

## MODELOS DE DINÂMICA POPULACIONAL COM ESTRUTURA DE ESTÁGIO

*Pedro Vieira Esteves\* & Michel Iskin da S. Costa<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Laboratório Nacional de Computação Científica (LNCC), Av. Getúlio Vargas, 333- Quitandinha - Petrópolis- RJ, Brasil. CEP: 25651-070.  
E-mail: pedrovesteves@gmail.com, michel@lncc.br

### RESUMO

Os organismos em diferentes estágios do seu ciclo de vida podem apresentar características comportamentais, fisiológicas ou morfológicas bastante distintas. Os modelos de dinâmica populacional com estrutura de estágios são construídos no sentido de englobar tal diversidade ontogenética. A incorporação de componentes denso dependentes nos diferentes estágios do ciclo de vida contribui para a ocorrência de múltiplos estados de equilíbrio. Contudo, nos modelos simulados, a ocorrência de estados contrastantes só foi possível pela inserção de fatores denso dependentes tanto na maturação como fecundidade e mortalidade. Assim, este trabalho tem como objetivo a análise da ocorrência de múltiplos estados de equilíbrio em populações divididas em dois estágios -jovem e adulto- e suas possíveis conseqüências nas ações de manejo e conservação.

**Palavras-chave:** Múltiplos estados de equilíbrio; modelos de dinâmica populacional com estrutura de estágio; manejo e conservação.

### ABSTRACT

**DYNAMICS OF STAGE-STRUCTURED POPULATIONS MODELS.** Organisms in different stages of their life cycles can show distinct behavioral, physiological or morphological characteristics. Stage-structured population models are built up in order to encompass that ontogenetic diversity. In this context, the present work aims to analyze the occurrence of multiple stable states in models composed by juvenile and adult stages. It is shown that the incorporation of density dependent components in different life cycle stages contributes to the occurrence of multiple equilibrium states. However, within the simulated models, the occurrence of contrasting states was only possible for models with density dependent factors in maturation, fecundity and also in mortality. The consequences of multiple stable states for conservation and management of natural populations are briefly discussed.

**Keywords:** Multiple equilibrium states; stage-structured population models; conservation and management.

### RESUMEN

**MODELOS DE DINAMICA POBLACIONAL CON ESTRUCTURA DE EDADES.** En los distintos estadios de su ciclo de vida, los organismos pueden mostrar características bastante diferentes de su comportamiento, fisiología o morfología. Los modelos de dinámica poblacional con estructura de edades, son elaborados para considerar la diversidad ontogenética. La incorporación de componentes denso-dependientes en los diferentes estadios del ciclo de vida, contribuyen a la ocurrencia de múltiples estados de equilibrio. Sin embargo, en los modelos simulados, la ocurrencia de estados contrastantes solo fue posible en los modelos con factores denso dependientes en la maduración, fecundidad y mortalidad. En este contexto, el presente trabajo tiene como objetivo analizar la ocurrencia de múltiples estados de equilibrio en poblaciones divididas en estadios de jóvenes y adultos, y las posibles consecuencias por las acciones de manejo y conservación

**Palabras clave:** Múltiples estado de equilibrio; modelos de dinámica poblacional con estructura de edades; manejo y conservación.

## INTRODUÇÃO

Modelos de dinâmica populacional com estrutura de estágios formam uma importante extensão da modelagem de estrutura de estágio (ou etária) homogênea. Indivíduos podem ter hábitos alimentares significativamente diversos (ontogenética), inimigos naturais diferentes, taxas vitais específicas, etc., relacionados a cada fase de seu ciclo de vida.

A maioria dos modelos de dinâmica populacional sem estrutura diferenciada de estágio considera duas formas pelas quais a densidade populacional pode afetar o crescimento de uma população: via a taxa *per capita* de nascimentos e/ou de mortalidade. Considerando-se uma estrutura composta de jovens e adultos de uma população única e isolada, a densidade populacional poderia influenciar, por exemplo, a taxa de maturação de jovens para adultos. Neste trabalho, por meio de modelos estratégicos de dinâmica populacional (aqueles que procuram determinar, não necessariamente com valores de parâmetros reais, as propriedades que governam a dinâmica de populações

com características similares (May 1973)), exploram-se algumas conseqüências da divisão de uma população em dois estágios - jovens e adultos. Por meio da variação de certos parâmetros dos modelos, a análise leva em consideração, principalmente, a ocorrência de oscilações populacionais sustentadas e múltiplas populações de equilíbrio, e suas possíveis implicações no manejo de ecossistemas. Vale ressaltar que este trabalho não pretende exaurir todas as possibilidades paramétricas, mas arbitrar, dentro do contexto dos modelos estratégicos, alguns valores para os parâmetros que gerem os resultados citados.

### MODELO DE ESTÁGIO COM FECUNDIDADE CONSTANTE, MATURIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE DE JOVENS E MORTALIDADE PER CAPITA DEPENDENTE DA DENSIDADE DE ADULTOS

O seguinte modelo descreve uma possível dinâmica de uma população estruturada em jovens e adultos:

$$\frac{dJ}{dt} = bA - se^{-c_j J} J - m_j J \quad (1)$$

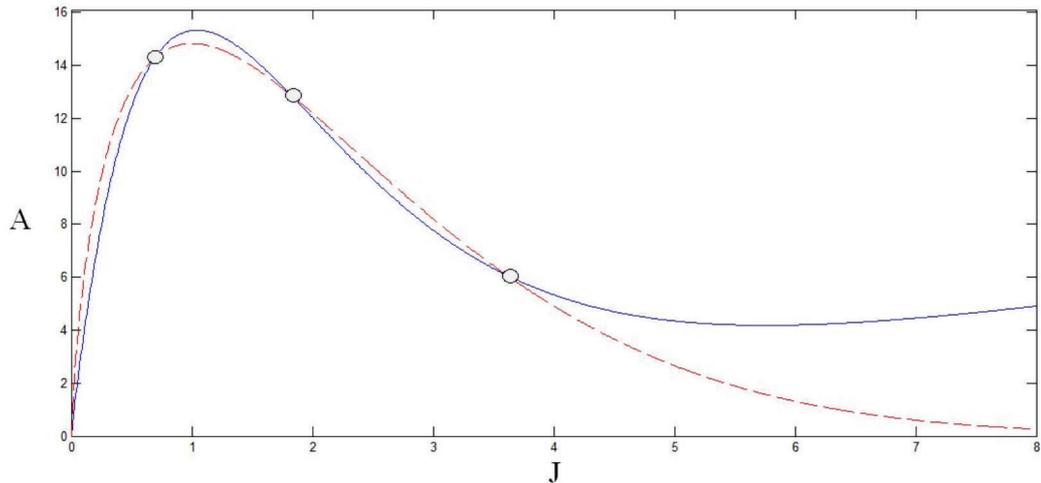
$$\frac{dA}{dt} = se^{-c_j J} J - m_A A - q_A A^2.$$

$J$  é a densidade de indivíduos jovens, e  $A$ , a densidade de indivíduos adultos;  $b$  é a fecundidade independente da densidade de adultos;  $se^{-\alpha J}$  representa a taxa de maturação de jovem-adulto dependente da densidade de indivíduos jovens, onde  $s$  é o seu valor máximo, e  $c_j$  descreve a intensidade dessa dependência da densidade;  $m_j$  e  $m_A$  são respectivamente as taxas de mortalidade *per capita* independente da densidade de jovens e adultos (assim, no modelo proposto há a ocorrência de dois tipos de sobrevivência: i) relacionada ao processo de maturação no estrito senso; ii) relacionada a outros processos (e.g., mortalidade inerente ('natural') aos jovens, patógenos, captura, etc.);  $q_A$  é o coeficiente da

taxa de mortalidade *per capita* dependente da densidade dos adultos ( $q_A A$ ). Esta mortalidade pode estar associada à exploração de um recurso limitante pelos indivíduos adultos, como a procura por abrigos contra predadores nos peixes donzela (Holbrook & Schmitt 2001).

A dependência da densidade no processo de maturação ( $se^{-\alpha J}$ ) pode ser decorrente da existência de um (ou mais) recurso limitante (Both *et al.* 1999, Gaines & Roughgarden 1985) que gera uma competição intra-específica, diminuindo assim a entrada de indivíduos jovens no estágio de adultos.

A dinâmica determinada pelo modelo ( $dJ/dt = 0$ ) e adultos ( $dA/dt = 0$ ) na figura 1.



**Figura 1.** Isóclinas do modelo referentes às populações de adultos (---) e jovens (—). Três pontos de equilíbrio (○). Valores dos parâmetros:

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

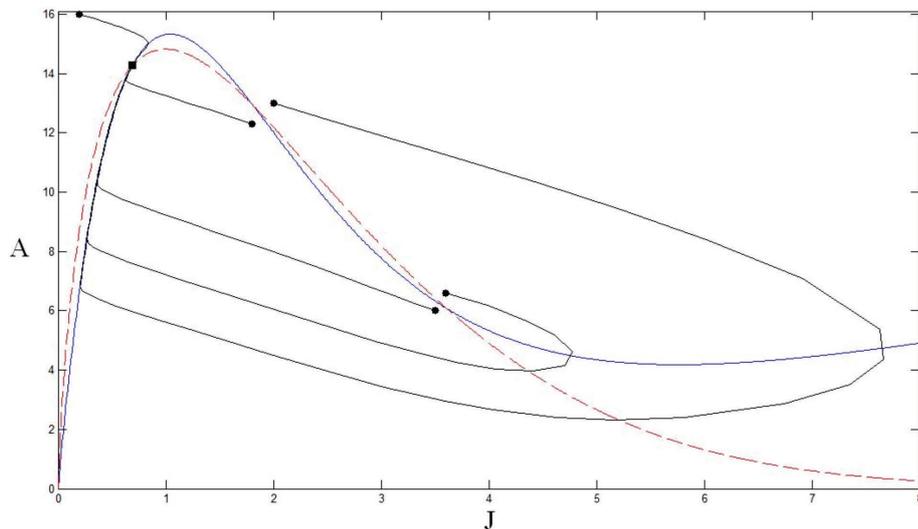
**Figure 1.** Isoclines of model (1): adult (---) and juvenile (—) populations. Three equilibrium points (○). Parameters values:

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

A figura 2 mostra o plano de fase (Keshet 2005) do modelo com os parâmetros da figura 1 para algumas condições iniciais. A simulação da figura 2 mostra que dos três pontos de equilíbrio, apenas um

ponto é estável, designando assim uma estabilização populacional em uma densidade relativamente alta de indivíduos adultos e uma baixa densidade de indivíduos jovens.



**Figura 2.** Plano de fase do modelo (1). Isóclina dos adultos (---) e dos jovens (—). Três pontos de equilíbrio de coexistência, dos quais somente um é estável (■). Valores dos parâmetros:

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

As condições iniciais estão representadas por “●”.

**Figure 2.** Phase plane of model (1). Isocline of adults (---) and juveniles (—). Three equilibrium points of coexistence, which only one is stable (■).

Parameters values:

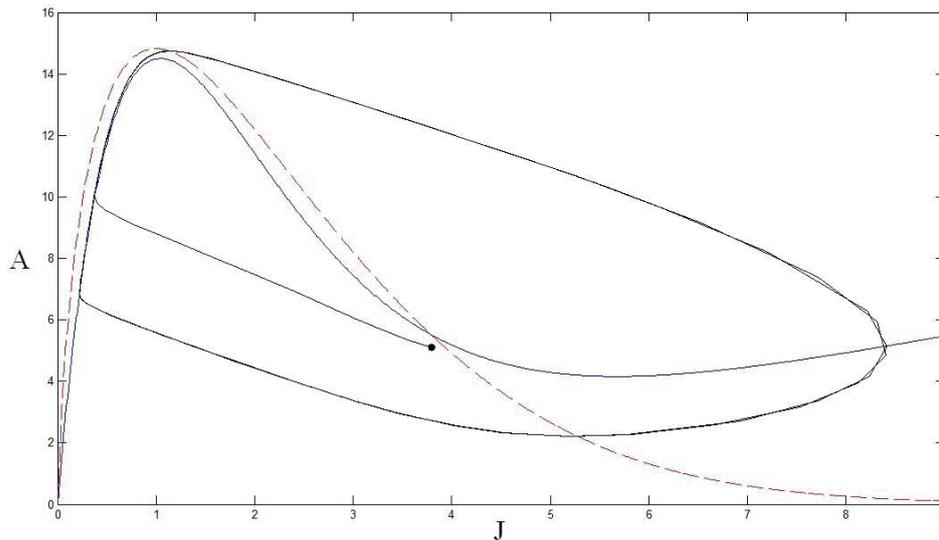
$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

$$b = 0,25; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,15; q_A = 0,01$$

The initial conditions are represented by “●”.

O modelo (1) é sensível à alteração de valores no parâmetro da fecundidade. A mudança na fecundidade de  $b=0,25$  para  $b=0,265$  (o que pode ser considerado como aumento de produtividade primária em um modelo de estágio) faz com que ocorra apenas um ponto de equilíbrio de coexistência instável, resultando em um ciclo limite (Figura 3). Em comparação com a dinâmica apresentada na

figura 2, esse novo comportamento tende a ser mais preocupante em termos de manejo e conservação das espécies, uma vez que ele depende da amplitude das oscilações populacionais sustentadas (ciclo limite). Quanto mais próximos dos eixos os ciclos estiverem, maior será a probabilidade das populações serem levadas à extinção por eventos aleatórios não incluídos no modelo.



**Figura 3.** Plano de fase do modelo (1). Um ponto de equilíbrio instável gerando um ciclo limite. Valores dos parâmetros:

$$b = 0,265; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,16; q_A = 0,01$$

$$b = 0,265; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,16; q_A = 0,01$$

As condições iniciais estão representadas por “●”.

**Figure 3.** Phase plane of model (1). One unstable equilibrium point that generates a limit cycle. Parameters values:

$$b = 0,265; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,16; q_A = 0,01$$

$$b = 0,265; s = 10; c_j = 1; m_A = 0,1; m_j = 0,16; q_A = 0,01$$

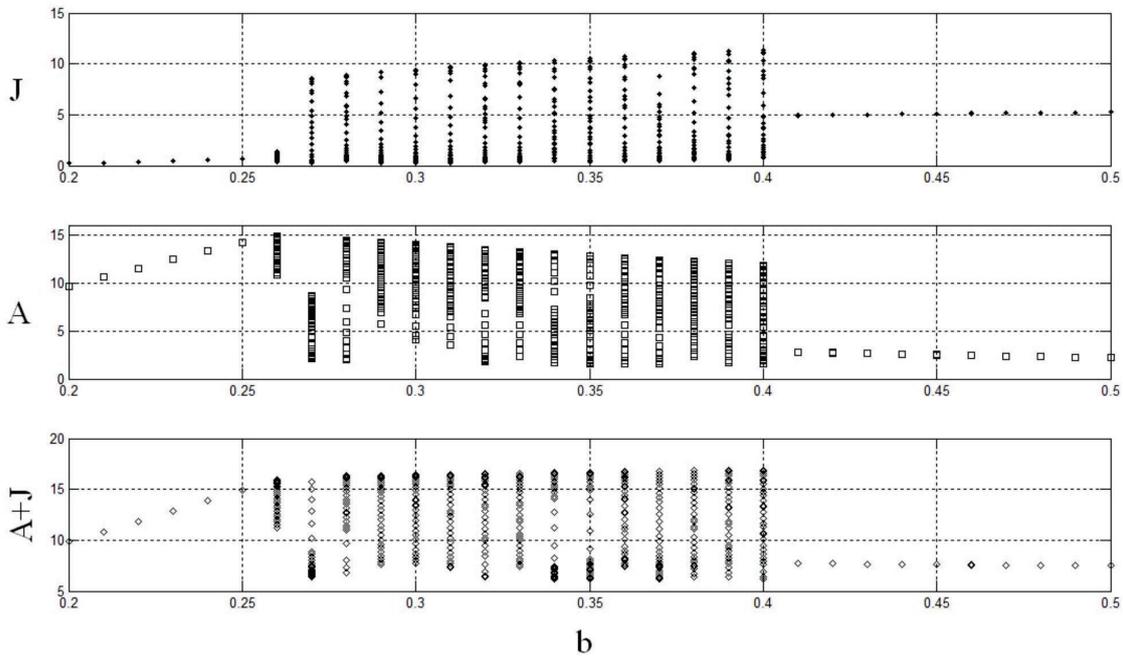
The initial conditions are represented by “●”.

Tendo em vista essa sensibilidade à fecundidade, monta-se um diagrama de bifurcação do modelo em função do parâmetro  $b$  (Figura 4). Esse diagrama consiste na simulação do modelo durante um tempo suficientemente longo a fim de eliminar qualquer fase transiente para em seguida coletar os últimos  $n$  pontos de cada variável. É interessante notar na figura 4 que uma fecundidade relativamente baixa pode gerar um ponto de equilíbrio estável, com uma alta densidade de adultos e uma baixa densidade de jovens. Para níveis intermediários de fecundidade, há a ocorrência de oscilações sustentadas (ciclo limites). Em níveis de fecundidade relativamente elevados, o sistema volta a ter apenas um ponto de equilíbrio estável, mas de maneira contrária ao apresentado para a dinâmica com fecundidade baixa, o número

de adultos é relativamente menor enquanto que o número de jovens é maior. Esse resultado está diretamente ligado à presença da dependência do número de jovens no processo de maturação. Apesar do aumento da fecundidade gerar um número cada vez maior de jovens, a passagem entre os estágios é freada pela maturação denso-dependente, originando assim poucos adultos. Desse modo, um aumento da disponibilidade de alimento para os adultos favorecendo a sua fecundidade pode resultar em uma diminuição da sua densidade prejudicando, por exemplo, a atividade pesqueira. Outro problema associado à conservação e manejo que pode ser entendido através desse modelo estratégico é referente ao estudo e determinação da densidade populacional sem levar em consideração a

estrutura de estágios. Para a fecundidade baixa, a população total (jovens + adulto) teve um crescimento, contudo esse aumento esteve

influenciado pela elevação da densidade de adultos, mascarando uma baixa, apesar de crescente, densidade de jovens.



**Figura 4.** Gráfico de bifurcação da fecundidade (*b*) no modelo (1), gerando estabilidade, instabilidade, e novamente estabilidade; Jovens (*J* - ●); Adultos (*A* - □); População total (*A+J* - ◇).  
**Figure 4.** Bifurcation graph of fecundity (*b*) in model (1), which generates stability, instability, and again stability; Juvenile (*J* - ●); Adults (*A* - □); Total population (*A+J* - ◇).

Inserindo-se uma mortalidade *per capita* dependente da densidade na dinâmica de adultos e jovens, obtém-se o seguinte modelo:

$$\frac{dJ}{dt} = bA - se^{-c_J J} J - m_J J - q_J J^2$$

$$\frac{dA}{dt} = se^{-c_A A} J - m_A A - q_A A^2$$

(2)

As variáveis e parâmetros são os mesmos do modelo (1), e  $q_J$  representa a taxa de mortalidade dependente da densidade dos indivíduos jovens (Myers & Cadigan 1993).

Para os parâmetros utilizados, a análise do plano de fase do modelo (2) revelou que a adição do termo de mortalidade dependente da densidade na dinâmica dos jovens impossibilita a formação de múltiplos pontos de equilíbrio (em contraste com o modelo (1)). Foram encontradas duas situações: i) presença de apenas um ponto de equilíbrio estável; ii) presença de apenas um ponto de equilíbrio instável gerando oscilações sustentadas (ciclo limite). Entretanto, o comportamento do diagrama de bifurcação em relação

ao parâmetro da fecundidade (*b*) foi qualitativamente similar ao do modelo (1) (Figura 4).

*MODELO DE ESTÁGIO COM FECUNDIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE (RICKER), MATURIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE DE JOVENS E MORTALIDADE PER CAPITA DEPENDENTE DA DENSIDADE DE ADULTOS*

Diferentemente dos modelos anteriores, a fecundidade dos adultos apresenta agora uma dependência da densidade dos próprios adultos na forma de Ricker (Clark 1985), como mostrado a seguir:

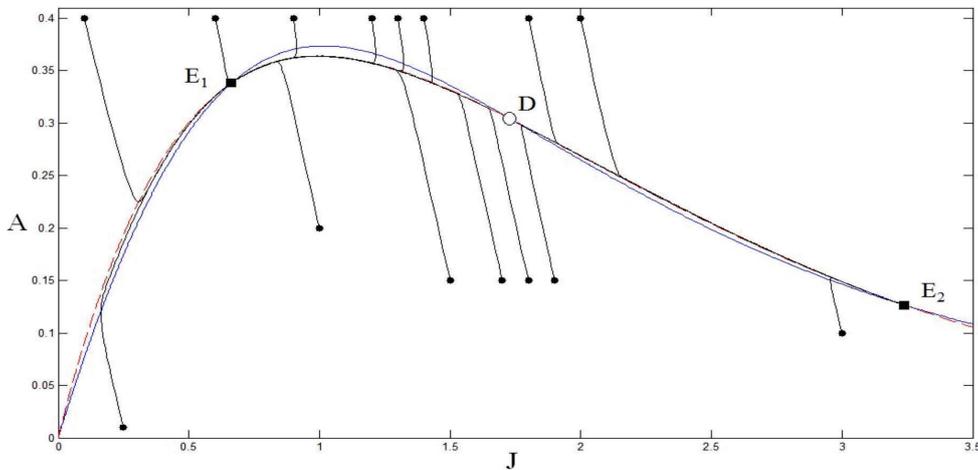
$$\frac{dJ}{dt} = b_{\max} A e^{-b_{fec} A} - se^{-c_J J} J - m_J J$$

$$\frac{dA}{dt} = se^{-c_A A} J - m_A A - q_A A^2$$

(3)

Novamente, as variáveis e parâmetros são os mesmos dos modelos anteriores;  $b_{\max} A e^{-b_{fec} A}$  representa a reprodução dependente da densidade de indivíduos adultos, onde  $b_{\max}$  é o seu valor máximo e  $b_{fec}$  descreve a intensidade dessa dependência da densidade. A dependência da densidade na fecundidade pode estar relacionada com um aumento ou diminuição de um recurso limitante como, por exemplo, competição por alimento no caso dos gansos da neve (*Chen caerulescens caerulescens*) (Cooch *et al.* 1989). Os demais parâmetros possuem a mesma interpretação dos modelos predecessores.

De forma similar ao modelo (1), foram gerados múltiplos estados de equilíbrio para os parâmetros utilizados. Contudo, como mostrado no plano de fase do modelo (3) (Figura 5), ocorrem dois pontos de equilíbrio estáveis (pontos  $E_1$  e  $E_2$ ) e um ponto de equilíbrio instável (D), o qual funciona como um limiar (densidade crítica) entre os estados estáveis. A convergência para qualquer um dos pontos estáveis dependerá exclusivamente das populações iniciais de jovens e adultos como evidenciado pelas simulações da figura 5.



**Figura 5.** Plano de fase modelo (3). Isóclina dos adultos (---) e juvenis (—). Dois pontos de equilíbrio estável (■):  $E_1$  e  $E_2$  e um instável (○): D. Valores dos parâmetros.

$$b_{\max} = 1,2468; b_{fec} = 1/1,7; s = 1; c_j = 1; m_j = 0,006; m_A = 1; q_A = 0,03$$

$$b_{\max} = 1,2468; b_{fec} = 1/1,7; s = 1; c_j = 1; m_j = 0,006; m_A = 1; q_A = 0,03.$$

As condições iniciais estão representadas por “●”.

**Figure 5.** Phase plane of model (3). Isocline of adults (---) and juveniles (—). Two stable equilibrium points (■):  $E_1$  and  $E_2$  and one unstable point (○): D. Parameters values:

$$b_{\max} = 1,2468; b_{fec} = 1/1,7; s = 1; c_j = 1; m_j = 0,006; m_A = 1; q_A = 0,03$$

$$b_{\max} = 1,2468; b_{fec} = 1/1,7; s = 1; c_j = 1; m_j = 0,006; m_A = 1; q_A = 0,03$$

The initial conditions are represented by “●”.

É importante salientar que resultados qualitativamente similares foram obtidos para o caso em que não ocorre a mortalidade *per capita* dependente da densidade do adulto ( $q_A = 0$ ).

**MODELO DE ESTÁGIO COM FECUNDIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE (RICKER), MATURIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE DE JOVENS E MORTALIDADE PER CAPITA DEPENDENTE DA DENSIDADE DE ADULTOS E JOVENS**

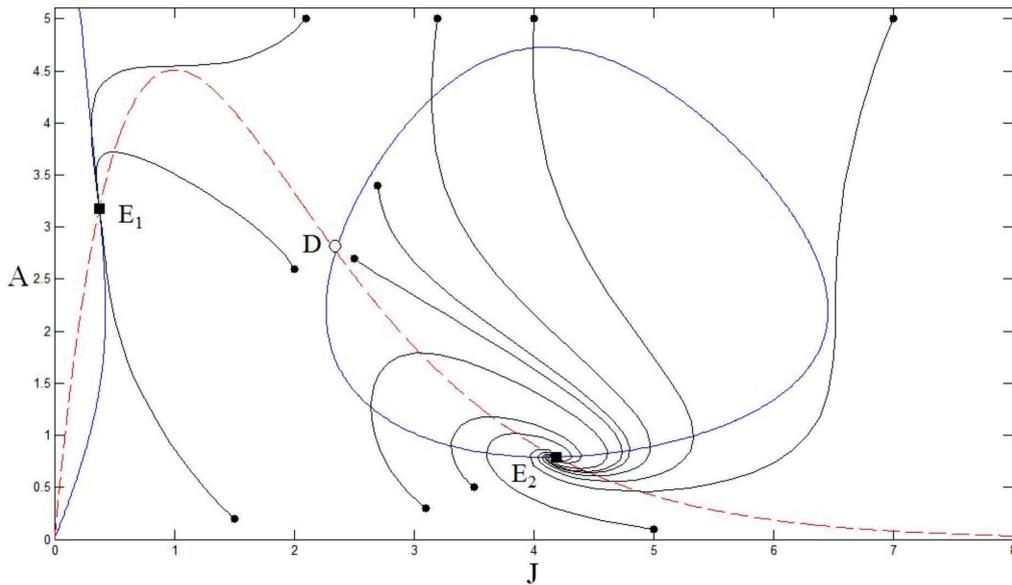
Em relação ao modelo (3), no presente modelo insere-se a mortalidade *per capita* dependente da densidade dos jovens ( $q_j$ ), tomando a seguinte forma:

$$\frac{dJ}{dt} = b_{\max} A e^{-b_{fec} A} - s e^{-c_j J} J - m_j J - q_j J^2 \tag{4}$$

$$\frac{dA}{dt} = s e^{-c_j J} J - m_A A - q_A A^2$$

As variáveis e os parâmetros são os mesmos do modelo (3);  $q_j$  representa a taxa de mortalidade dependente da densidade dos indivíduos jovens.

A figura 6 mostra que existem três pontos de equilíbrio, dois dos quais são localmente estáveis com uma estrutura populacional (densidade de jovens e adultos) bem diferenciada.



**Figura 6.** Plano de fase modelo (4). Dois pontos de equilíbrio estável (■):  $E_1$  e  $E_2$  e um instável (○):  $D$ . Valores dos parâmetros:  
 $b_{max} = 0,35$ ;  $b_{fec} = 1/2,2$ ;  $s = 1$ ;  $c_j = 1$ ;  $m_j = 0,01$ ;  $m_A = 0,08$ ;  $q_j = 0,005$ ;  $q_A = 0,00035$ .  
 $b_{max} = 0,35$ ;  $b_{fec} = 1/2,2$ ;  $s = 1$ ;  $c_j = 1$ ;  $m_j = 0,01$ ;  $m_A = 0,08$ ;  $q_j = 0,005$ ;  $q_A = 0,00035$ .  
 As condições iniciais estão representadas por “●”.

**Figure 6.** Phase plane of model (4). Two stable equilibrium points (■):  $E_1$  and  $E_2$ , and one unstable point (○):  $D$ . Parameters values:  
 $b_{max} = 0,35$ ;  $b_{fec} = 1/2,2$ ;  $s = 1$ ;  $c_j = 1$ ;  $m_j = 0,01$ ;  $m_A = 0,08$ ;  $q_j = 0,005$ ;  $q_A = 0,00035$ .  
 $b_{max} = 0,35$ ;  $b_{fec} = 1/2,2$ ;  $s = 1$ ;  $c_j = 1$ ;  $m_j = 0,01$ ;  $m_A = 0,08$ ;  $q_j = 0,005$ ;  $q_A = 0,00035$ .  
 The initial conditions are represented by “●”.

Visto que algumas espécies de diferentes grupos taxonômicos como, por exemplo, peixes (gobídeos, Forrester 1995), mamíferos (ursos, McCullough 2004), possuem uma forte dependência da densidade de adultos no processo de maturação, uma possível extensão do modelo (4) consiste na inserção da dependência da densidade conjunta de indivíduos jovens e adultos na taxa de maturação:

$$\frac{dJ}{dt} = b_{max} A e^{-b_{fec} A} - s e^{-(c_j J + c_A A)} J - m_j J - q_j J^2 \tag{5}$$

$$\frac{dA}{dt} = s e^{-(c_j J + c_A A)} J - m_A A - q_A A^2$$

As variáveis e os parâmetros são os mesmos do modelo (4);  $s e^{-(c_j J + c_A A)}$  representa a taxa de maturação dependente da densidade de indivíduos jovens e adultos, onde  $s$  é o seu valor máximo e  $c_j$  e  $c_A$  descrevem as intensidades dessa dependência da densidade de jovens e adultos, respectivamente. De forma similar ao plano de fase do modelo (4) (Figura 6), as simulações mostraram que pode ocorrer a existência de três pontos de equilíbrio no

modelo (5), dois dos quais são também localmente estáveis com uma estrutura populacional (densidade de jovens e adultos) bem diferenciada. Novamente, vale ressaltar que no contexto de múltiplos estados de equilíbrio, as populações iniciais desempenham um papel fundamental na determinação da dinâmica final do sistema (Figura 6).

### DISCUSSÃO

Uma das grandes preocupações com relação à conservação e o manejo de espécies em diferentes ambientes diz respeito às evidências empíricas da existência de diferentes estados de equilíbrio nos quais os ecossistemas correspondentes podem permanecer devido a alterações naturais ou principalmente pelas ações antrópicas (Scheffer 2009). Neste sentido, dentro dos exemplos analisados neste trabalho, pode-se dizer que nos casos em que há ocorrência de processos denso-dependentes, a formação dos múltiplos estados de equilíbrio em populações com estruturas de estágio (ou etárias) é uma possibilidade a ser considerada. No entanto, apesar da formação

de múltiplos pontos de equilíbrio com a denso-dependência atuando somente no processo de maturação dos indivíduos jovens - modelos (1) e (2) -, apenas nas dinâmicas com denso-dependência tanto na maturação quanto na fecundidade – modelos (3), (4) e (5) - foi possível encontrar mais de um estado de equilíbrio estável, caracterizando diferentes cenários nos quais as populações podem se estabilizar. Conseqüentemente, num contexto de manejo, essa possibilidade de diferentes cenários pode originar estados contrastantes, como por exemplo, estados desejáveis e indesejáveis, cujas ocorrências estarão relacionadas às condições iniciais das populações. Para o caso estudado nos modelos (3), (4) e (5), uma situação desejável poderia ser interpretada como uma alta densidade de indivíduos adultos, favorecendo atividades extrativistas como a pesca. Em muitos casos, uma tentativa de atingir uma alta densidade de indivíduos adultos é a introdução no meio natural de novos indivíduos jovens produzidos em cativeiro (“stock enhancement”) (Lerber & Arce 2008), que corresponderia a um aumento da população inicial (condição inicial) de indivíduos jovens. Contudo, de acordo com as simulações dos planos de fase (Figuras 5 e 6), tal esforço pode não lograr êxito, gerando uma situação oposta ocasionada pelos processos denso-dependentes, pois quanto mais jovens menos destes se tornam adultos (denso-dependência na maturação), e quanto menos adultos mais jovens serão produzidos (denso-dependência na fecundidade), retroalimentando o processo de aumento dos jovens e diminuição dos adultos até que se alcance o equilíbrio. Outra prática utilizada para o incremento populacional é o aumento da fecundidade através da captura de indivíduos selvagens para alimentação em cativeiro e posterior soltura no meio natural. De acordo com Wroblewski *et al.* (1999), esse tipo de técnica realizada em populações de bacalhau do atlântico (*Gadus morhua*) representou um aumento na fecundidade de 2 a 4 vezes em relação ao estoque natural. Todavia, como mostrado nos diagramas de bifurcação dos modelos (1) e (2), o aumento da fecundidade pode atuar de forma contrária ao esperado, determinando a desestabilização do sistema pela formação de oscilações populacionais sustentadas (ciclo limite). Assim, neste caso, a persistência das populações dependerá da amplitude

das oscilações, uma vez que oscilações próximas de zero podem indicar uma possível extinção da espécie em decorrência, por exemplo, de perturbações aleatórias não incluídas no modelo.

É importante enfatizar que a mortalidade *per capita* independente da densidade de jovens e adultos pode ser vista como um somatório de duas mortalidades: mortalidade natural *per capita* + mortalidade *per capita* induzida por exploração. Em termos de manejo isso significa que uma alteração na mortalidade *per capita* induzida por exploração de jovens e/ou adultos alteraria o valor de  $m_J$  e/ou  $m_A$ . Dependendo da magnitude da alteração, por exemplo, várias populações de equilíbrio estáveis poderiam ser geradas com resultados provavelmente diversos do ponto de vista de exploração do recurso. Sabendo-se, segundo os modelos analisados, que a tendência a qualquer uma delas depende das populações iniciais, esse fato aponta para a necessidade da estimativa de estoques iniciais com intuito de se obter resultados desejáveis em ações de manejo.

Por fim, os modelos aqui apresentados podem ser estendidos para o contexto multi-espécies com diversas interações tróficas (Revilla 2000, White & Rohani 2007, Mylius *et al.* 2001). Um caso que vem recebendo muita atenção trata da relação recurso-consumidor, onde um ou dois níveis são estruturados em estágios de jovens e adultos (Guill 2009, Schreiber & Rudolf 2008). Fatores como consumo dependente do estágio, recursos diferentes (com suas respectivas dinâmicas) para cada estágio do consumidor, são analisados à luz da dinâmica das espécies, bem como da existência de múltiplos estados de equilíbrio e suas implicações nas decisões de manejo desses sistemas. No contexto de modelos estratégicos, o detalhamento da estrutura heterogênea de estágio pode indicar quais são os fatores relevantes que proporcionam resultados distintos daqueles produzidos por seus respectivos similares com estrutura homogênea de estágio. Essa informação pode ser de crucial importância na escolha de um modelo a ser utilizado em gerenciamento de recursos renováveis.

**AGRADECIMENTOS:** Os autores agradecem aos revisores pelas sugestões, críticas e comentários; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado ao primeiro autor e ao Programa de Pós-Graduação em Modelagem Computacional do Laboratório Nacional de Computação Científica (LNCC).

## REFERÊNCIAS

- BOTH, C.; VISSER, M.E. & VERBOVEN, N. 1999. Density-dependent recruitment rates in great tits: the importance of being heavier. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1418):465-469, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1999.0660>
- CLARK, C.W. 1985. *Bioeconomic Modelling and Fisheries Management*. John Wiley & Sons, New Jersey, NJ. 304p.
- COOCH, E.G.; LANK, D.B.; ROCKWELL, R.F. & COOKE, F. 1989. Long-term Decline in Fecundity in a Snow Goose Population: Evidence for Density Dependence? *Journal of Animal Ecology*, 58:711-726, <http://dx.doi.org/10.2307/4858>
- FORRESTER, G.E. 1995. Strong Density-Dependent Survival and Recruitment Regulate the Abundance of a Coral Reef Fish. *Oecologia*, 103(3):275-282, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00328615>
- GAINES, S. & ROUGHGARDEN, J. 1985. Larval Settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Ecology*, 82:3707-3711.
- GUILL, C. 2009. Alternative Dynamical States in Stage-structured Consumer Populations. *Theoretical Population Biology*, 76:168-178, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tpb.2009.06.002>
- HOLBROOK, S.J. & SCHMITT, R.J. 2001. Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes. *Ecology*, 83:2855-2868, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2855:CFSSCD\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2855:CFSSCD]2.0.CO;2)
- KESHET, L.E. 2005. *Mathematical Models in Biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, PA. 589p., <http://dx.doi.org/10.1137/1.9780898719147>
- LERBER, K.M. & ARCE, S. M. 2008. Stock enhancement in a commercial mullet, *Mugil cephalus* L., fishery in Hawaii. *Fisheries Management and Ecology*, 261-278, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2400.1996.tb00153.x>
- MAY, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 267p.
- MCCULLOUGH, D.R. 2004. Population Dynamics of the Yellowstone Grizzly Bear. Pp. 173-196. In: C.W. Fowler & T.D. Smith (eds.). Dynamics of large mammals populations. The Blackburn Press, Caldwell, NJ. 477p.
- MYERS, R.A. & CADIGAN, N.G. 1993. Density-dependent Juvenile Mortality in Marine Demersal Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(8):1576-1590, <http://dx.doi.org/10.1139/f93-179>
- MYLIUS, S.D.; KLUMPERS, K.; DE ROSS, A.M. & PERSSON, L. 2001. Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient. *The American Naturalist*, 158:(3)259-276, <http://dx.doi.org/10.1086/321321>
- REVILLA, T.A. 2000. Resource Competition in Stage-structured Populations. *Journal of Theoretic Biology*, 204:289-298, <http://dx.doi.org/10.1006/jtbi.2000.2017>
- SCHEFFER, M. 2009. *Critical Transitions in Nature and Society*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 386p.
- SCHREIBER, S. & Rudolf, V.H. 2008. Crossing Habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology Letters*, 11:576-587, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01171.x>
- WHITE, S.M. & ROHANI, P. 2007. Population dynamic consequences of parasitised-larval competition in stage-structured host-parasitoid systems. *Oikos*, 116:1171-1185, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15750.x>
- WROBLEWSKI, J.S.; HISCOCK, H.W. & BRADBURY, I.R. 1999. Fecundity of Atlantic cod (*Gadus morhua*) farmed for stock enhancement in Newfoundland bays. *Aquaculture*, 163-180, [http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00407-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00407-4)

Submetido em 01/08/2011

Aceito em 15/10/2011