beneficio da primeira.

Modelos matemáticos são mais frequentemente desenvolvidos para as predições das mudanças dinâmicas em função do tempo (ODUM, 1988). Os meios matemáticos disponíveis para sua formulação são vários, alguns deles bastante complexos, entre eles as equações diferenciais e a integração são os mais usados (SANTO, 2001). Segundo Santo (2001), esses modelos têm sido desenvolvidos de forma analítica ou por simulações computacionais. Estes últimos permitem prever e comparar os prováveis resultados à medida que se alteram, acrescentam-se ou se retiram parâmetros (ODUM, 1988).

Em modelagem ecológica deve-se levar em consideração que a introdução de vários graus de simplificação é frequentemente necessária para reduzir a complexidade das análises (BÉNÉ et al., 2001), ou seja, como é impraticável colocar todas as variáveis que estão relacionadas a um sistema num modelo, pois há o desconhecimento de quais são as variáveis, de como elas se influenciam e em que magnitude. Assim, opta-se, forçosamente, na inserção daquelas que apresentam informações disponíveis e/ou aquelas que são as principais responsáveis por mudanças no sistema.

O modelo de Malthus

O estudo matemático de dinâmica de populações surgiu em 1798, por meio do economista, demógrafo e reverendo Thomas Robert Malthus (BEVILACQUA et al., 2003). Segundo Santo (2001), o modelo construído por Malthus foi a primeira tentativa de descrever matematicamente o crescimento de uma população. Esse cientista considerou que, na ausência de restrições ambientais, o número de pessoas que habitam uma região aumentaria com uma proporção fixa (MALTHUS, 1798). De acordo com Seidl e Tisdell (1999), a teoria básica de Malthus consiste em três suposições básicas: 1) a fonte de alimento é o único fator limitante para a existência humana e seu crescimento; 2) a população aumenta exponencialmente; e 3) a produção de alimento somente pode crescer linearmente.

O modelo Malthusiano pode ser caracterizado, devido a sua forma, como um modelo de crescimento exponencial (Figura 1).

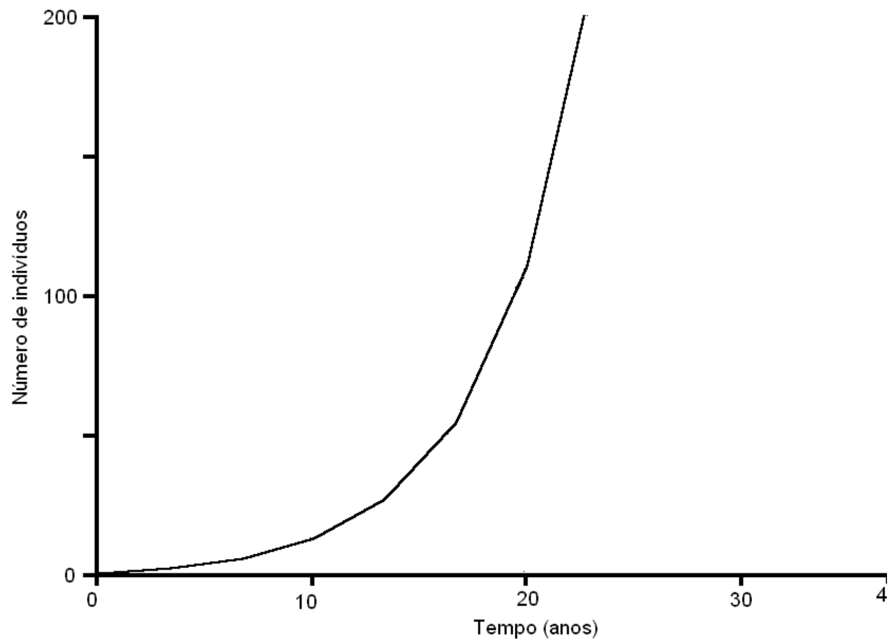

Figura 1. Padrão de crescimento populacional exponencial (Modelo Malthusiano).
Fonte: Souza (2007)

Matematicamente, modelos de crescimento dessa natureza que possuem taxa maior que zero, produzem valores infinitos se continuarem ininterruptamente (FEARNSIDE, s.d). Contudo, estudos de crescimento populacional executados em laboratório e na natureza mostram que populações podem crescer exponencialmente apenas durante um curto intervalo de tempo, antes de atingir os limites impostos pelas características do ambiente (TAVARES; PEREIRA, 2005). A Terra, por exemplo, é um sistema ecológico fechado e, por isso, recursos como, alimento, água, ar ou espaço físico são limitados e, por isso os níveis de população estariam dependentes da capacidade suporte do meio ambiente (NUNES, 2006). Do ponto de vista matemático, significa dizer que quando o tempo se aproxima do infinito, o número de indivíduos tende para um determinado valor que corresponde à capacidade de suporte do ambiente (HRITONENKO; YATSENKO, 1999).

A desconsideração de que fatores limitantes, intervenções governamentais, ou o comportamento humano pudessem restringir o crescimento da população, foi mantido por Malthus por muito tempo devido a sua formação religiosa. Sendo que somente na segunda edição do seu livro (1803), ele admitiu a existência de fatores que poderiam limitar o aumento demográfico (SEIDL; TISDELL, 1999).

Além de desconsiderar que populações reais somente seguem o padrão exponencial quando os recursos são abundantes e outras condições são favoráveis (MALTHUS, 1798; 1830), o modelo de Malthus apresenta outras limitações. Uma delas é partir do princípio que não existe competição por recursos (HRITONENKO; YATSENKO, op. cti.). Além disso, em um sistema real as taxas de natalidade e mortalidade não podem ser constantes (TAVARES; PEREIRA, 2005).

De acordo com Tavares e Pereira (2005), o modelo de Malthus é válido quando o crescimento da população está sujeito apenas às taxas de natalidade e de mortalidade, na ausência de migração, e caso se possa considerar a diferença entre as taxas de natalidade e de mortalidade como constantes. Nesse caso, o valor da taxa de crescimento (chamada de *r)* também será constante e pode-se modelar a população de acordo com o tempo.

O modelo Malthusiano considera a variação da população constante. Assim, segundo Seidl e Tisdell (1999) sua função no tempo seria dada por:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$$

onde N(t) é o número de indivíduos.

A equação diferencial utilizada para o Modelo de Malthus é a seguinte (SANTO, 2001):

$$\frac{dN(t)}{dt} = bN(t) - dN(t)$$

em que *N(t)* é o tamanho da população no instante *t* em uma determinada área geográfica; *b* é uma constante que representa a taxa de natalidade; e *d* é a taxa de mortalidade. Esta equação diferencial pode ser simplificada da seguinte forma:

$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$, onde *r = (l – d),* que simboliza o coeficiente de crescimento intrínseco desta população (SANTO, 2001).

De acordo com Santo (2001), a solução analítica da equação de Malthus é muito simples: $N(t) = N_0(t_0)e^{rt}$

Onde:
N_0 = número de indivíduos no momento "*0*";
N(t)= número de indivíduos no momento "*t*";
e = base dos logaritmos naturais;
r = taxa intrínseca de crescimento ou capacidade inata para o crescimento, dadas as condições vigentes de tempo.

O modelo de Verhulst

Pierre François Verhulst foi um matemático belga que, em 1836, construiu um modelo por meio de uma generalização daquele construído anteriormente por Malthus. Segundo Verhulst (1838), a demografia de uma população apresentaria um crescimento logístico. Segundo Odum et al. (1988) este tipo de crescimento ocorre quando uma população que se reproduz inicialmente rápido, sob uma fonte de pressão constante, com o passar do tempo se torna tão numerosa que sua capacidade de crescer passa a ser cada vez mais reduzida devido a interações entre os membros da população. O crescimento logístico é uma suposição básica em biologia populacional para qualquer organismo após longo período de tempo (SEIDL; TISDELL, 1999).

O modelo de Verhulst difere do construído por Malthus, por levar em consideração as restrições ambientais de uma região. Para isso, propôs a ocorrência de um processo limite, que deveria atuar quando uma população crescesse demais (VERHULST, 1838; SEIDL; TISDELL, 1999). Ou seja, a taxa relativa de crescimento demográfico deveria diminuir com o aumento no número de indivíduos, chegando a zero se este alcançar o valor máximo, determinado em função da quantidade de recursos disponíveis e/ou das restrições do ambiente (NUNES, 2006), resultando em um processo que torna o crescimento ilimitado impossível.

No modelo de Verhulst, a taxa de crescimento populacional depende do número de indivíduos em cada instante, não sendo considerado constante, como suposto anteriormente (NUNES, 2006). Diminuições nas taxas de crescimento ocorrem à medida que, com o tempo, os recursos vão se tornando insuficientes para sustentar o crescimento contínuo da população. Nessa última etapa, a população aproxima-se de um limite superior conhecido como Capacidade de Suporte (*K*), resultando num estado de equilíbrio do ambiente (Figura 2). Esta se manterá em equilíbrio à proporção que os fatores que fazem decrescer a biomassa, tais como a predação, enfermidades, etc., sejam balanceados por aqueles que a aumentam, como, por exemplo, o recrutamento (SEIJO et al., 1997). Em níveis próximos a capacidade de suporte do sistema, há uma progressiva incidência de fenômenos relacionados com a densidade de indivíduos no ambiente, que variarão com a estratégia de vida de cada espécie e com o tipo de ecossistema considerado (ROTHSCHILD, 1986; SEIJO et al., 1997).

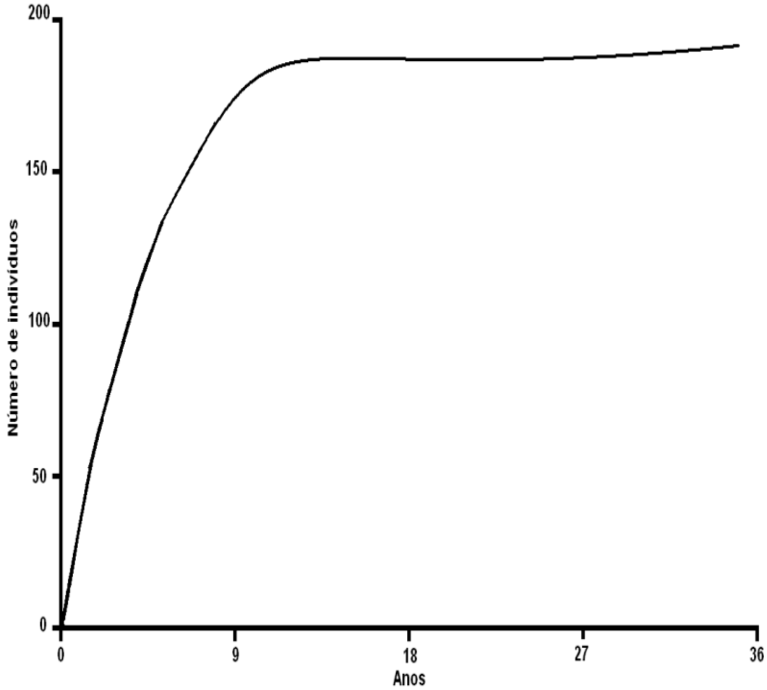

Figura 2. Exemplo do padrão de crescimento gerado através do modelo logístico de Verhulst.
Fonte: Souza (2007).

O modelo demográfico logístico de Verhulst apresenta-se da seguinte maneira:

$$N(t) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Onde *N(t)* representa o número de indivíduos no tempo *t; r* é a taxa intrínseca de crescimento populacional; e *K* o número de indivíduos no equilíbrio ou capacidade de suporte do ambiente.

A equação de Verhulst difere da de Malthus pelo fator *1 – N/K*, que elimina a explosão demográfica. Esse termo faz com que a taxa de crescimento populacional torne-se igual a zero, quando o número de indivíduos se igualarem a *K*. A base matemática do modelo de Verhulst (1838) é a derivação da equação logística, a qual gera um padrão de crescimento em forma de "S". Segundo Fearnside (s.d.), ela pode ser descrita da seguinte forma:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN\,\frac{(K - N)}{K}$$

dN/dt = taxa do aumento da população;
N = tamanho da população;
r = capacidade inata para o aumento populacional; e
K = densidade de saturação ou capacidade de suporte.

De forma integrada, a equação produz:

$$N = \frac{K}{1 + e^{(a - rt)}}$$

Onde:

a = constante de integração que define a posição da curva em relação à origem (o valor de *ln (K - N)/N* quando *t = 0*).

e = base dos logaritmos naturais;

t = tempo;

De acordo com Fearnside (s.d.) essa equação tem vários pressupostos não satisfeitos em muitas populações reais: 1) distribuição inicial de idades estável; 2) indivíduos ecologicamente equivalentes ou é usada uma unidade de densidade para equiparar estágio de vida, tamanho individual, etc.; 3) a taxa congênita de aumento populacional (r) pode ser realmente alcançada sob condições existentes; 4) não existem atrasos nas respostas da população com a alteração das variáveis; e 5) a correlação entre densidade e taxa de aumento populacional é linear, incluindo a pressuposição da mais alta taxa de crescimento, quando a densidade de população for extremamente baixa (PIELOU, 1969). As discrepâncias entre essas pressuposições e características das populações reais explicam as variações observadas em curvas de crescimento logístico ajustadas a dados reais (FEARNSIDE, s.d.).

Atualmente, o modelo de Verhulst é utilizado para projetar populações futuras, no caso de inobservância de fatalidades, como as provocadas por guerras e epidemias em populações humanas (NUNES, 2006) e também para verificar o comportamento populacional de outros organismos. Segundo Hritonenko e Yatsenkro (1999), esse modelo tem proporcionado formas de previsão de crescimento suficientemente reais para populações de microorganismos, plantas, animais e, até mesmo, seres humanos.

Modelos de Predador-Presa (Modelo Clássico de Lotka-Volterra)

Raymond Pearl, Alfred J. Lotka e Vito Volterra foram pioneiros em associar bases matemáticas com o estudo de populações, o que levou ao desenvolvimento de diversas experiências sobre: a interação de predadores e presas, as relações competitivas entre espécies e o controle populacional (LEUNG; WANG, 1976). Os modelos predador-presa começaram a ser utilizados pela ciência, a partir do trabalho dos dois últimos pesquisadores. Lotka era um biólogo americano que desenvolveu muitos modelos dessa natureza (SOUZA, 2007). O segundo foi um matemático italiano que propôs um modelo que dividia a população de peixes em dois grupos, as presas e os predadores (DANTAS, 2005). Por serem os primeiros a desenvolverem pesquisas com esse tipo de modelagem e pela semelhança entre os trabalhos desenvolvidos, atribui-se o nome desses autores ao mais simples modelo que analisa as relações entre predador e presa (KOROBEINIKOV; WAKE, 1999), ou seja, o clássico modelo de Lotka-Volterra.

Equações de Lotka-Volterra

O modelo consiste em um par de equações diferenciais, não lineares e de primeira ordem (DANTAS, 2005; SANTOS; BOMFIM, 2005), frequentemente utilizadas para descrever a dinâmica de sistemas biológicos. Segundo Malaquias e Mizukoski (2005), o modelo de Lotka-Voltera é dado por:

$$\begin{cases} x' = ax - \alpha xy \rightarrow \text{correspondente à dinâmica da presa; e} \\ y' = -bx + \beta xy \rightarrow \text{correspondente à dinâmica do predador.} \end{cases}$$

Onde:

x = é a densidade de presas, sendo *x=dx/dt*;

y = é a densidade de predadores, sendo *y=dy/dt*;

a = taxa de crescimento das presas;

b = taxa de mortalidade dos predadores;

α = taxa de mortalidade das presas devido a interação com o predador, sendo também denominada de coeficiente de predação; e

β = taxa de reprodução de predadores por unidade de presas consumida, ou seja, taxa de conversão da biomassa de presas capturadas em predadores.

Sendo que os valores de a, b, α, β são constantes positivas.

O modelo considera que:

1) O encontro entre predador e presa é ao acaso, e o número destes é diretamente proporcional ao produto das duas populações. Cada encontro tende a inibir o crescimento da população de presas, pois representa a sua captura, o que implica no aumento de sua taxa de mortalidade. Estes também resultam no aumento do número de predadores, pois afetam a taxa de nascimento desse grupo (lei de ações de massa) (DANTAS, 2005).
2) As presas crescem logisticamente na ausência dos predadores (MARON, 2003), que por sua vez, diminuem exponencialmente na ausência da presa.
3) A taxa de eficiência do modelo varia entre 0 e 1. Valores próximos a 0 indicam que presas não podem ser capturadas frequentemente, quando ocorre encontro entre estas e o predador (DANTAS, 2005).
4) O predador é limitado somente pela presa e a presa somente pelo predador (SMITH; SLATKIN, 1973; MARON, 2003).

Segundo Gomes (2007), o caso particular mais simples que se pode conceber do sistema, é aquele em que:

1) A presa cresce exponencialmente na ausência do predador;
2) A resposta funcional do predador é linear, ou seja, a quantidade de presa consumida por predador é uma proporção constante da densidade da presa. A resposta numérica é apenas uma constante multiplicada pela resposta funcional. Quer dizer, cada quantidade de presa consumida é imediatamente convertida em população de predador;
3) Na ausência da presa, o predador morre a uma taxa constante.

De acordo com Dantas (2005), devido a interação entre as espécies, basicamente podem ocorrer três situações:

1) Coexistência de presas e predadores;
2) Presas são extintas e, em consequência, predadores também;
3) Apenas predadores são extintos.

Segundo Rocha (1999), a análise das equações diferenciais de Lotka-Volterra leva a concluir que:

1) Na ausência de predadores, a população de presa cresce indefinidamente;
2) Na ausência de presas, a população de predadores tende a extinguir-se;
3) A solução correspondente é periódica, isto é, ao fim de certo tempo t, a população voltará a ser constituída por x presas e y predadores;
4) A presa tem uma quantidade ilimitada de alimentos; e
5) A presa só tem um predador, aquele que está sendo considerado nas análises, e não tem outras limitações;

O resultado são padrões de oscilação no tamanho das populações de predadores e presas (Figura 3).

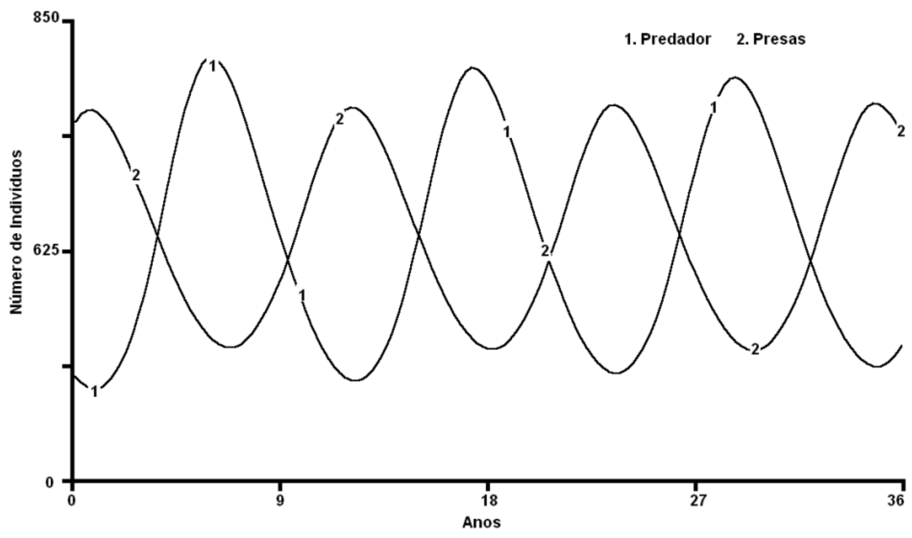

Figura 3. Padrão de oscilação de Modelos Lotka-Volterra.
Fonte: Souza (2007).

Limitações do Modelo

O modelo de Lotka-Volterra tem sido criticado por sua simplicidade, sendo considerado irreal por sua instabilidade estrutural e sua suposição de crescimento ilimitado da presa na ausência do predador (KOROBEINIKOV; WAKE, 1999). De acordo com Smith e Slatkin (1973) existem outras características não satisfatórias desse modelo:

1) assumir que reprodução de predadores e presas é contínua e dependente da taxa de alimento consumida;

2) considerar que a taxa de captura das presas é proporcional ao produto das densidades do predador e presa, o que não é razoável em alguns casos. Pode ser mais plausível requerer um constante consumo de alimento; e

3) não existir autolimitação do número de predadores e também da população de presa na ausência do predador.

Korobeinikov e Wake (1999) acrescentaram que o fato de considerar que o tamanho de predadores depende unicamente da disponibilidade de presas, exclui muitos fatores que afetam o tamanho de cada população, incluindo: nascimento, mortalidade por vários fatores, imigrações e emigrações. O modelo de Lotka-Volterra também não considera relações intra-específicas, isto é, a competição entre indivíduos da mesma espécie por recursos naturais. Como resultado, a população de presas pode crescer indefinidamente, sem nenhum limite de recursos, na ausência de predadores (BAPTESTINI, 2006). Contudo, apesar dessas limitações, esse tipo de modelo ainda é uma ferramenta útil para representar algumas características básicas de um sistema predador-presa real e serve como uma base robusta para a construção de modelos mais complexos (KOROBEINIKOV; WAKE, 1999).

Análise de estabilidade

O estudo da estabilidade de um sistema tem por objetivo determinar se pequenas variações em suas condições iniciais levam a pequenas ou grandes alterações em sua resposta ao longo do tempo (VATH; MALTA, 2005). Em sistemas não lineares, como é o caso do modelo de Lotka-Volterra, é difícil determinar como os resultados se comportam quando muito próximos ao equilíbrio (GOMES, 2007). No caso do modelo de Lotka-Volterra as relações entre espécies e a análise de estabilidade podem permitir, por exemplo, determinar em que condições uma ou ambas as espécies entram em extinção ou atingem o equilíbrio. Esse modelo teria a estabilidade representada por meio de ciclos, o que significa que o sistema estaria constantemente saltando de um ciclo para outro, devido a mudanças constantes no meio ambiente (GOMES, 2007). Nesse caso, para fazer uma análise de estabilidade do sistema de equações diferenciais, associado ao modelo, é necessário, primeiramente, encontrar os pontos de equilíbrio correspondentes.

Ponto de equilíbrio (Ponto crítico)

A análise de um sistema do tipo quase-linear deve se deter em seus pontos críticos (FREITAS et al., 2007). Os pontos de equilíbrio ou pontos críticos são pares de valores obtidos quando se tornam nulas as derivadas que descrevem o comportamento das variáveis ao longo do tempo (VATH; MALTA, 2005) e que mantém o sistema em um equilíbrio constante, sem alteração nesses valores. Ele também pode ser definido como o centro estável de um sistema linear (DANTAS, 2005). O ponto de equilíbrio é considerado estável quando os valores observados em sua vizinhança se aproximam desse ponto, e a situação inversa caracteriza a instabilidade (VATH; MALTA, 2005). Os pontos críticos podem ser analisados recorrendo-se a técnicas gráficas, de comportamento qualitativo do sistema no espaço. Nesses gráficos pode-se observar a existência dos pontos críticos (0,0) no centro das trajetórias das elipses (FREITAS et al., 2007). Este ponto é também chamado ponto de sela (Figura 4). O gráfico da estabilidade do modelo predador-presa também pode apresentar padrão espiralado (Figura 5).

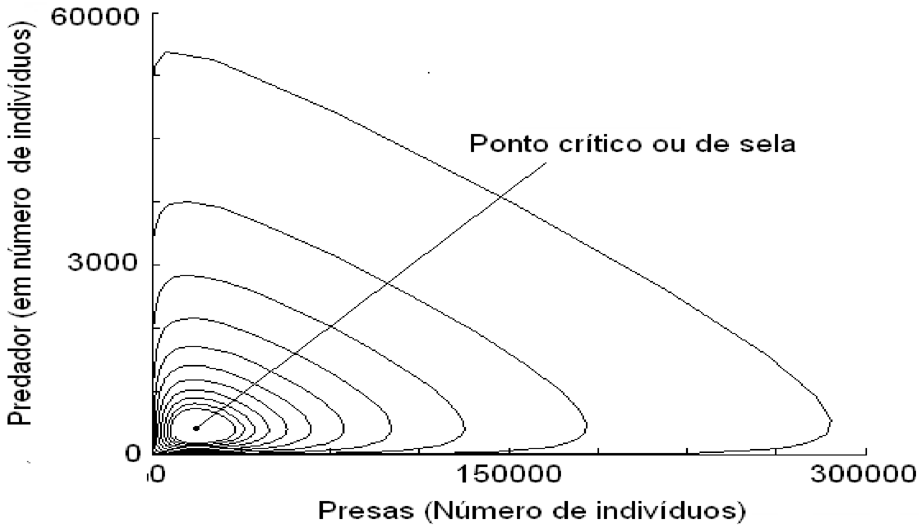

Figura 4. Ciclos resultantes da relação entre predadores e presas e ponto crítico.
Fonte: Souza (2007).

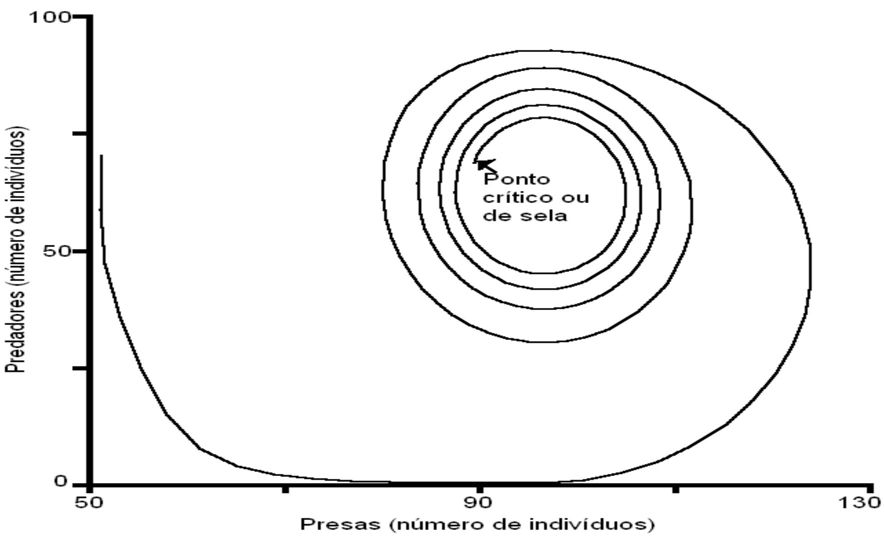

Figura 5. Espirais resultantes da relação entre predadores e presas e ponto crítico.
Fonte: Souza (2007)

Segundo Malaquias e Mizukoski (2005), fazendo-se a análise das equações de Lotka-Volterra, acima descritas, percebe-se que seus pontos críticos são: $P_1=(0,0)$, $P_2=(0, a/\alpha)$, $P_3=(b/\beta,0)$, $P_4=(b/\beta,a/\alpha)$. De acordo com esses autores, os valores de P_1, demonstram um resultado que não têm significado biológico de interesse, pois nesse ponto não existem presas ou predadores. Em P_2, x é igual a zero, e, consequentemente, não há presas e o número de predadores diminui. No caso de P_3, no qual $y=0$, ou seja, na ausência de predadores, a quantidade de presas aumenta. Em P_4, os predadores e as presas coexistem, sendo esse o principal ponto de interesse ecológico.

2 Considerações finais

A presente revisão apresentou uma descrição dos clássicos modelos populacionais que podem ser empregados para análises de recursos naturais. Espera-se com esse artigo contribuir para incentivar o desenvolvimento de novos trabalhos no âmbito da modelagem de ecossistemas, pois acreditamos que ela pode constituir uma útil ferramenta de suporte para o planejamento do uso sustentável dos recursos naturais, auxiliando os formuladores de políticas públicas na tomada de decisões nas fases de planejamento e monitoramento ambiental.

3 Agradecimentos:

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, ao Projeto PIATAM e ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Population ecosystem modeling

Abstract

This review on ecological modeling discusses the main ecosystem models employed to describe the dynamics of natural populations, including classic models of Malthus, Verhulst and prey-predator systems. We described the stages of the modeling, aiming to give a base line for the sophisticated models. We believe that modeling could be an useful tool for support sustainable planning for the exploitation of natural resources.

Key words: Modeling. Systems ecology. Dynamics of populations.

Referências Bibliográficas

BAPTESTINI, E. M. **Um sistema presa-predador com evasão mediada por ferormônio de alarme.** Viçosa: UFV. 67 p. 2006.

BENE, C.; DOYEN, L.; GABAY, D. A viability analysis for a bio-economic model. Ecological Economics; Amsterdam, n. 36, p. 385-396, 2001.

BENDORA, T.; SCHEFFRANB, J.; HANNON, B. Ecological and economic sustainability in fishery management: A multi-agent model for understanding competition and cooperation. **Ecological Economics**, Amsterdam, n. 68, p. 1061-1073, 2009.

BRUM, R. S; et al. Modelagem ambiental: perspectivas e contribuições. **ICCEEg,** Rio Grande, ano 1, n. 3, p. 15-20, 2011.

BEVILACQUA, J. S.; RAFIKOV, M.; GUEDES, C. L. C. **Modelagem em Biomatemática**. São Carlos, (SP), SBMAC, v. 1, 2003.85 p.

CATTON JR., W. R. The World's most polymorphic species: Carrying capacity transgressed two ways. **BioScience**. Oxford, v. 37, n.°, p. 6.413-419, 1987.

CONSTANZA, R.; VOINOV, A. Modeling ecological and economic systems with STELLA: Part III. **Ecological Modelling**, Amsterdam, Elsevier Science. 143: 7p. 2001.

DANTAS, M. P. **Seleção Natural Espontânea em Sistemas Presa-Predador com Difusão.** Monografia. (Graduação em Ciência da Computação. Bacharelado em Ciência da Computação). Minas Gerais: Lavras, 2005. 65 p.

FEARNSIDE, M. P. s.d. **A capacidade de suporte humano e a floresta amazônica.** Capítulo 3: Crescimento Populacional e a Capacidade de Suporte. S.I.: s.n., s.d. (Manuscrito).

FRAGOSO-JÚNIOR, C. R.; et al. Modelagem Ecológica como Ferramenta Auxiliar para Restauração de Lagos Rasos Tropicais e Subtropicais. **Revista Brasileira de Recursos Hídricos**, Porto Alegre, v. 15, n. 2, abr.-jun, p. 15-25, 2010.

FREITAS, A. E. S.; et al. **Cálculo III-A:** estudo das populações. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Matemática. Bahia: s.n., 2007 (Apostila de Cálculo III – A).

GOMES, A. G; VARRIALE, M. C. **Modelagem de Ecossistemas:** uma introdução. Santa Maria (Rio Grande do Sul): UFSM, 2001. 504 p.

GOMES M. C. **Predação.** Interacções entre espécies**.** Introdução aos Modelos Biomatemáticos. Faculdade de Ciências. Universidade de Lisboa. Disponível em: <http://correio.fc.ul.pt/~mcg/aulas/biopop/index.html>. Acesso: 29 jan. 2007.

HOLLING, C. S. Adaptive Environmental Assessment and Management. N.º3. Int. Ser. On Applied System Analysis. **Inst. Applied System Analysis**. Laxenburg, Ed. New York, 1978. 280 p.

HRITONENKO, N.; YATSENKO, Y. **Mathematical modeling in economics, ecology and the environment.** Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 1999.

JOELS, L. C.; CÂMARA, G. 2001. O workshop: Modelos e cenários para a Amazônia: o papel da ciência. **Parcerias Estratégicas**, Brasília, n. 12, p. 129-134, 1999.

JØRGENSEN, S. E. Recent trends in environmental and ecological modelling. **An. Acad. Bras**. **Cienc**. 71, p. 4-11, 1999.

______. **Integration of Ecosystem Theories: A Pattern**, 2, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 388 p. 1997.

KOROBEINIKOV, A.; WAKE. G. C. Global Properties of the Three-Dimensional Predator-Prey Lotka-Volterra Systems. **Journal of A.,** New Zealand.v.3, n.2 p. 155-162, 1999.

LEUNG, A.; WANG, A. Analysis of models for commercial fishing mathematical and economical aspects. **Econometrica**, New Yourk,1976, v. 44,v n. 2, mar., p. 295-303.

MALAQUIAS, A. G. B.; MIZUKOSKI, M. T. Modelo de Lotka-Volterra: estudo Analítico e Qualitativo. In: CONGRESSO DE PESQUISA, ENSINO E EXTENSÃO DA UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (COMPEEX, 2), 13, 2005. Goiânia. **Anais Eletrônicos do XIII Seminário de Iniciação Científica**, 2005. 1 CD-ROM.

MALTHUS, T. R. A summary view of the principle of population. p. 13-59. In: Malthus, T. R.; Huxley, J. **Osborn Three Essays on Population**. Mentor, New York, E.U.A. 1830.

______. An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society. In: Kormondy, E. J. (Comp.). **Readings in Ecology.** Englewood Cliffs (New Jersey): Prentice Hall, 1798. p. 62-63.

MARON, M. **Modelling Populations:** From Malthus to the Threshold of Artificial Life. Brighton and Hove**:** tech.rep., University of Sussex. 2003.17 p.

MÓRAN, E. F. **A ecologia humana das populações da Amazônia.** Petrópolis: Vozes, 1990. 367 p.

NUNES, R. R. Dinâmica de Populações: um breve histórico. Bienal da Sociedade Brasileira de Matemática, 3, 2006. **Anais Bienal da Sociedade Brasileira de Matemática.** Instituto de Matemática e Estatística. Universidade Federal de Goiás. 2006. Disponível em: <http://www.mat.ufg.br/bienal/2006>. Acesso em: 26 jan. 2007.

ODUM, E. P. **Ecologia.** Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 1988. 434 p. (Tradução de *Basic Ecology*.)

ODUM, H. T. et al. **Environmental Systems and Public Policy**. Ecological Economic Program. Gainesville, U.S.A.: University of Florida, 1987. 253 p.

PIELOU, E. C. **An Introduction to Mathematical Ecology**. Wiley-Interscience, New York, 1969. 286 p.

ROCHA, J. Um modelo para o sistema presa-predador. Educação, Ciência e Tecnologia. **Revista do Instituto Superior politécnico de Viseu,** Millenium *on line*, n. 16 out.1999. Disponível em: <http://www.ipv.pt/millenium/Millenium_16.htm>. Acesso em: 11 dez. 2006.

ROTHSCHILD, B. J. **Dynamics of marine fish populations.** Cambridge: Harvard University Press, 1986. 277 p.

RUTH, M.; HANNON, B. **Modeling dynamic economic systems:** Stella run-time software. Spring. 1997. 339 p.

SANTO, I. A. C. P. E. **Modelação e Estimação de Parâmetros.** Braga, Universidade do Minho. 2001.74 p.

SANTOS, J. L. C.; BONFIM, L. R. P. Algumas Aplicações e Teoria Qualitativa das Equações Diferenciais Ordinárias**. FAMAT em Revista**. 2005. n. 5, set., p. 127-146, (Faculdade de Matemática – FAMAT. Universidade Federal de Uberlândia – UFU, Uberlândia).

SEIDL, I.; TISDELL, C. A. Carrying capacity reconsidered: from Malthus' population theory to cultural carrying capacity. Analysis. **Ecological Economics,** 1999**,** n**.** 31, p. 395-408.

SEIJO, J. C.; DEFEO, O.; SALAS, S. **Bioeconomía Pesquera:** teoría, modelación y manejo. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Documento Técnico de Pesca. n. 368. Rome. FAO-Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 1997.173 p.

SMITH M. J.; SLATKIN, M. The stability of predator-prey systems. **Ecology.** v. 54, n. 2, mar., p. 384-391, 1973.

SOUZA, L. A. **Sustentabilidade da Pesca Através da Inclusão do Homem em Modelos Predador-Presa:** um estudo de caso no Lago Preto, Manacapuru, Amazonas. Manaus: INPA /UFAM, 2007.112 p.

SOUZA, L. A.; FREITAS, C. E. C. Uma Proposta de Protocolo para a Obtenção de Variáveis Visando Estudos de Modelagem Ecológica em Sistemas Pesqueiros Fluviais da Amazônia. **Acta Amazônica.** v. 39(1), p. 237-240, 2009.

______. Fishing sustainability via inclusion of man in predator–prey models: a case study in Lago Preto, Manacapuru, Amazonas. **Ecological Modelling,** Amsterdam**,** 2010, n. 221, p. 703-712.

TAVARES, E. G. H; PEREIRA, S. **Dinâmicas Populacionais com Caos:** modelos dos processos fisiológicos no homem. Coimbra, Portugal: Faculdade de Ciências e Tecnologia Universidade de Coimbra, 2005. 158 p.

TOMMASI, L. R. **Estudo de Impacto Ambiental**. São Paulo: CETESB: Terragraph Artes e Informática, 1994. 354 p.

VEGA-CANDEJAS, M. E.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. Energy fluxes in a mangrove from a coastal lagoon in Yucatan Península, México. **Ecological Modelling,** Amsterdam**,** 2001, n. 137, p. 119-133, 2001.

VERHULST, P. F. **Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Correspondence Mathematique et Physique**, 1838. n. 10, p. 113-121, (Tradução inglesa abreviada.)

Histórico editorial
Recebido em: 01/08/2013
Aceito em: 20/03/2014