Modelos stock-recrutamento

1. O modelo Beverton-Holt

Os modelos "stock-recrutamento", usados pelos biólogos que trabalham com populações exploradas pela pesca, são um exemplo típico de modelos biomatemáticos baseados em equações às diferenças. "Stock" é um termo usado neste contexto para designar uma população adulta de peixes. Seja N_t a sua abundância no instante t. Os "recrutas" são os peixes muito jovens, adicionados ao stock parental todos os anos, em resultado da última reprodução (sazonal). Designo por R_t o número de recrutas no instante t. Parece razoável assumir que deve haver uma relação entre o número de recrutas que dá entrada no stock em determinado ano e o número de adultos reprodutores presentes que lhes deu origem na época de reprodução. Por outras palavras, assume-se que $R_{t+1} = R(N_t)$, o que significa apenas que R_{t+1} é função de N_t.

Seja S a probabilidade de um adulto sobreviver entre duas épocas de reprodução consecutivas (t e t+1). O stock parental em t+1, deve então ser formado pelos últimos recrutas a entrar no stock, mais os adultos sobreviventes:

$$N_{t+1} = R(N_t) + SN_t \qquad [1]$$

No caso em que S=0, como, por exemplo, no caso de espécies em que os pais morrem após a reprodução, tem-se simplesmente,

$$N_{t+1} = R(N_t) \qquad [2]$$

Para compreender a forma que a função R(N) pode ter, concentremo-nos na mortalidade das larvas recem-nascidas, entre duas épocas de reprodução, usando para isso um modelo contínuo. Seja L(t) o número de larvas em t (o termo "larva" deve ser entendido como qualquer forma de desenvolvimento muito jovem, resultante da última reprodução e anterior à reprodução seguinte) e tome-se o tempo como uma variavel contínua. Seja t=0 o instante que assinala o fim da época de reprodução e L(0) o número de larvas produzidas. Na variável contínua t, o instante $t=\Delta t$ representa a época de reprodução seguinte e, portanto, $L(\Delta t)$ representa o número de recrutas (e o fim do estado "larva"). Se cada adulto produzir b descendentes (b=B/N, B=número de recem-nascidos) então,

$$L(0) = bN \qquad [3]$$

onde N é o stock parental.

Seguidamente, necessito de um modelo que represente a mortalidade sofrida pelas larvas. Em 1957, R. Beverton e S. Holt, dois cientistas das pescas britânicos, propuseram que as larvas morressem pela acção conjunta duma taxa constante, m_1, independente da sua abundância, e uma taxa m_2L, que aumenta quando a quantidade de larvas aumenta. A diminuição do número de larvas, por larva, seria assim descrita pela equação diferencial:

$$\frac{1}{L}\frac{dL}{dt} = -(m_1 + m_2 L) \qquad [4]$$

Podemos resolver esta equação, começando por rearranjá-la de forma a separar as suas variáveis,

$$\frac{dL}{L(m_1 + m_2 L)} = -dt$$

e integrando-a à esquerda e à direita do sinal igual, entre 0 e Δt. Obtemos,

$$\left.\frac{1}{m_1} \ln\left(\frac{L}{m_1 + m_2 L}\right)\right|_{t=0}^{t=\Delta t} = -\Delta t \qquad [5]$$

ou seja,

$$\frac{1}{m_1} \ln\frac{L(\Delta t)}{m_2 L(\Delta t) + m_1} - \frac{1}{m_1} \ln\frac{L(0)}{m_2 L(0) + m_1} = -\Delta t \qquad [6]$$

Mas L(0) = bN é o número inicial de larvas (no fim da época de reprodução) e L(Δt) é o número inicial de recrutas: L(Δt) = R. Substituindo em [6], após alguma manipulação algébrica obtem-se:

$$\boxed{R(N) = \frac{c_1 N}{1 + c_2 N}} \qquad [7]$$

Onde c_1 e c_2 são constantes positivas definidas por,

$$c_1 = be^{-m_1 \Delta t} \qquad c_2 = \frac{\left(1 - e^{-m_1 \Delta t}\right) bm_2}{m_1} \qquad [8]$$

EXERCÍCIO: Demonstrar [7] e [8]

A equação [8] é conhecida por relação stock-recrutamento de Beverton-Holt. A equação prevê que o recrutamento aumente monotónicamente a partir de zero, com uma taxa de aumento que diminui gradualmente à medida que N aumenta (Fig. 1). O recrutamento tende para c_1/c_2 no limite, quando N tende para infinito, e repõe exactamente o valor do stock que lhe dá origem quando N= $(c_1\text{-}1)/c_2$.

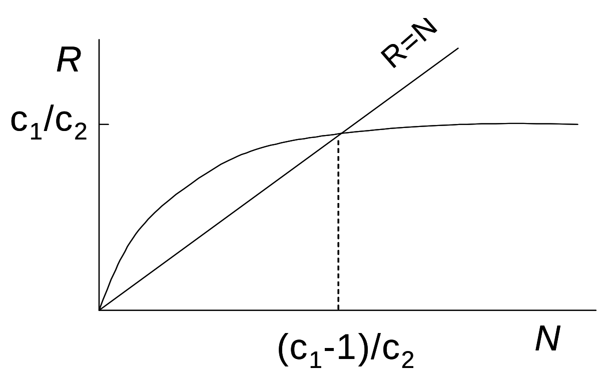

Figura 1. Relação stock-recrutamento de Beverton-Holt. Pressupõe que a mortalidade das larvas depende da densidade das mesmas. Para stocks parentais muitos grandes, o recrutamento estabiliza em c_1/c_2. A recta a cheio

tem inclinação de 45º e a recta a tracejado indica o valor de N que produz um recrutamento igual a esse mesmo N.

Uma relação stock-recrutamento que aumenta monotónicamente mas com um declive gradualmente decrescente, é conhecida por *compensatória*.

2. O modelo de Ricker

O outro modelo stock-recrutamento, muito usado em ecologia, é o de Ricker. Ricker foi um dos cientistas mais influentes da ecologia marinha que, entre outras coisas, trabalhou com os salmões que sobem os rios da costa da British Columbia, no Canadá ocidental, tendo ficado impressionado com a mortalidade infligida sobre os ovos e larvas pelo canibalismo praticado pelos próprios salmões parentais. Ao contrário de Beverton-Holt, Ricker construiu então o equivalente à equação [4] pressupondo que a mortalidade das larvas é influenciada pelo canibalismo praticado pelos pais (N):

$$\frac{1}{L}\frac{dL}{dt} = -\left[d_1 N + d_2\right] \qquad [9]$$

A mortalidade *per capita* das larvas tem uma componente proporcional à abundância do stock parental, d_1N, e uma componente dependente de factores exteriores d_2. Novamente, para resolver esta equação, separam-se variáveis e integra-se dos dois lados, entre t=0 e t=Δt,

$$\int_0^{\Delta t} \frac{dL}{L} = -\int_0^{\Delta t} \left[d_1 N + d_2\right] dt$$

Assumindo que a população parental, N, se mantem constante durante esse intervalo de tempo, obtem-se,

$$\ln \frac{L(\Delta t)}{L(0)} = -d_1 N \Delta t - d_2 \Delta t$$

ou seja,

$$L(\Delta t) = L(0) e^{-(d_1 N + d_2)\Delta t}$$

Uma vez que L(Δt) é o recrutamento e bN é o número de larvas recem-nascidas, obtem-se,

$$R(N) = bN\, e^{-(d_1 N + d_2)\Delta t}$$

E escrevendo: $r = ln(b) - d_2$ e $K = [ln(b) - d_2]/d_1$

A equação que relaciona o recrutamento com a população parental que lhe dá origem fica então,

$$\boxed{R(N) = N\, e^{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)}} \qquad [10]$$

A equação [10] é conhecida por equação stock-recrutamento de Ricker. Ao contrário da equação Beverton-Holt, esta prevê que após um aumento monotónico de R com N, o recrutamento atinge um máximo e depois decresce, caso N continue a aumentar (Fig. 2).

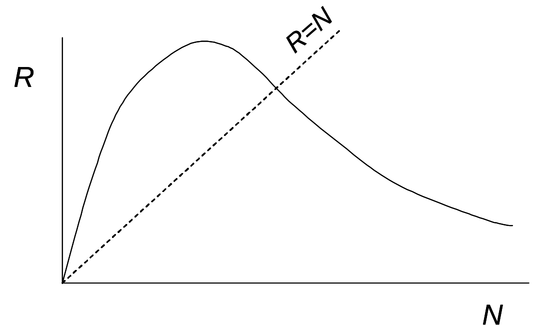

Figura 2. Relação stock-recrutamento de Ricker. Pressupõe que a mortalidade das larvas aumenta quando a população parental aumenta, devido ao canibalismo. Existe um stock parental (N) para o qual o recrutamento (R) é máximo. A recta da figura tem inclinação de 45º e intersecta a curva no ponto desta em que R=N.

Uma relação stock-recrutamento em que, após um recrutamento máximo, este começa a decrescer, é conhecida por *sobre-compensatória*. De um modo geral, pode-se esperar que qualquer situação em que os juvenis sejam prejudicados pelos adultos, conduzem a sobre-compensação, e isto não apenas em peixes. Por exemplo, se não houver protecção parental, os juvenis têm muitas vezes de competir com os adultos por alimento ou outros recursos e, em geral, encontram-se em desvantagem.

Embora as equações de Beverton-Holt e de Ricker tenham sido deduzidas sob o pressuposto de certos processos particulares de regulação dependente da densidade (competição entre larvas, canibalismo pelos pais), há muitos processos biológicos que podem gerar o tipo de curvas representado nas Figs 1 e 2. As equações [7] e [10] são protótipos que não devem ser estritamente associados aos processos mencionados. Por exemplo, se a mortalidade dos adultos reprodutores fôr ela própria dependente da sua densidade, isso pode originar curvas idênticas ou muito semelhantes, dependendo da dependência da densidade.

William Ricker (1908-2001) foi um dos mais eminentes cientistas canadianos e um dos fundadores da moderna teoria da dinâmica de populações marinhas. Ao longo de 27 anos de trabalho no “Fisheries Research Board of Canada”, publicou cerca de 300 artigos e livros científicos, traduziu 238 trabalhos (Ricker falava fluentemente russo) e mais de 148 manuscritos. Na foto ao lado, em 1986, no navio oceanográfico canadiano que tem o seu nome, com a neta usando a sua medalha da Ordem do Canadá.

3. Crescimento modelado por equações às diferenças e relação stock-recrutamento

Os modelos dinâmicos contínuos (t é um variável contínua), assumem que as duas causas de variação do número de indivíduos da população ocorrem de forma contínua e relativamente "suave" ao longo do tempo. Se não fôr esse o caso, por exemplo, porque os nascimentos surgem em impulsos regulares na época de reprodução, poderá ser mais natural tomar como variável dinâmica o efectivo populacional observado entre intervalos discretos de tempo (t é discreta e t=0, 1, 2, 3... designa cada intervalo de tempo). Neste esquema, a situação mais simples é aquela em que o número de indivíduos num intervalo é uma função qualquer, F(.), do número de indivíduos no intervalo imediatamente anterior:

$$N_{t+1} = F(N_t) \qquad [11]$$

O lado direito de [11] pode ainda ser decomposto em recem-nascidos e adultos sobreviventes, como se fez na equação [1]. A situação mais simples é aquela em que os pais se reproduzem apenas uma vez na vida e morrem a seguir. Estão neste caso os salmões, as plantas anuais e vários insectos. Neste caso, a relação stock-recrutamento (S-R) resume tudo sobre a dinâmica da população – a função F(N) identifica-se com a própria relação S-R:

$$N_{t+1} = F(N_t) = R(N_t)$$

Por exemplo, para a relação de Beverton-Holt:

$$N_{t+1} = \frac{c_1 N_t}{1 + c_2 N_t} \qquad [12]$$

E para a relação de Ricker:

$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)} \qquad [13]$$