B. Inst. Pesca
22 (1): 153 - 158, 1995

UM MODELO MATEMÁTICO EM DINÂMICA DE POPULAÇÕES II

[A dynamics of populations mathematical model II]

Edison Pereira dos SANTOS[1,2]

RESUMO

SANTOS (1992) apresenta o desenvolvimento de um modelo matemático em dinâmica de populações policoôrticas (com sobreposição de gerações), através de equações de diferenças finitas e a análise de estabilidade dos pontos de equilíbrio. Este trabalho trata do caso particular de populações monocoôrticas (sem sobreposição de gerações) e recrutamento dependente da densidade, como mecanismo homeostático.

PALAVRAS-CHAVE: biologia populacional, equações de diferenças, homeostase

ABSTRACT

SANTOS (1992) presents the development of a dynamics of polycohortic populations (with overlapping generations) mathematical model, by means of difference equations, and the analysis of the stability of the equilibrium points. This paper deals with the particular case of monocohortic populations (non-overlapping generations) and density dependent recruitment as homeostatic mechanism.

KEY WORDS: population biology, difference equations, homeostasis

1. INTRODUÇÃO

Na investigação Pesqueira, a Análise de Produção tem por objetivo a otimização da pesca, através da maximização de sua eficiência e do seu rendimento. Esta série de trabalhos trata da ANÁLISE DE RENDIMENTO.

O primeiro trabalho (SANTOS, 1992) desenvolve um modelo matemático para a dinâmica de populações onde várias gerações coexistem. A partir desse modelo foi possível obter a função de rendimento e os esforços de pesca que maximiza a produção e que destroi a população.

As populações sem sobreposição de gerações ou com sobreposição desprezível para esta análise, são freqüentemente encontradas na pesca, como o camarão *Penaeus schimitti* (NEIVA et alii, 1971) e algumas espécies de lula.

O primeiro objetivo deste trabalho é o desenvolvimento da expressão matemática da dinâmica dessas populações e, conseqüentemente, a determinação da "curva de rendimento" e dos esforços críticos.

Variações ambientais (bióticas e abióticas), assim como a pesca, modificam as taxas de mortalidade, e para sobreviver, as populações naturais necessitam de mecanismos compensatórios, denominados homeostáticos. Um deles (segundo objetivo deste trabalho) é o aumento da fecundidade com a diminuição da densidade da população e pela diminuição da competição intra-específica. Esses mecanismos podem modificar, também, as taxas de mortalidade natural, os parâmetros da relação peso-comprimento e da função de crescimento orgânico.

O terceiro objetivo é a apresentação dos conceitos:

1) reprodução concentrada no tempo,
2) população coôrtica e
3) população dispersiva.

2. O MODELO

2.1. Caracterização da População

Neste trabalho:

1) população biológica é um conjunto de indivíduos de uma mesma espécie (sem isolamento reprodutivo intrínseco), separado de outras populações dessa espécie, se exis-

(1) Pesquisador Científico - Divisão de Pesca Marítima - Instituto de Pesca - CPA/SAA - Bolsista do CNPq
(2) Endereço/Address: Av. Bartholomeu de Gusmão, 192 - CEP 11030-906 - SANTOS - SP

SANTOS, E.P. dos 1995 Um modelo matemático em dinâmica de populações II. *B. Inst. Pesca,* São Paulo, *22* (1): 153 - 158, jan./jun.

tirem, por barreiras geográficas (isolamentos extrínsecos), que interrompem o fluxo gênico e

2) coorte é um conjunto de indivíduos, dessa população, que nasceu numa mesma época de reprodução.

Sejam:

m = número de intervalos de tempo em que o ano foi subdividido (geralmente $m = 12$ meses) e

N^*_{rj} = freqüência relativa de indivíduos em reprodução, entre os adultos, no intervalo j de m.

A distribuição temporal reprodutiva será dita:

1) CONCENTRADA totalmente no intervalo J se:

$N^*_{rj} = 1$ para $j = J$ e

$N^*_{rj} = 0$ para $j \neq J$

com soma dos quadrados dos desvios (resíduos):

$$SD_c = (N^*_{rJ} - 1)^2 + \sum_{j=1}^{m-1} (N^*_{rj} - 0)^2$$

2) DESCONCENTRADA se: $N^*_{rj} = \ddddot{N}^*_r$ constante, qualquer que seja j, com soma dos quadrados dos desvios em relação a $\ddddot{N}^*_r$:

$$SD_d = \sum_{j=1}^{m} (N^*_{rj} - \ddddot{N}^*_r)^2$$

e $0 < \ddddot{N}^*_r < 1$ independente de m.

Pode-se então definir o índice (I_r) de concentração temporal reprodutiva:

$$Ir = \frac{SD_d}{SD_d + SD_c} \qquad 0 <= I_r <= 1$$

$I_r = 0$ para reprodução totalmente desconcentrada e

$I_r = 1$ para, totalmente concentrada

Diz-se então que a reprodução é concentrada em t (no instante t) quando se processa com maior intensidade numa época em torno de t ($I_r \neq 0$). Usa-se também o termo "reprodução periódica" pois essa época é, aproximadamente, fixa no ano.

Como estimativa de N^*_{rj} usa-se a média, geralmente anual:

$$\bar{N}^*_r = \frac{\sum_{j=1}^{m} N^*_{rj}}{m}$$

Sejam:

N_t = número total de indivíduos da população, num instante t,

A_t = área (ou volume) efetiva da região onde a população vive e

$$D_t = \frac{N_t}{A_t} = \text{densidade da população.}$$

A população será dita DISPERSIVA se: $A_t = A$ constante qualquer que seja N_t. Neste caso:

$$D_t = \frac{1}{A} N_t \quad \alpha \quad N_t$$

A densidade é uma medida de abundância (valor proporcional ao tamanho da população), dependendo da velocidade de dispersão (SANTOS, 1972).

Denota-se como POPULAÇÃO COÔRTICA àquela que apresenta:

1) reprodução concentrada no tempo ($I_r \neq 0$), que dá origem às coortes e

2) crescimento orgânico contínuo em peso.

Ela será MONOCOÔRTICA (uma só coorte de cada vez) se os indivíduos sobreviverem, no máximo até à sua primeira (e única) reprodução, ou se o número de sobreviventes após essa reprodução for desprezível para a Análise de Produção. Caso contrário, quando duas ou mais coortes coexistem a população é denominada POLICOÔRTICA.

2.2 Dinâmica da População

Segundo SANTOS (1992) a dinâmica anual de uma população policoôrtica pode ser representada pela equação de diferenças finitas (GOLDBERG, 1967):

$$N_{t+1} = R_t e^{-Z(t_r - t_R)} + N_t e^{-Z} \qquad \text{(I)}$$

com: $R_t = R(N_t)$, $Z = M + F$ e $F = qf$,
onde: t = instante (em número natural) central na época de reprodução,
N_t = número de indivíduos em t,
N_{t+1} = idem em t + 1 (unidade de tempo = 1 ano),
R_t = número de recrutas (nascidos em t e com idade t_R),
t_r = idade dos recrutas na primeira reprodução após o recrutamento (discreto),
t_R = idade de recrutamento ($0 \le t_R \le t_r$),
Z = coeficiente de mortalidade total anual,
M = coeficiente de mortalidade natural anual (considerado constante),
F = coeficiente de mortalidade por pesca, anual,
q = capturabilidade e
f = esforço de pesca, total anual.

Se a população for monocoôrtica a expressão (I) fica reduzida a:

$$N_{t+1} = R_t e^{-Z(1 - t_R)} \qquad (t_r = 1) \qquad \text{(II)}$$

onde: N_{t+1} = sobreviventes de R_t.

Para o estudo da estabilidade dos pontos de equilíbrio, usa-se o método indireto de Liapunov (LA SALLE, 1977), onde a reta tangente (N_t, R_t) no ponto de equilíbrio (N_E, R_E) substitui $R(N_t)$ numa região próxima ao ponto (SANTOS, 1992).

Assim:

$$\frac{dR_t}{dN_t} = \frac{R_t^! - R_E}{N_t^! - N_E} \cong \frac{R_t - R_E}{N_t - N_E} \qquad R_t \cong R_E + \frac{dR_t}{dN_t}(N_t - N_E),$$

onde: $\frac{dR_t}{dN_t}$ = derivada de $R(N_t)$ em função de N_t, no ponto (N_E, N_E).

De (II) resulta:

$$N_{t+1} = \left(R_E - \frac{dR_t}{dN_t} N_E \right) e^{-Z(1-t_R)} + \frac{dR_t}{dN_t} e^{-Z(1-t_R)} N_t,$$

com solução: $N_t = N_E + (N_o - N_E)\Omega^t$, (III)

onde: N_o = valor inicial de N_t e

$$\Omega = \frac{dR_t}{dN_t} e^{-Z(1-t_R)} \text{ (parâmetro de estabilidade)}$$

O equilíbrio será:

estável para	$-1 < \Omega < 1$
instável	$\lvert\Omega\rvert > 1$
oscilante	$\Omega < 0$
oscilante convergente	$-1 < \Omega < 0$
oscilante divergente	$-1 > \Omega$

Se for oscilante divergente (instável), como o ponto de equilíbrio mais próximo (0,0) também é instável, surge uma oscilação estável. Cada ciclo é constituido por duas ou mais gerações. Segundo MAY (1975) determinados valores dos parâmetros envolvidos produzem oscilação caótica (caos), com período indeterminado.

O valor crítico do esforço (f_c), que destrói a população é dado por: $\lvert\Omega(f_c)\rvert = 1$ ou $N_E = 0$ e

$$f_c = \frac{1}{q}\left[\frac{1}{1 - t_R} \ln \left(\frac{dR_t}{dN_t} \right) - M \right]$$

2.3. Análise de Rendimento

A curva de rendimento (SANTOS, 1992) sustentável em peso

será: $$Y_s = \frac{fq(1 - e^{-(M+qf)(1-t_R)})}{M + qf} \overline{W} R_E = fp\overline{W}R_E \qquad \text{(IV)}$$

onde: Y_s = captura sustentável em peso obtida com o esforço f,
R_E = recrutamento no equilíbrio:

$$R_E = R(N_E) \text{ e } N_E = N_t = N_{t+1}$$

$\overline{W}$ = peso médio dos indivíduos (t_R a t_r):

$$\overline{W} = W_\infty \left[1 - e^{-K(\bar{t} + t_0)} \right]^\theta \quad \text{(BERTALANFFY, 1938)}$$

W_∞ = peso médio máximo,

K = parâmetro relacionado com a "velocidade" de crescimento,

t_o = parâmentro relacionado com o peso médio dos indivíduos ao nascer (W_o),

θ = parâmetro da relação peso/comprimento: $W = \phi L^{\theta}$

L = medida qualquer de comprimento dos indivíduos,

p = parâmetro de proporcionalidade (SANTOS, 1992) e

$\bar{t}$ = idade média dos indivíduos, no equilíbrio:

$$\bar{t} = \frac{\int_{t_R}^{1} R_E\, e^{-Zt}\, t\, dt}{\int_{t_R}^{1} R_E\, e^{-Zt}\, dt} = \frac{1}{Z} + \frac{t_R - e^{-Z(1-t_R)}}{1 - e^{-Z(1-t_R)}}$$

Se a população for policoôrtica:

$$\bar{t} \cong \frac{\int_{t_R}^{\infty} R_E\, e^{-Zt}\, t\, dt}{\int_{t_R}^{\infty} R_E\, e^{-Zt}\, dt} = \frac{1}{Z} + t_R$$

RENDIMENTO INICIAL (Y_1) é o obtido a partir de uma população inexplorada e em equilíbrio: $Y_1 = fp\overline{W}R_o$ ($R_o = R_E$ para f = 0),

com: $\lim_{f \to \infty} \bar{t} = t_R$ $\lim_{f \to \infty} fp = 1$ $\lim_{f \to \infty} Y_1 = \overline{W} R_o$

Normalmente f varia de ano a ano apresentando RENDIMENTO INSUSTENTÁVEL: $Y_t = fp\overline{W}R_t$

com: $Y_1 < Y_t \neq Y_s$ e

$Y_t \to Y_s$ para f constante de acordo com (III).

A função (IV) tem as seguintes tendências:

1) parte da origem ($Y_s = 0$ para f = 0),
2) apresenta um ponto de máximo,
3) pode apresentar um ponto de inflexão após o de máximo, dependendo de R_t e
4) pode apresentar intersecção ou assíntota na abscissa.

Neste trabalho, uma função é equivalente a uma outra se apresentar as mesmas tendências (geralmente com menor número de parâmetros, ou com estimadores especificados). O objetivo determina se a aproximação resultante é ravoável.

GULLAND (1969) apresenta uma metodologia para determinar valores aproximados de Y_s a partir de Y_t, se a população for policoôrtica (SANTOS, 1978). Após essa correção, faz-se um ajustamento empírico de uma FUNÇÃO EQUIVALENTE DE RENDIMENTO:

1) $Y = af - bf^2$ (SCHAEFER, 1954)

com: $f_c = \frac{a}{b}$ e $\frac{Y}{f} = a - bf$ (sem curvatura)

2) $Y = afe^{-bf}$ (FOX, 1970)

com: $f_c = \infty$ e $\frac{Y}{f} = ae^{-bf}$ (com curvatura)

2.4. Recrutamento dependente da Densidade

Sendo a população dispersiva ($N_t \propto D_t$), tem-se:

$$R_t = R'(D_t) = R(N_t) \qquad R_t^* = \frac{R_t}{N_t} \; R^*(N_t)$$

onde: D_t = densidade populacional no instante t e

R_t^* = taxa de recrutamento.

Segundo SANTOS (1971) e generalizando:

$R_t = aN_t^h e^{-bN_t^c}$

1) Para $h = b = 0$ (BEVERTON & HOLT, 1957)

$R_t = a \to R_t^* = \frac{a}{N_t} \to \lim_{N_t \to O} R_t^* = \infty$

válida apenas para alguns valores de N_t.

2) Para $h = 1$ e $b = 0$

$R_t^* = aN_t \to R_t^* = a \to N_E$ = indeterminado.

3) Para $h > 1$

$R_t^* = aN_t^{h-1} e^{-bN_t^c}$

densidade relativamente pequena prejudica a reprodução.

4) A expressão $R_t = aN_t\,(1 - bN_t^{\,c})^d$ é equivalente à anterior, mas existe:
$N_t = (\frac{1}{b})^{1/c}$ tal que: $R(N_t) = 0$
Uma função equivalente de rendimento seria: $Y = af\,(1 - bf^c)^2$

com: c = 1 para população monocoôrtica e c = 0,5 para policoôrtica,
determinada com dados simulados e ajustamento empírico.

3. CONCLUSÕES

Uma população biológica monocoôrtica, isto é:
1) com reprodução concentrada no tempo ($I_r \neq 0$),
2) sem sobreposição de gerações, ou com sobreposição desprezível para a análise de produção e
3) com crescimento orgânico contínuo, em peso,
apresenta (parâmetros definidos no texto):

1) função da dinâmica:

$$N_{t+1} = R_t e^{-(M+qf)(1-t_R)}$$

2) parâmetro de estabilidade:

$$\Omega = \frac{dR_t}{dN_t}\, e^{-Z(1-t_R)} \qquad \text{(derivada em } N_E, R_E)$$

3) função de rendimento sustentável em peso:

$$Y_s = fp\overline{W}R_E$$

4) esforço crítico:

$$fc = \frac{1}{q}\left[\frac{1}{1-t_R}\; ln\left(\frac{dR_t}{dN_t}\right) - M\right]$$

Supondo função de recrutamento (mecanismo homeostático):

$$R_t = aN_t e^{-bN_t^c}$$

resulta:

1) pontos de equilíbrio: $N_{E1} = 0$ (instável)

$$N_{E2} = \left\{\frac{1}{b}\; ln\left[ae^{-Z(1-t_R)}\right]\right\}^{1/c}$$

2) estabilidade de N_{E2} dada por:

$$\Omega = 1 - c\,ln\left[ae^{-Z(1-t_R)}\right]$$

3) esforço crítico:

$$fc = \frac{1}{q}\left[\frac{ln\,(a)}{1-t_R} - M\right]$$

4) função equivalente de rendimento:
$Y = af\,(1-bf^c)^2$ (obtida por simulação)
com: c = 1 para população monocoôrtica e

c = 0,5 para policoôrtica,

A produção máxima sustentável, o esforço que a produz e o valor de t_R que maximiza essa produção são obtidos pelo programa CAJUS para microcomputadores.

Se a população for dispersiva (área da região ocupada independente do tamanho da população), a velocidade de dispersão pode ser um mecanismo homeostático, produzindo repovoamento natural a partir de refúgios (locais não atingidos pela pesca). A produção obtida num certo local pode independer do esforço aplicado num outro local.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BERTALANFFY, L. von 1938 A quantitative theory of orgnanic growth. *Human Biology, 10* (2): 181 - 213.

BEVERTON, R.J.H. & HOLT, S.J. 1957 On the dynamics of exploited fish populations. *U.K.Min.Agr.Fish., Fish.Invest.Ser., 2* (19): 533 p.

SANTOS, E.P. dos 1995 Um modelo matemático em dinâmica de populações II. *B. Inst. Pesca,* São Paulo, *22* (1): 153 - 158, jan./jun.

FOX JUNIOR, W.W. 1970 An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans.Amer.Fish.Soc., 99* (1): 80 - 8.

GOLDBERG, S. 1967 *Introduction to difference equations.* John Wiley & Sons, 260p.

GULLAND, J.A. 1969 Manual of methods for fish stock assessment. Part 1. Fish population analysis. *FAO Manuals in Fisheries Science* 4, 154p.

LA SALLE, J.P. 1977 *Stability theory for difference equations.* J. Halle - Math.Assoc.Amer.

MAY, R.M. 1975 Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. *J.Theor. Biol., 51* (2): 511 - 24.

NEIVA, G.S.; SANTOS, E.P. dos; JANKAUSKIS, V. 1971 Análise preliminar da população de camarão legítimo *Penaeus schmitti,* Bukenroad, 1936, na Baia de Santos, Brasil. *B.Inst.Pesca,* São Paulo, *1* (2): 7 - 14.

SANTOS, E.P. dos 1972 On the spacial dynamics of biological populations. *An.Acad.brasil.Ciênc., 44* (2): 277 - 9.

________ 1978 *Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura.* HUCITEC-EDUSP, 129p.

________1992 Um modelo matemático em dinâmica de populações I. *B. Inst.Pesca,* São Paulo, *19* (único): 97 - 102.

________; NEIVA, G.S. & VALENTINI, H. 1971 Curva de reprodução da população de camarão sete barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller), da Baia de Santos. *B.Inst.Pesca,* São Paulo, *1* (3): 15 - 22.

SCHAEFER, M.B. 1954 Some aspects of the dynamics of populations important to the management to the commercial marine fisheries. *Inter.Amer.Trop.Tuna Comm.Bull, 1* (2): 27 - 56.