

# **Manual de Modelação Ecológica**

**Pedro Manuel da Silva Duarte**

**Maio de 2010**

## Prefácio

O objectivo principal deste trabalho é sintetizar diversos conhecimentos dispersos pela bibliografia, relativos à modelação matemática de ecossistemas. Esta dispersão parece resultar, em parte, da especialização das diferentes obras que têm sido escritas sobre modelação e, em parte, da ausência de teorias “consensuais” sobre o modo de representar matematicamente muitos dos fenómenos que ocorrem nos ecossistemas. Esta ausência de “consensos” pode dificultar a utilização da modelação ecológica na vida prática como uma ferramenta de gestão dos ecossistemas. Noutras áreas, como a da poluição atmosférica, a utilização de modelos matemáticos está prevista na legislação da União Europeia, bem como os requisitos a que os referidos modelos devem obedecer. Falta ainda algum trabalho de “benchmarking” a nível dos modelos de ecossistemas, para que os mesmos tenham uma aplicabilidade comparável à dos modelos utilizados, por exemplo, para prever a dispersão da poluição atmosférica.

Uma das dificuldades inerentes à modelação de ecossistemas é a necessidade de integrar no mesmo modelo fenómenos que ocorrem a diferentes níveis de organização. Assim, há que considerar: (i) fenómenos fisiológicos, para descrever as interacções entre as espécies e o meio físico-químico e os efeitos resultantes das mesmas; (ii) fenómenos relacionados com a dinâmica de populações, para descrever as variações da abundância das espécies incluídas nos modelos; (iii) fenómenos ao nível da comunidade, para descrever as interacções entre diferentes espécies ou grupos de espécies e os efeitos resultantes das mesmas; (iv) fenómenos biogeoquímicos, para descrever os efeitos das interacções acima referidas nos ciclos biogeoquímicos. Além disso, em modelos que resolvam uma ou mais componentes espaciais, há ainda a considerar fenómenos físicos de transporte.

Em função do exposto, este documento está organizado da seguinte forma: Os primeiros dois capítulos são de índole geral. O primeiro introduz o tema da modelação e a linguagem própria da disciplina. O segundo descreve e explica a sequência de passos necessários para criar e implementar um modelo. Os capítulos 3, 4 e 5 aprofundam os temas da modelação fisiológica, da dinâmica de populações e de comunidades respectivamente. O capítulo 6 trata dos processos biogeoquímicos e da sua integração com os modelos descritos nos capítulos anteriores para criar modelos de ecossistemas. Finalmente, o capítulo 7 trata da integração dos modelos com sistemas de apoio à decisão. Quase todos os temas tratados são acompanhados de exemplos e de software para estudo dos mesmos. A apresentação dos conteúdos baseia-se numa vasta bibliografia, incluindo artigos do autor.

Este trabalho foi elaborado de modo a servir de suporte a uma unidade curricular (UC) de Modelação Ecológica de Ecossistemas que pode ser leccionada a alunos do 2º e do 3º ciclo universitário. Esta UC pode ser leccionada de modo modular. Ou seja, cada um dos capítulos 3, 4, 5, 6 ou 7, desde que precedidos pelos dois primeiros capítulos, podem ser leccionados de modo independente. Assim, por exemplo, se um discente estiver interessado somente na modelação da dinâmica de populações, pode estudar os dois primeiros capítulos, para adquirir algumas noções

básicas transversais, e passar directamente à leitura do capítulo 4. Considerando esta lógica “modular”, optou-se por apresentar a bibliografia por capítulo em lugar de uma bibliografia geral.

Os exemplos apresentados são baseados no software de simulação Stella e/ou com base em funções do MatLab. Em todos os casos, são fornecidas indicações sobre os modelos exemplificados, de modo a facilitar a sua implementação por utilizadores pouco experientes. No entanto, a consulta dos manuais do Stella e do MatLab poderá ser necessária.

## Conteúdo

1	Introdução.....	1
1.1	Conceitos básicos.....	1
1.2	Domínios e fronteiras dos modelos.....	1
1.3	Elementos dos modelos.....	2
1.4	Dimensões espaciais dos modelos e malhas computacionais.....	4
1.5	Níveis de organização.....	8
1.6	Bibliografia.....	9
2	Desenvolvimento de um modelo.....	10
2.1	Construindo um modelo passo a passo.....	10
2.1.1	Conceptualização do modelo.....	11
2.1.2	Implementação do modelo.....	15
2.1.3	Verificação da lógica do modelo e respectivas propriedades.....	18
2.1.4	Análise de sensibilidade.....	18
2.1.5	Calibração.....	18
2.1.6	Validação.....	18
2.2	Exemplos de modelos.....	18
2.2.1	Sistema sem retroacções.....	19
2.2.2	Sistema com retroacções.....	20
2.2.3	Sistema com retroacções e controle externo.....	22
2.2.4	Reactor bem misturado.....	24
2.3	Bibliografia.....	29
3	Modelos fisiológicos.....	30
3.1	Produtores Primários.....	30
3.1.1	Fotossíntese.....	32
3.1.2	Respiração.....	41
3.1.3	Exudação.....	41
3.1.4	Mortalidade e erosão as frondes.....	41
3.1.5	Sedimentação.....	42
3.2	Decompositores.....	42
3.3	Consumidores (herbívoros, detritívoros e carnívoros).....	45
3.3.1	Modelos “Scope for Growth (SFG)”.....	46
3.3.2	Modelos “Dynamic Energy Budget (DEB)”.....	49

3.4	Bibliografia.....	56
4	Modelos aplicados ao estudo da dinâmica de populações.....	58
4.1	Modelos de crescimento sem regulação para populações uniformes .....	58
4.2	Modelos de crescimento com regulação para populações uniformes .....	62
4.3	Modelos de crescimento para populações estruturadas.....	70
4.3.1	Modelos baseados em matrizes de transição.....	70
4.3.2	Modelos baseados em equações diferenciais .....	76
4.4	Bibliografia.....	79
5	Modelos aplicados ao estudo das comunidades.....	80
5.1	Modelos predador-presa.....	80
5.1.1	Modelo predador-presa de Lotka-Volterra.....	80
5.1.2	Modelo predador-presa com dependência da densidade .....	84
5.1.3	Modelo predador-presa com dependência da densidade e com “saciedade” .....	89
5.2	Modelos de competição.....	95
5.3	Bibliografia.....	100
6	Modelos aplicados ao estudo dos ecossistemas.....	101
6.1	Sub-modelos para os ciclos biogeoquímicos do azoto, do fósforo, do carbono e do oxigénio 102	
6.1.1	Espécies químicas da coluna de água.....	103
6.1.2	Espécies químicas dos sedimentos e da água intersticial.....	109
6.1.3	Mineralização, nitrificação, desnitrificação, adsorção/desorção do fósforo.....	111
6.2	Integração dos ciclos biogeoquímicos com os processos biológicos.....	113
6.3	Integração da biogeoquímica com a hidrodinâmica.....	115
6.4	Bibliografia.....	117
7	Modelos e Sistemas de Apoio à Decisão.....	119
7.1	Análise DPSIR.....	120
7.2	Análise de cenários .....	124
7.3	Conceptualização de um Sistema de Apoio à Decisão.....	129
7.4	Bibliografia.....	132

## Índice de figuras

Figura 1-1 - A imagem mostra o domínio espacial de um modelo ecológico da albufeira do Alqueva e a rede hidrográfica que desagua na fronteira constituída pelos limites da albufeira. Exemplo retirado de Gonçalves (2008). .....	2
Figura 1-2 - Exemplo de uma função forçadora – O gráfico mostra uma série temporal de valores de radiação global medidos numa estação meteorológica próxima da albufeira do Alqueva e utilizados para calcular a temperatura da água e a fotossíntese fitoplanctónica. Exemplo retirado de Gonçalves (2008) .....	2
Figura 1-3 - Exemplo de um modelo com uma variável de estado representada por “Nt”. O valor de N varia em ordem ao tempo (subscrito t), em função do “input” e do “output”. É comum utilizar-se este tipo de simbologia para desenhar diagramas dos modelos: caixas para as variáveis de estado, setas para os fluxos que podem ligar variáveis de estado entre si. ....	3
Figura 1-4 – Exemplo de um modelo 0D. Dados observados e previstos relativos ao crescimento de <i>Chlamys farreri</i> ao longo do tempo (adaptado de Hawkins et al., 2002). ....	4
Figura 1-5 – Modelo 1D da albufeira de Crestuma-Lever. A albufeira foi dividida em 22 compartimentos, sendo simulados dentro de cada um uma série de processos biogeoquímicos (ciclo do azoto, crescimento do fitoplâncton, etc). Os valores de cada variável de estado (ex: concentração de nitrato) dentro de cada compartimento dependem dos processos locais de ganho e perda e das trocas com os compartimentos vizinhos. ....	4
Figura 1-6 - Exemplo de um modelo 2D. O painel da esquerda mostra um mapa da baía de Sungo na República Popular da China com algumas linhas batimétricas e parte da malha utilizada para representar espacialmente o ecossistema (no canto superior esquerdo). A localização de um ponto no ecossistema é determinada pelas coordenadas (nº de linha, nº de coluna, mostrados no painel da esquerda) do elemento da malha em que o mesmo se insere. O painel da direita mostra a distribuição da concentração de clorofila prevista por um modelo 2D num dado momento. Figuras adaptadas de Duarte et al. (2003). ....	5
Figura 1-7 – Exemplo de um modelo 3D. Os painéis superiores mostram os campos de velocidades ao longo de todo o domínio horizontal do modelo a duas profundidades diferentes (camadas verticais 4 e 5). Os painéis inferiores mostram as salinidades nas mesmas camadas. ....	5
Figura 1-8 – Malhas de Arakawa. h, u e v representam a elevação do nível da água, a componente norte-sul e a componente este-oeste da velocidade, respectivamente. Em função da malha escolhida, cada das variáveis referidas é calculada em diferentes pontos da malha. As concentrações de substâncias dissolvidas na água calculam-se nos mesmos pontos em que se calculam as elevações (adaptado de Vreugdenhil (1989)). ....	6
Figura 1-9 – Definição das condições fronteira nas malhas de Arakawa. Em cada imagem, a linha curva indica a fronteira real e a linha a tracejado representa a forma como a fronteira é representada no modelo, sendo os símbolos iguais aos da Figura anterior (adaptado de Vreugdenhil (1989)). ....	6
Figura 1-10 – Exemplo de uma malha cartesiana 3D. ....	7
Figura 1-11 – Exemplo de uma malha sigma 3D. ....	7
Figura 1-12 – Níveis de organização abrangidos nos modelos ecológicos. ....	8
Figura 1-13 – Exemplos de diversos tipos de modelos desde o nível do indivíduo ao nível da comunidade. A passagem de um nível inferior a um superior implica a integração de novos	

processos. Por exemplo, quando se passa do nível do indivíduo ao nível da população, os processos demográficos passam a ser importantes.....	8
Figura 2-1 – Processo geral de desenvolvimento de um modelo, incluindo as interacções com o trabalho experimental. ....	10
Figura 2-2 – Neste exemplo demonstra-se o diagrama de fluxo de um modelo com três variáveis de estado representadas pela letra N e um número de 1 a 3. O índice t refere-se ao tempo. O diagrama inclui quatro fluxos diferentes identificados pela letra F e dois algarismos correspondentes à variável “dadora” a à variável “receptora”. As setas amarelas correspondem a retroacções. A seta vermelha identificada por F03 corresponde a um fluxo do exterior para a variável 3, ou seja, a uma função forçadora. ....	11
Figura 2-3 – Os fluxos, ou seja, as parcelas de cada das equações que descrevem o balanço de cada variável, podem ser tratados como constantes, ou como funções mais ou menos complexas de outras variáveis, fluxos ou funções forçadoras. Por vezes, criam-se sub-modelos (modelos “aninhados” em modelos maiores) para calcular alguns dos referidos fluxos.....	12
Figura 2-4 – Solução analítica da equação que descreve o decaimento de primeira ordem e soluções numéricas para diversos valores do passo de cálculo. ....	13
Figura 2-5 – Métodos de discretização espacial. ....	14
Figura 2-6 – Exemplo de um modelo implementado em Stella.....	15
Figura 2-7 – Diagrama de um programa implementado segundo uma lógica de programação estruturada. ....	16
Figura 2-8 - Diagrama de um programa implementado segundo uma lógica de programação orientada por objectos. ....	17
Figura 2-9 – Diagrama de um sistema sem retroacções, gráficos da variável de estado em ordem ao tempo e equação que descreve o sistema. ....	19
Figura 2-10 – Diagrama de um sistema com retroacções e gráficos da variável de estado em ordem ao tempo.....	20
Figura 2-11 – Diagrama de um sistema com retroacções e controle externo e gráfico de variação da variável de estado em ordem ao tempo.....	22
Figura 2-12 – Diagrama de um reactor bem misturado e gráficos de variação do valor da variável de estado em ordem ao tempo (solução analítica – ver abaixo).....	24
Figura 2-13 – Soluções obtidas com o modelo Stella com três passos de cálculo diferentes -10, 150 e 200 ( $Q = 100 \text{ m}^3\text{T}^{-1}$ e $V = 10000 \text{ m}^3$ – neste exemplo as unidades são irrelevantes). Junto dos gráficos apresenta-se a condição de estabilidade descrita anteriormente. Quando $\frac{Q\Delta t}{V} < 1$ a solução numérica aproxima-se da analítica, quando $1 < \frac{Q\Delta t}{V} < 2$ a solução é oscilante e quando $\frac{Q\Delta t}{V} \geq 2$ a solução é instável. ....	27
Figura 3-1 – Processos que explicam a variação da biomassa de uma população de macroalgas. Entre parênteses, apresentam-se alguns dos factores ecológicos e dos processos que condicionam as taxas dos diferentes fluxos (ver texto). ....	31
Figura 3-2 – A intensidade luminosa diminui exponencialmente com a profundidade (Z), em função do coeficiente de extinção da luz na água (K). Este coeficiente é função da concentração de diversas substâncias dissolvidas e particuladas existentes na água, tais como os ácidos húmicos, a clorofila e a	

matéria em suspensão (seston). O decaimento exponencial da luz com a profundidade pode ser descrito com a equação de Lambert-Beer (inserida na figura).....	32
Figura 3-3 – Relação entre a taxa fotossintética líquida (taxa fotossintética bruta – taxa respiratória) e a intensidade luminosa, quando o excesso de luz inibe a fotossíntese. ....	34
Figura 3-4 – Limitação pela temperatura, considerando uma relação exponencial da velocidade do processo (ex: taxa fotossintética) com a temperatura.....	35
Figura 3-5 - Limitação pela temperatura, considerando um valor óptimo a partir do qual esta passa a ter um efeito inibidor. ....	36
Figura 3-6 – Relação entre a limitação por nutrientes e a concentração do nutriente limitante. ....	37
Figura 3-7 – Processos que explicam a variação da biomassa de uma população de macroalgas. Entre parênteses, apresentam-se os factores ecológicos e os processos que condicionam as taxas dos diferentes fluxos (ver texto). A limitação por nutrientes é baseada nos teores celulares dos mesmos. ....	38
Figura 3-8 – Consumo e utilização de energia pelos consumidores. ....	46
Figura 3-9 – Processos que explicam a variação da biomassa de uma população de consumidores (Zoo). Nos modelos <i>SFG</i> , o crescimento individual é calculado a partir do balanço apresentado na figura para as ostras e depende das condições exteriores (alimento, temperatura, etc.). Quando os fluxos são expressos em unidades de energia é necessário usar equivalentes calóricos para fazer conversões para massa.....	47
Figura 3-10 – Nos modelo <i>DEB</i> , o número de variáveis é maior do que nos modelos <i>SFG</i> , pois o crescimento depende não só das condições ambientais, mas também das condições internas do organismo (ex: quantidades de tecido somático, reprodutor e de reservas).....	49
Figura 3-11 - Segundo a teoria <i>DEB</i> de Kooijman, o alimento é assimilado para as reservas e só depois é utilizado, sendo que uma fracção <i>K</i> do que é utilizado é gasta na manutenção, aquecimento e crescimento e a fracção restante na maturação, manutenção da maturação e na reprodução.....	50
Figura 3-12 – Relação entre a taxa de ingestão e a concentração de alimento assumida na teoria de Kooijman.....	51
Figura 3-13 – O factor de forma pode ser obtido a partir de uma regressão entre o volume .....	52
Figura 4-1 – Diminuição (esquerda) ou aumento (direita) geométrico de uma população com $R < 1$ e $R > 1$ , respectivamente. ....	59
Figura 4-2 – Exemplo de uma população com crescimento geométrico. ....	60
Figura 4-3 – Exemplo de uma população com diminuição geométrica da abundância. ....	60
Figura 4-4 – O diagrama na parte superior da figura representa uma população (caixa), um fluxo de entrada de indivíduos (input), devido à reprodução, e outro de saída (output), devido à mortalidade. As setas a negro representam retroacções entre o número de indivíduos e os fluxos reprodutivos e de mortalidade. Os gráficos sob o diagrama demonstram o aumento (esquerda) e a diminuição (direita) exponencial do efectivo da população em ordem ao tempo, consoante o “input” seja maior ou menor do que o “output” de indivíduos para a população. ....	62
Figura 4-5 – Relação inversa entre a densidade das sementes e a sua abundância.....	63
Figura 4-6 – Relação inversa entre a fecundidade e o número de reprodutores numa espécie da avifauna. ....	63
Figura 4-7 – Relação logarítmica inversa entre a biomassa individual e a densidade em bétulas (self-thinning).....	64
Figura 4-8 - Relação entre <i>R</i> e o efectivo populacional prevista pelo modelo de Ricker para .....	65

Figura 4-9 – Crescimento assintótico do efectivo populacional em função do tempo, até à capacidade de carga do meio, previsto pelo modelo de Ricker para os valores de $R_{max}$ e $K$ exibidos na figura.....	66
Figura 4-10 – Estabilização do efectivo populacional ao nível da capacidade de carga do meio, em função do tempo, após algumas oscilações, prevista pelo modelo de Ricker para os valores de $R_{max}$ e $K$ exibidos na figura.....	66
Figura 4-11 – Oscilações do efectivo populacional em função do tempo, em torno da capacidade de carga do meio, previstas pelo modelo de Ricker para os valores de $R_{max}$ e $K$ exibidos na figura.....	67
Figura 4-12 – Oscilações caóticas do efectivo populacional em função do tempo, em torno da capacidade de carga do meio, previstas pelo modelo de Ricker para os valores de $R_{max}$ e $K$ exibidos na figura.....	67
Figura 4-13 - Efectivo populacional em função do tempo, previsto pelo modelo de Beverton-Holt para os valores de $R_{max}$ e $K$ exibidos na figura.....	68
Figura 4-14 - Relação entre $R$ e o efectivo populacional prevista pelo modelo de Beverton-Holt, considerando uma taxa de crescimento média para cada nível de abundância $N$ que segue uma distribuição normal. ....	69
Figura 4-15 - Matriz - vector de abundâncias: Cada elemento representa o número de indivíduos de cada classe existentes na população no momento $t$ .....	71
Figura 4-16 – Probabilidades de transição ( $P$ ) entre classes resultantes do envelhecimento dos indivíduos, no caso de se tratar de classes etárias, ou do crescimento, no caso de se tratar de classes de tamanho ou peso. Os indivíduos que se encontram na última classe podem morrer ao fim do intervalo de tempo $\Delta t$ ou parte dos mesmos continuar a viver, sendo nesse caso a classe 9 uma classe “aberta”, ou seja, tem o seu limite inferior numa determinada idade, comprimento ou peso e o seu limite superior é “infinito”.....	71
Figura 4-17 - Transições entre classes resultantes do envelhecimento dos indivíduos, no caso de se tratar de classes etárias, ou do crescimento, no caso de se tratar de classes de tamanho ou peso, e fecundidades ( $F$ ) das diferentes classes (setas a vermelho), ou seja, contribuição de cada classe para a primeira.....	72
Figura 4-18 – Representação das probabilidades de transição ( $P$ ) e das fecundidades ( $F$ ) para uma população dividida em 4 classes etárias, com base num diagrama de caixas.....	72
Figura 4-19 - Representação das probabilidades de transição ( $P$ ) e das fecundidades ( $F$ ) para uma população dividida em 4 classes etárias, onde a última classe é “aberta”, com base num diagrama de caixas (ver texto). ....	74
Figura 4-20 - Neste exemplo representa-se uma população da rodófito <i>Gelidium sesquipedale</i> dividida em classes de tamanho e apresentam-se algumas das transições possíveis (adaptado de Santos, 1993). ....	74
Figura 4-21 – Exemplo da evolução da abundância dos indivíduos pertencentes a diferentes classes de uma população. Numa fase inicial há uma oscilação nas soluções que depois passam a evoluir de forma regular, com um aumento da abundância segundo uma razão (taxa finita de incremento populacional) igual para todas as classes (ver texto). ....	75
Figura 4-22 – Esquema da discretização da Equação 4-16. ....	77
Figura 4-23 - Simulação do crescimento de uma população de ostras ao longo de dois anos. Exemplo retirado de Ferreira et al. (1998). Um dos eixos horizontais representa o tempo em dias (o período simulado corresponde a dois anos) e o outro eixo representa a dimensão das ostras. O eixo vertical representa a biomassa total de ostras de cada classe de tamanho. As “elevações” representadas no	

gráfico correspondem a dois ciclos de crescimento de uma população de ostras numa zona de moluscicultura.....	78
Figura 5-1 - Diagrama do modelo predador-presa de Lotka-Volterra demonstrando as retroacções (setas a preto) e inter-relações (setas verde e vermelha) entre variáveis e fluxos. ....	81
Figura 5-2 – Soluções da Equação 5-1 e da Equação 5-2 em ordem ao tempo (em cima) e a abundância do predador em função da abundância da presa (em baixo). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico inferior.....	82
Figura 5-3 - Soluções da Equação 5-1 e da Equação 5-2 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 50 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam ao longo do tempo, produzindo as trajectórias fechadas representadas na figura (ver texto). ....	83
Figura 5-4 - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 16.6667 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo rapidamente para os valores de equilíbrio (ver texto).....	85
Figura 5-5 - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 em ordem ao tempo. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico e são iguais aos utilizados para produzir a Figura 5-4.....	86
Figura 5-6 - Soluções da Equação 5 3 e da Equação 5 4 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 16.6667 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo depois para os valores de equilíbrio (ver texto). ....	87
Figura 5-7 - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 em ordem ao tempo, com algumas oscilações nas abundâncias da presa e do predador que acabam por estabilizar nos valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico.....	87
Figura 5-8 - Soluções da Equação 5 3 e da Equação 5 4 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais da abundância da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 16.6667 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo para os valores de equilíbrio (ver texto).....	88
Figura 5-9 - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 em ordem ao tempo, com muitas oscilações nas abundâncias da presa e do predador que tendem para valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico.....	88
Figura 5-10 – Resposta funcional à abundância da presa no modelo de Lotka-Volterra.....	90
Figura 5-11 - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 693.15 e 21.27 indivíduos, respectivamente, a abundância de	

ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo rapidamente para os valores de equilíbrio (ver texto).....	91
Figura 5-12 - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 em ordem ao tempo. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico e são iguais aos utilizados para produzir a Figura 5-11.....	91
Figura 5-13 - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 693.15 e 21.27 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo depois para os valores de equilíbrio (ver texto). .....	92
Figura 5-14 - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 em ordem ao tempo, com algumas oscilações nas abundâncias da presa e do predador que acabam por estabilizar nos valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico. ....	92
Figura 5-15 - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 693.15 e 21.27 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam indefinidamente em torno dos valores de equilíbrio (ver texto).....	93
Figura 5-16 - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 em ordem ao tempo, com oscilações nas abundâncias da presa e do predador em torno dos valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico. ....	93
Figura 5-17 - Diagrama do modelo de competição de Lotka-Volterra demonstrando as retroacções e inter-relações entre variáveis e fluxos. ....	95
Figura 5-18 – Solução do modelo de competição de Lotka-Volterra. No gráfico superior apresenta-se a abundância de ambos os competidores em ordem ao tempo e os valores dos parâmetros do modelo. No gráfico inferior apresenta-se a abundância da espécie 2 em função da abundância da espécie 1. Conforme se pode observar, o modelo prevê a extinção da espécie 1, estabilizando quando o efectivo desta atinge zero (ver texto). ....	97
Figura 5-19 – Solução do Modelo de competição de Lotka-Volterra. No gráfico superior apresenta-se a abundância de ambos os competidores em ordem ao tempo e os valores dos parâmetros do modelo. No gráfico inferior apresenta-se a abundância da espécie 2 em função da abundância da espécie 1. Conforme se pode observar, o modelo prevê a sobrevivência de ambas as espécies, estabilizando num valor de abundância superior a zero para ambas (ver texto).....	98
Figura 6-1 – Fluxos que afectam a concentração do azoto orgânico particulado ( <i>PON</i> ). A “carga” e a “descarga” correspondem às entradas e saídas de azoto particulado através de processos físicos de transporte (ex: advecção e difusão). A “mineralização” corresponde à transformação do azoto orgânico em formas inorgânicas. A “ <i>PL</i> ” corresponde à produção primária líquida, ou seja à produção de biomassa através da fotossíntese e da quimiossíntese que é acompanhada de consumo de azoto inorgânico e da sua incorporação em protoplasma. A “resuspensão” e a “deposição” correspondem às trocas sedimento-água. As partículas em suspensão podem ser consumidas por organismos filtradores, como os mexilhões, e parte das mesmas podem sofrer hidrólise e passar à forma dissolvida (ver texto). ....	104

Figura 6-2– Fluxos que afectam a concentração do azoto orgânico dissolvido ( <i>DON</i> ). A “carga” e a “descarga” correspondem às entradas e saídas de azoto através de processos físicos de transporte (ex: advecção e difusão). A “mineralização” corresponde à transformação do azoto orgânico em formas inorgânicas. ....	104
Figura 6-3 – Síntese dos diagramas das figuras anteriores de forma a evidenciar as interacções entre o <i>PON</i> o <i>DON</i> e de ambos com o oxigénio dissolvido. ....	107
Figura 6-4 - Fluxos que afectam a concentração do oxigénio dissolvido ( <i>DO</i> ). A “carga”, a “descarga” e as “trocas com a atmosfera” correspondem às entradas e saídas de oxigénio através de processos físicos. A “PL” corresponde à produção primária líquida, ou seja, à produção de oxigénio através da fotossíntese. A “mineralização e a respiração” correspondem à transformação da matéria orgânica em sais minerais e são acompanhadas de consumo de oxigénio (ver texto). ....	108
Figura 6-5 – Diagrama de um modelo ecológico da Ria Formosa (ver texto). ....	114
Figura 6-6 – Distribuição de duas espécies de macroalgas, de sapal e de povoamentos de <i>Zostera</i> na Ria Formosa. ....	115
Figura 7-1 – Cenários relativos à realização de operações de dragagem, com indicação dos canais a serem dragados/alargados e da profundidade a atingir com a dragagem. ....	123
Figura 7-2 – Cenários relativos a alterações nas densidades de cultivo das amêijoas nas áreas concessionadas na Ria Formosa. A densidade “normal” corresponde a cerca de 1 kg de amêijoas por m <sup>2</sup> . ....	123
Figura 7-3 - Esquema das ferramentas de apoio à decisão. O “Agente” é o principal interface, permitindo configurar as simulações a realizar com o simulador, em função dos cenários a avaliar. A comunicação entre o “Agente” e o simulador é assegurada através da linguagem “ECOLANG”. O modelo hidrológico permite gerar as condições de forçamento do modelo ecológico do estuário, a nível de caudais descarregados e qualidade da respectiva água. Os resultados do modelo ecológico para os diferentes cenários simulados podem ser comparados em função de indicadores ambientais, económicos, etc., através de um algoritmo multicritério incluído no “Agente” (AHP). Os resultados obtidos podem servir para apoiar os “stakeholders” no processo de tomada de decisão. ....	131



# 1 Introdução

Neste capítulo são tratadas algumas noções básicas de modelação, de forma a familiarizar os leitores com a linguagem da disciplina. São definidos e exemplificados conceitos como: modelo, variáveis de estado, funções forçadoras, fluxos, parâmetros, domínio, passo de cálculo, discretização espacial e discretização temporal, dimensões espaciais dos modelos e níveis de organização incluídos nos modelos ecológicos. Para uma revisão destes conceitos básicos consultar Jorgensen & Bendoricchio (2001).

## 1.1 Conceitos básicos

“O que são modelos matemáticos?”

- Descrições formais e simplificadas dos sistemas reais, com recurso à linguagem matemática e a operadores lógicos
- Os modelos matemáticos são sínteses do conhecimento existente sobre determinado sistema
- Permitem realizar previsões sobre o comportamento de sistemas complexos
- “O que pode ser modelado?”
- Qualquer coisa...por exemplo: o peso/tamanho de um organismo ao longo do tempo, a abundância de uma espécie ou de um conjunto de espécies, a qualidade da água de um estuário...

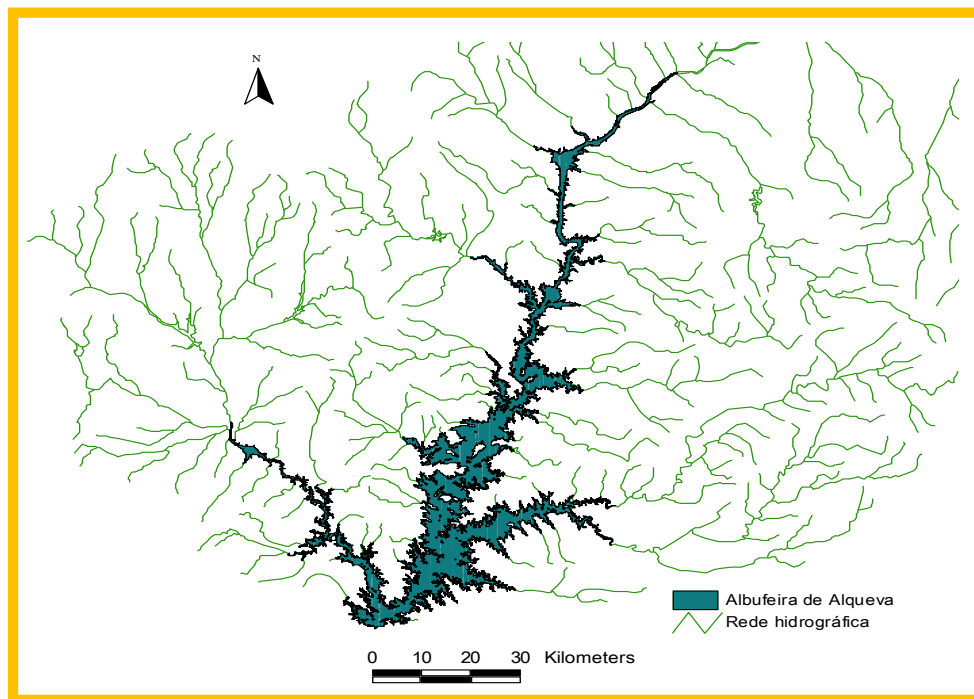
Os modelos ecológicos são modelos matemáticos de ecossistemas que podem incluir processos biogeoquímicos, tais como a reciclagem de nutrientes, processos relacionados com interações intra- e interespecíficas, tais como a predação e a competição, processos demográficos, tais como a mortalidade e o recrutamento, processos fisiológicos, tais como a fotossíntese e a respiração e processos físicos, relacionados com o transporte e as trocas energéticas. Diferentes modelos podem dar mais ênfase a um ou outro destes conjuntos de processos, ou mesmo incluir somente parte dos mesmos, em função dos objectivos perseguidos.

## 1.2 Domínios e fronteiras dos modelos

Nalguns modelos procura-se somente simular a variação de uma ou várias quantidades em ordem ao tempo enquanto noutros a variação em ordem ao espaço é também importante. Relativamente à variação em ordem ao tempo, importa definir o período a simular e a resolução temporal da simulação. Relativamente à variação em ordem ao espaço, importa definir o domínio espacial do modelo (ex: estuário, lagoa costeira, área oceânica) e a resolução com o que o mesmo é representado.

A definição do domínio espacial implica a existência de fronteiras e a existência destas implica a definição de condições fronteira. Definir condições-fronteira implica definir o modo como o modelo interage com as vizinhanças. Por exemplo, as margens de uma albufeira são uma fronteira sólida

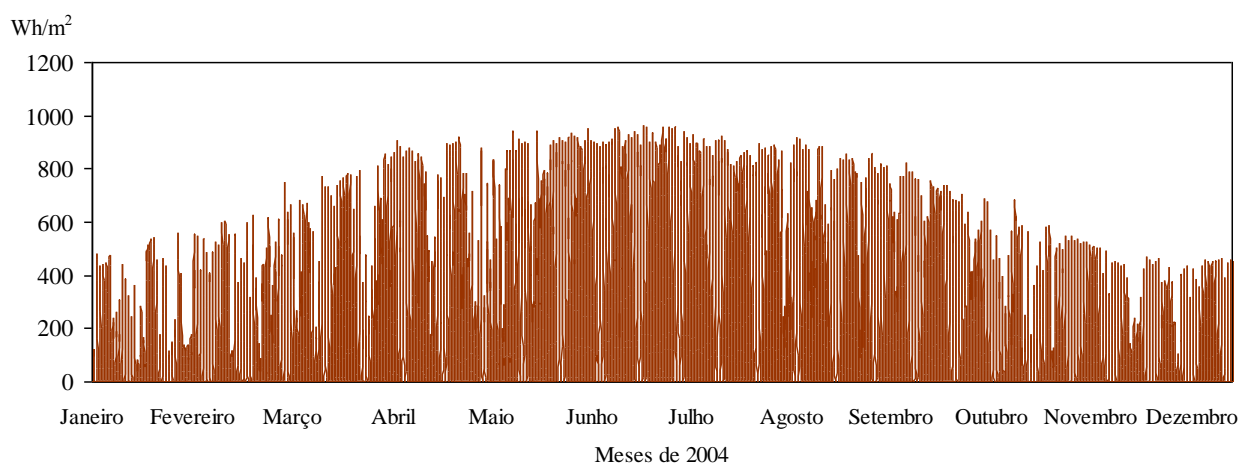
através da qual um modelo ecológico pode receber água e nutrientes em diversos pontos de descarga (Figura 1-1).



**Figura 1-1** - A imagem mostra o domínio espacial de um modelo ecológico da albufeira do Alqueva e a rede hidrográfica que desagua na fronteira constituída pelos limites da albufeira. Exemplo retirado de Gonçalves (2008).

### 1.3 Elementos dos modelos

**Funções forçadoras** -“Influências” externas no modelo (Ex: intensidade luminosa, temperatura do ar, velocidade do vento, humidade do ar, etc.). Podem representar-se por valores constantes, séries temporais (Figura 1-2), funções matemáticas, etc., “impostas” ao modelo.



**Figura 1-2** - Exemplo de uma função forçadora – O gráfico mostra uma série temporal de valores de radiação global medidos numa estação meteorológica próxima da albufeira do Alqueva e utilizados para calcular a temperatura da água e a fotossíntese fitoplantónica. Exemplo retirado de Gonçalves (2008)

**Variáveis de estado** - Descrevem o “estado” do sistema e são o objecto de previsão de um modelo (Ex: concentração de nutrientes, biomassa e abundância de diferentes espécies, etc.).



**Figura 1-3** - Exemplo de um modelo com uma variável de estado representada por “Nt”. O valor de N varia em ordem ao tempo (subscrito t), em função do “input” e do “output”. É comum utilizar-se este tipo de simbologia para desenhar diagramas dos modelos: caixas para as variáveis de estado, setas para os fluxos que podem ligar variáveis de estado entre si.

**Equações** - Representações formais de variáveis e de processos. As equações podem dividir-se em dois grupos: (i) Equações gerais que descrevem o balanço de massa para cada variável, em função dos “inputs” e dos “outputs”; (ii) Equações utilizadas para descrever os “inputs” e os “outputs” em função das funções forçadoras e/ou das variáveis de estado. As equações gerais podem ser equações diferenciais, equações às diferenças e equações recursivas (Otto & Day, 2006). As equações para descrever os “inputs” e os “outputs” podem ser **racionais, empíricas e semi-empíricas**. As primeiras são deduzidas a partir dos processos, as últimas são baseadas em ajustes estatísticos a dados experimentais.

Por exemplo, a equação diferencial seguinte bem como a versão numérica da mesma (equação às diferenças) descrevem o balanço de massa da variável representada na Figura 1-3. O input e o output poderão ser valores constantes ou descritos por outras equações.

**Equação 1-1 e 1-2**

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= Input - Output \\ \Leftrightarrow N_t &= \int_{t=0}^t (Input - Output) dt \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} \text{Equação diferencial e} \\ \text{solução por integração} \end{array}$$

$$\left. \begin{aligned} \frac{\Delta N}{\Delta t} &= \frac{N_t - N_{t-\Delta t}}{\Delta t} = Input - Output \\ \Leftrightarrow N_t &= N_{t-\Delta t} + (Input - Output) \Delta t \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} \text{Equação às} \\ \text{diferenças e} \\ \text{solução} \\ \text{através de} \\ \text{uma} \\ \text{equação} \\ \text{recursiva} \end{array}$$

**Parâmetros** - Relacionam funções forçadoras com variáveis e/ou variáveis entre si. Os valores dos parâmetros não mudam ao longo da simulação.

Ex:  $y = m x + b$

**Equação 1-3**

x- Variável independente

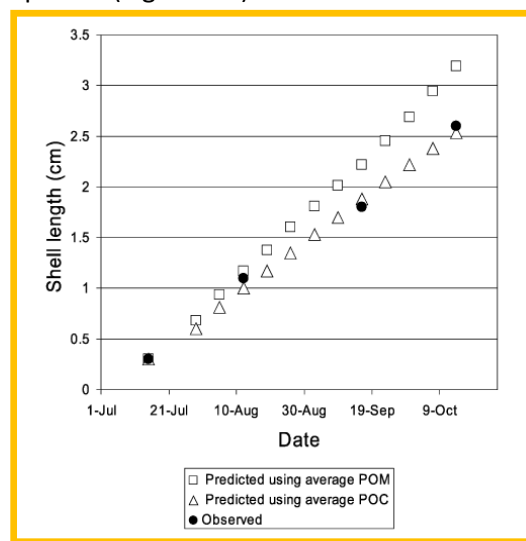
y - Variável dependente

m and b - parâmetros

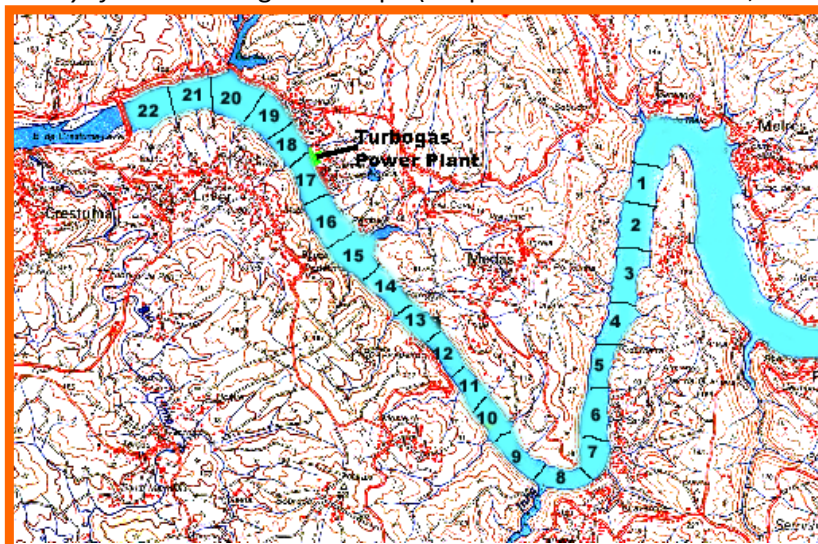
**Constantes** - Ex: Massas atômicas, número de Avogadro, etc.

## 1.4 Dimensões espaciais dos modelos e malhas computacionais

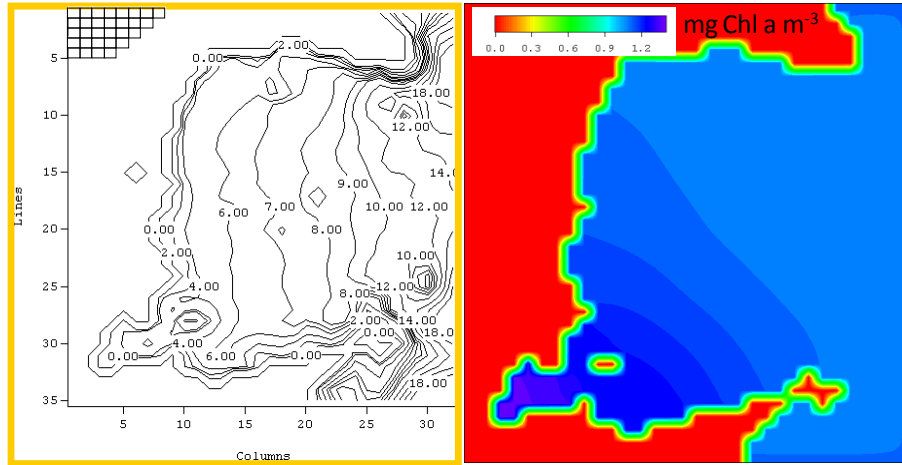
Os modelos podem ser 0D, 1D, 2D e 3D (D – dimensões). Nos modelos 0D, as variáveis de estado são simuladas somente em ordem ao tempo (Figura 1-4). Nos modelos 1D, as variáveis de estado são simuladas em ordem ao tempo e a uma das dimensões espaciais (Ex: modelo biogeoquímico de um rio) (Figura 1-5). Nos modelos 2D, as variáveis de estado são simuladas em ordem ao tempo e a duas das dimensões espaciais (Ex: modelo biogeoquímico de uma baía ou de um estuário verticalmente homogêneo) (Figura 1-6). Nos modelos 3D, as variáveis de estado são simuladas em ordem ao tempo e às três dimensões espaciais (Figura 1-7).



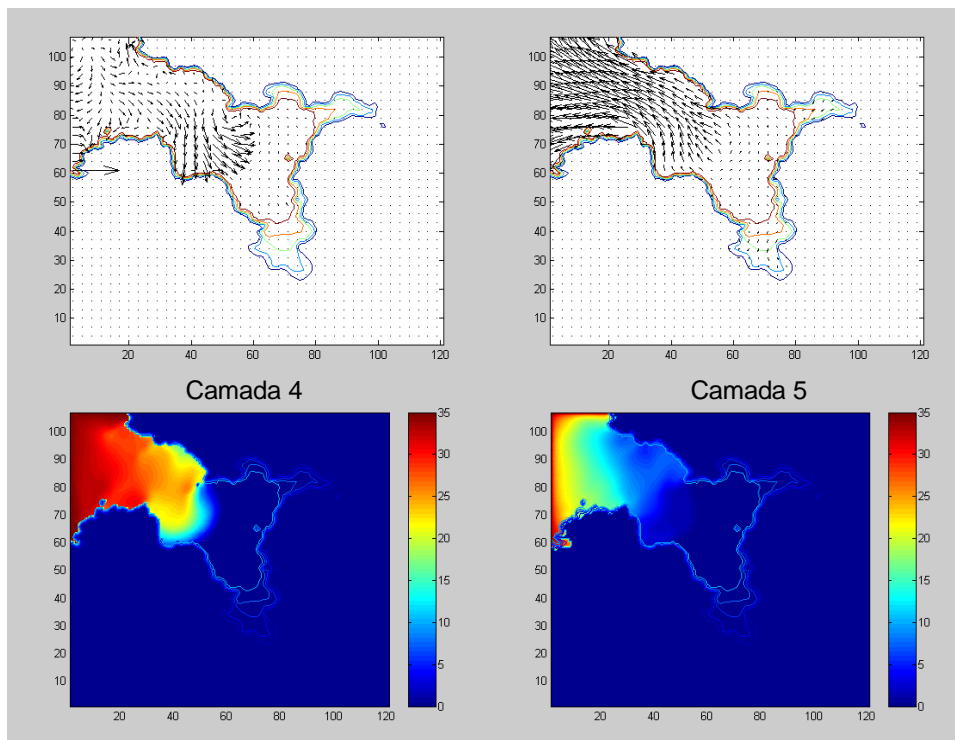
**Figura 1-4** – Exemplo de um modelo 0D. Dados observados e previstos relativos ao crescimento de *Chlamys farreri* ao longo do tempo (adaptado de Hawkins et al., 2002).



**Figura 1-5** – Modelo 1D da albufeira de Crestuma-Lever. A albufeira foi dividida em 22 compartimentos, sendo simulados dentro de cada um uma série de processos biogeoquímicos (ciclo do azoto, crescimento do fitoplâncton, etc). Os valores de cada variável de estado (ex: concentração de nitrato) dentro de cada compartimento dependem dos processos locais de ganho e perda e das trocas com os compartimentos vizinhos.



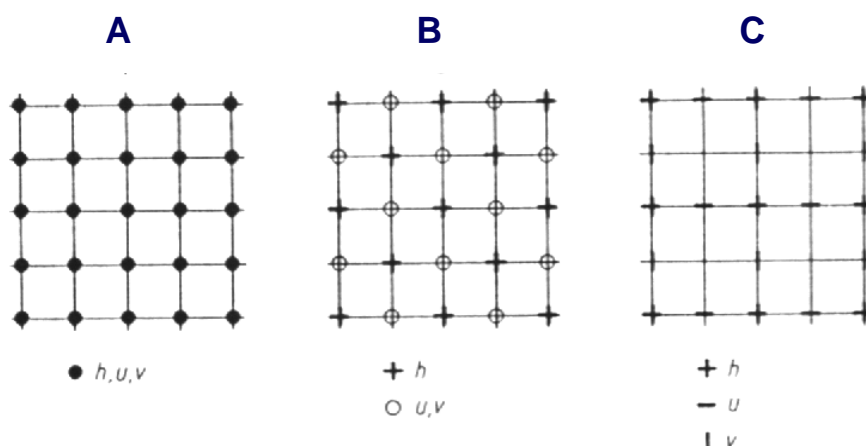
**Figura 1-6** - Exemplo de um modelo 2D. O painel da esquerda mostra um mapa da baía de Sungo na República Popular da China com algumas linhas batimétricas e parte da malha utilizada para representar espacialmente o ecossistema (no canto superior esquerdo). A localização de um ponto no ecossistema é determinada pelas coordenadas (nº de linha, nº de coluna, mostrados no painel da esquerda) do elemento da malha em que o mesmo se insere. O painel da direita mostra a distribuição da concentração de clorofila prevista por um modelo 2D num dado momento. Figuras adaptadas de Duarte et al. (2003).



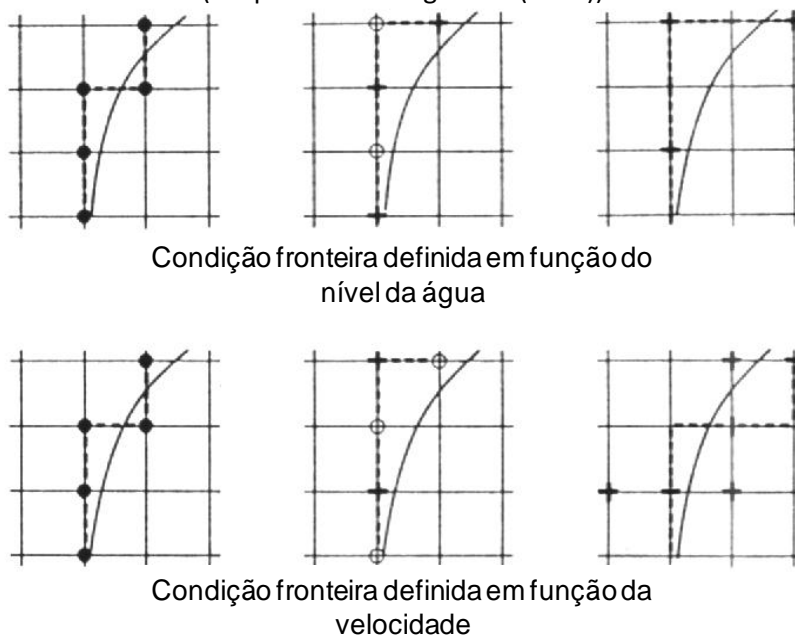
**Figura 1-7** – Exemplo de um modelo 3D. Os painéis superiores mostram os campos de velocidades ao longo de todo o domínio horizontal do modelo a duas profundidades diferentes (camadas verticais 4 e 5). Os painéis inferiores mostram as salinidades nas mesmas camadas.

Nos modelos 1, 2 e 3D é necessário calcular os processos que contribuem para a variação local da concentração de um propriedade (ex: concentração de nitrato), bem como os processos físicos que transportam e misturam essa propriedade tais como a advecção e a difusão turbulenta. Podem utilizar-se diversas malhas computacionais de acordo com a forma como o sistema real é

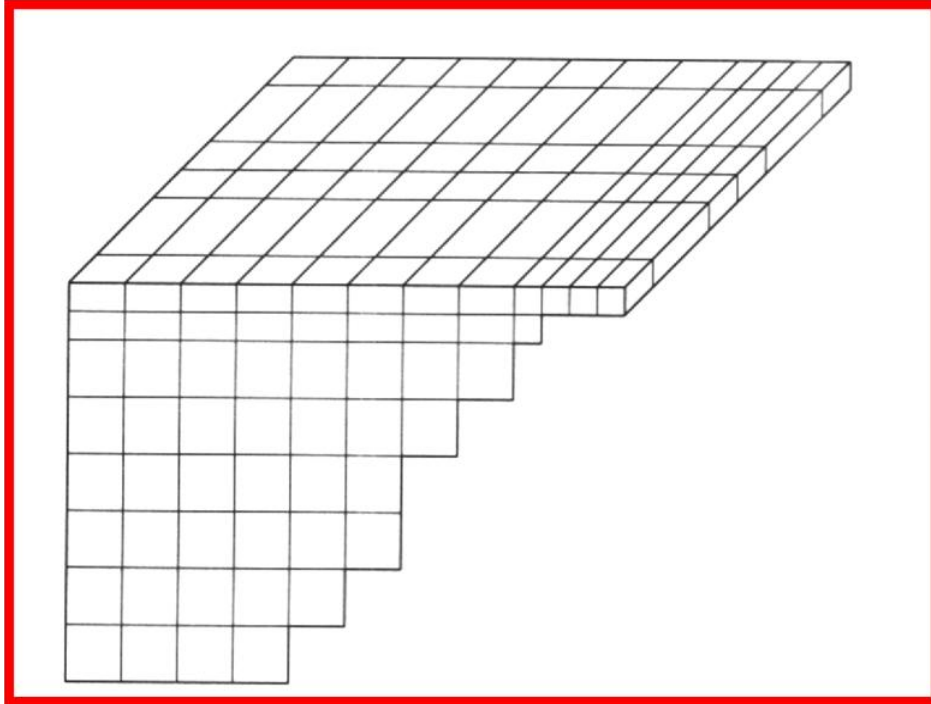
discretizado (Figura 1-6 e Figura 1-8). Assim, importa dispor de um modelo hidrodinâmico que permita calcular os campos de velocidades e a turbulência, possibilitando simular o transporte das propriedades da água. Os modelos hidrodinâmicos podem ser forçados pela elevação do nível da água, devida à maré, nas fronteiras do modelo, pelos campos de velocidades nas fronteiras, etc. A forma como as condições fronteira são tratadas também depende do tipo de malha utilizada (Figura 1-9). A Figura 1-10 e a Figura 1-11 mostram malhas 3D cartesianas e sigma, respectivamente. Na primeira, as camadas verticais têm a mesma espessura ao longo de todo o domínio horizontal. Na segunda, a espessura é directamente proporcional à profundidade para permitir uma melhor resolução vertical nas áreas do domínio em que a profundidade é maior, sem um aumento do número de camadas (Dike, 2001).



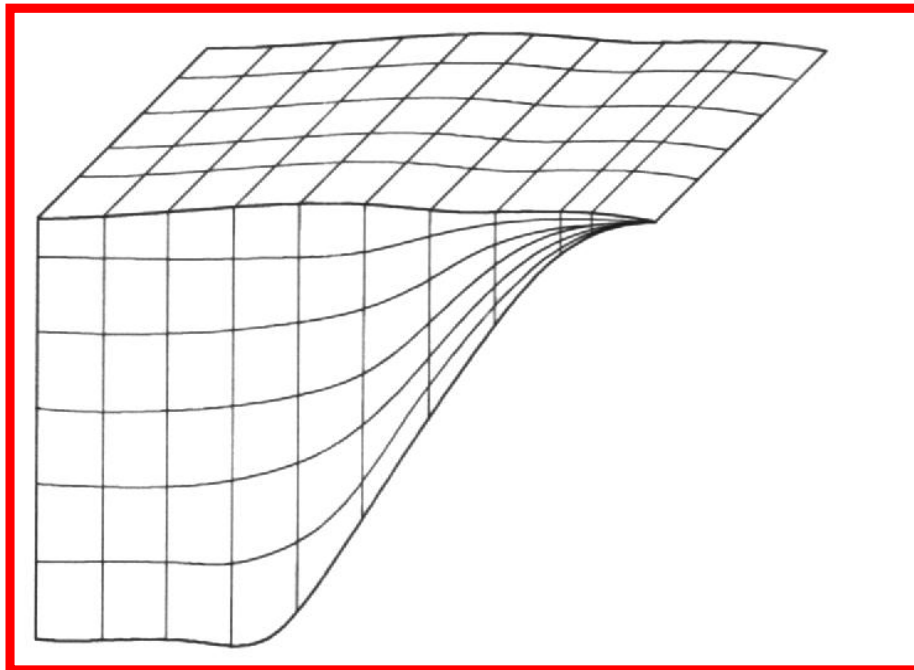
**Figura 1-8** – Malhas de Arakawa.  $h$ ,  $u$  e  $v$  representam a elevação do nível da água, a componente norte-sul e a componente este-oeste da velocidade, respectivamente. Em função da malha escolhida, cada das variáveis referidas é calculada em diferentes pontos da malha. As concentrações de substâncias dissolvidas na água calculam-se nos mesmos pontos em que se calculam as elevações (adaptado de Vreugdenhil (1989)).



**Figura 1-9** – Definição das condições fronteira nas malhas de Arakawa. Em cada imagem, a linha curva indica a fronteira real e a linha a tracejado representa a forma como a fronteira é representada no modelo, sendo os símbolos iguais aos da Figura anterior (adaptado de Vreugdenhil (1989)).



**Figura 1-10** – Exemplo de uma malha cartesiana 3D.



**Figura 1-11** – Exemplo de uma malha sigma 3D.

## 1.5 Níveis de organização

A modelação ecológica abrange diversos níveis de organização da matéria, desde o nível Fisiológico ao nível do Ecossistema (Figura 1-12 e Figura 1-13). A integração de um nível inferior num nível superior pode ser feita através de sub-modelos ou “simplificando” o nível inferior.

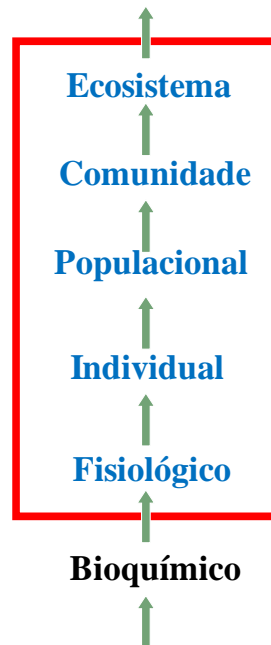


Figura 1-12 – Níveis de organização abrangidos nos modelos ecológicos.

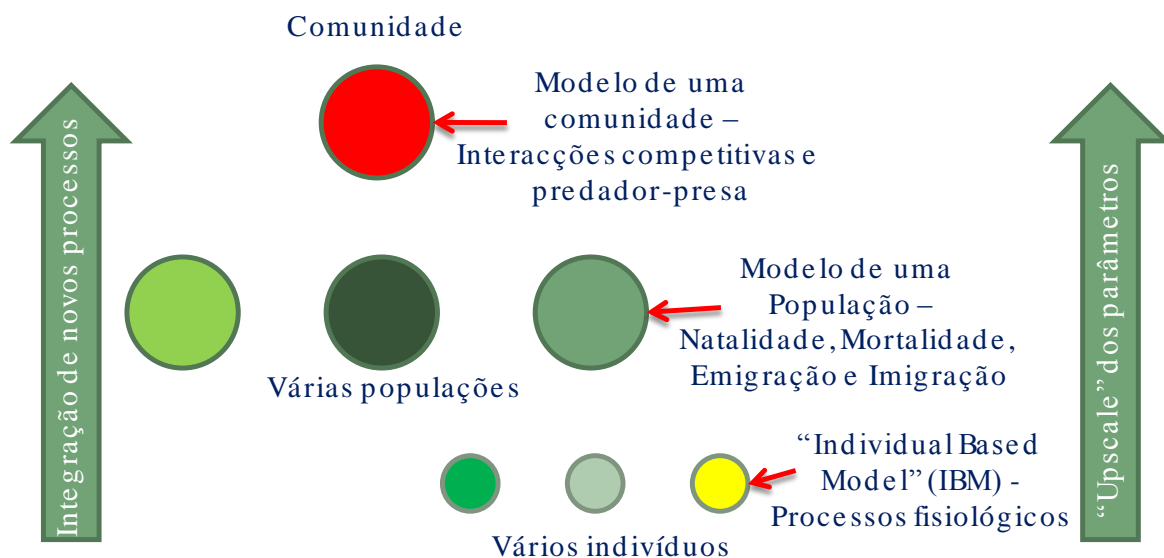


Figura 1-13 – Exemplos de diversos tipos de modelos desde o nível do indivíduo ao nível da comunidade. A passagem de um nível inferior a um superior implica a integração de novos processos. Por exemplo, quando se passa do nível do indivíduo ao nível da população, os processos demográficos passam a ser importantes.

## 1.6 Bibliografia

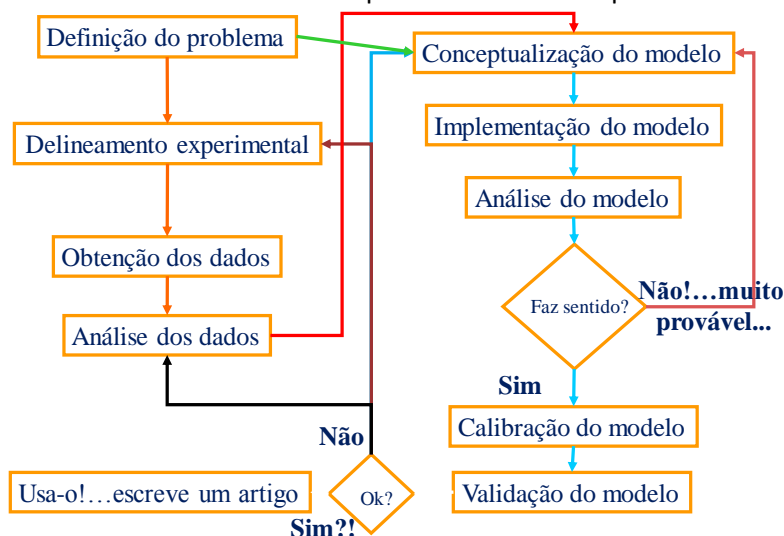
1. Duarte, P., Meneses, R., Hawkins, A.J.S., Zhu, M., Fang, J., Grant, J., 2003. Mathematical modelling to assess the carrying capacity for multi-species culture within coastal water. *Ecological Modelling* 168: 109-143.
2. Dike, P.P.G., 2001. Coastal and shelf sea modelling. Kluwer Academic Publishers.
3. Gonçalves, A., 2008. Modelação hidrodinâmica e da qualidade da água de albufeira de Alqueva. Mestrado em Gestão e Conservação da Natureza - Universidade do Algarve.
4. Hawkins, A.J.S, Duarte, P., Fang, J.G., Pascoe, P.L., Zhang, J.H., Zhang, X.L., Zhu, M.Y., 2002. A functional model of responsive suspensio-feeding and growth in bivalve shellfish, configured and validated for the scallop *Chlamys farreri* during culture in China. *Journal of Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 281: 13-40.
5. Jorgensen, S.E. , Bendoricchio, G., 2001. Fundamentals of ecological modelling. Elsevier Science.
6. Otto, S.P., Day, T., 2007. A biologist's guide to mathematical modelling in ecology and evolution. Princeton University Press.
7. Vreugdenhil, C.B., 1989. Computational hydraulics, An introduction. Springer-Verlag, 183 pp.

## 2 Desenvolvimento de um modelo

Neste capítulo apresenta-se a metodologia geral de desenvolvimento de um modelo, desde a fase de concepção à fase de implementação, dando ênfase às interações entre o trabalho de modelação e o trabalho experimental. Descrevem-se as diferentes abordagens disponíveis para a implementação dos modelos em computador tais como programação por símbolos, estruturada e orientada por objectos. Apresentam-se graficamente modelos muito simples, constituídos por uma só variável de estado. Nesta fase, o significado do grafismo utilizado na construção dos diagramas dos modelos é explicado recorrendo-se à simbologia do software Stella. São exemplificados diversos modelos que ilustram algumas das relações entre variáveis e fluxos mais comuns a todos os modelos ecológicos tais como, retroacções positivas e negativas, para representar processos de aumento exponencial e processos de decaimento de primeira ordem. Estes exemplos são utilizados para ilustrar a sequência de passos de implementação de um modelo descrita no início do capítulo. Para uma revisão de parte importante dos conceitos apresentados neste capítulo consultar Jorgensen & Bendoricchio (2001).

### 2.1 Construindo um modelo passo a passo

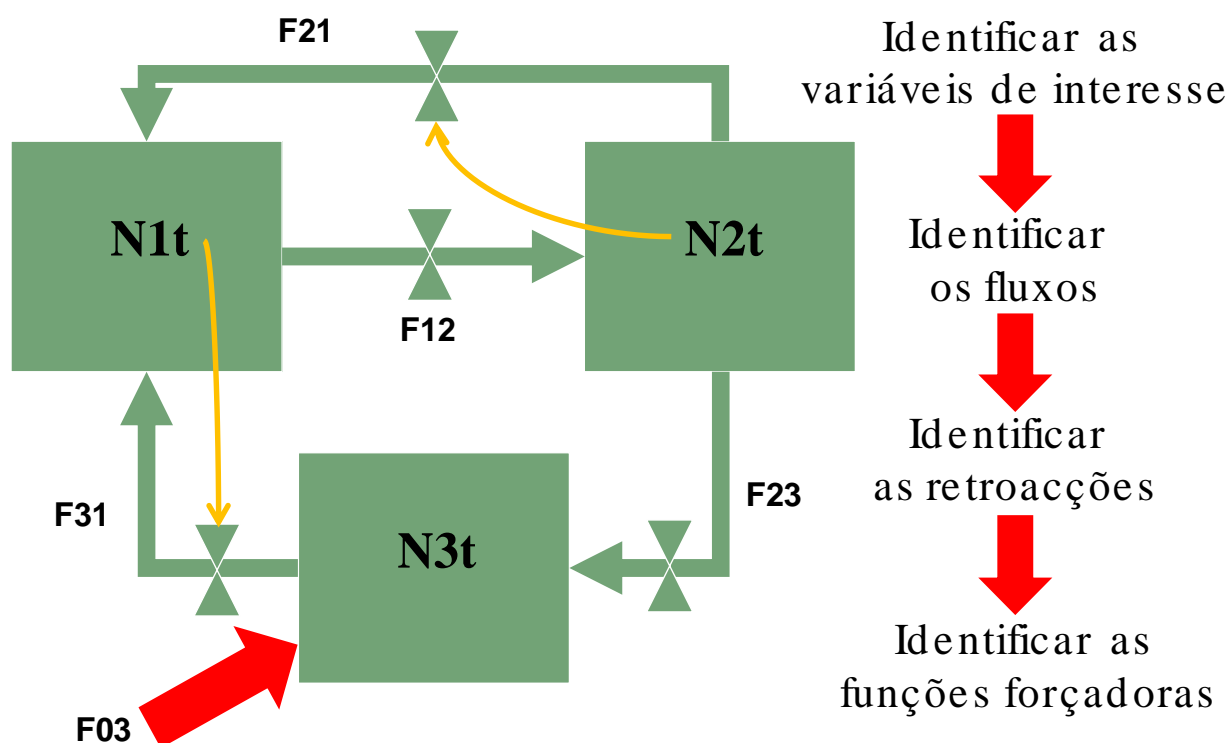
A Figura 2-1 ilustra o processo geral de desenvolvimento de um modelo, desde a fase de conceptualização à fase de validação. Cada uma destas fases será detalhada nos parágrafos seguintes. Importa salientar as interações entre o trabalho experimental e o trabalho de modelação. O primeiro ajuda a compreender as relações das variáveis entre si e com as funções forçadoras e fornece dados que permitem testar os modelos. O segundo sintetiza as referidas relações e integra-as com conhecimentos prévios sobre os sistemas que se pretendem simular, permitindo testar os conceitos desenvolvidos a partir do trabalho experimental.



**Figura 2-1** – Processo geral de desenvolvimento de um modelo, incluindo as interações com o trabalho experimental.

### 2.1.1 Conceptualização do modelo

A conceptualização do modelo consiste na representação gráfica do modelo e na escrita das equações. A conceptualização é a criação do modelo a partir de conceitos conhecidos e dos objectivos para os quais o modelo é necessário. Assim, é necessário seleccionar as variáveis de estado relevantes, identificar as suas interacções e retroacções, ou seja, efeitos das variáveis sobre os fluxos que alteram os seus valores. Importa ainda determinar as funções forçadoras. Uma forma simples de iniciar a conceptualização de um modelo é através de um diagrama de fluxo conforme demonstrado na Figura 2-2. Neste tipo de diagramas, as variáveis são representadas por uma caixa e os fluxos por setas.



**Figura 2-2** – Neste exemplo demonstra-se o diagrama de fluxo de um modelo com três variáveis de estado representadas pela letra N e um número de 1 a 3. O índice t refere-se ao tempo. O diagrama inclui quatro fluxos diferentes identificados pela letra F e dois algarismos correspondentes à variável “dadora” e à variável “receptora”. As setas amarelas correspondem a retroacções. A seta vermelha identificada por F03 corresponde a um fluxo do exterior para a variável 3, ou seja, a uma função forçadora.

O passo seguinte na conceptualização é a escrita das equações gerais, ou seja, dos “balanços” para cada variável. No caso apresentado na Figura 2-2 estas escrevem-se da seguinte forma:

**Equação 2-1**

$$\frac{dN1}{dt} = F31 - F12 + F21$$

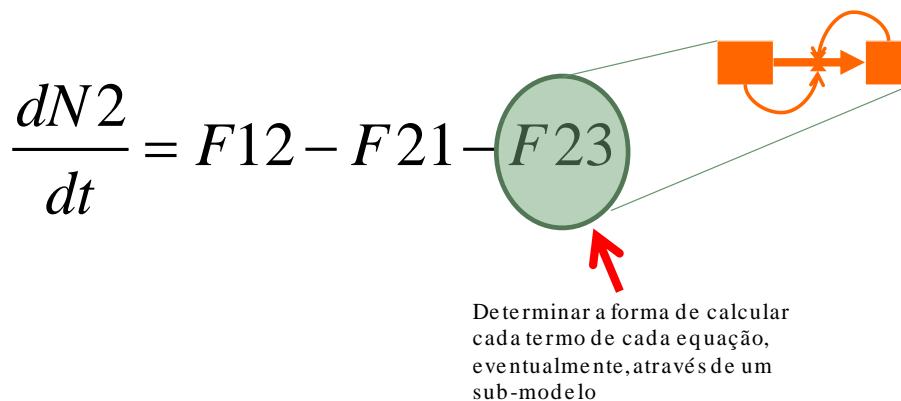
Equação 2-2

$$\frac{dN_2}{dt} = F_{12} - F_{21} - F_{23}$$

Equação 2-3

$$\frac{dN_3}{dt} = F_{03} + F_{23} - F_{31}$$

A escrita destas equações é um processo relativamente simples, logo que se conheçam as variáveis de estado e os fluxos que as alteram. Por vezes, um dos aspectos mais complicados é o cálculo dos fluxos, ou seja, das parcelas do lado direito das equações anteriores. Para tal pode recorrer-se à implementação de sub-modelos (Figura 2-3).



**Figura 2-3** – Os fluxos, ou seja, as parcelas de cada das equações que descrevem o balanço de cada variável, podem ser tratados como constantes, ou como funções mais ou menos complexas de outras variáveis, fluxos ou funções forçadoras. Por vezes, criam-se sub-modelos (modelos “aninhados” em modelos maiores) para calcular alguns dos referidos fluxos.

Importa salientar que só faz sentido descrever as variáveis através de equações diferenciais quando os processos simulados são contínuos no tempo.

*Obtenção de soluções para as equações gerais*

As soluções podem ser analíticas, ou numéricas (mais frequentes). As soluções numéricas não são exactas, pois implicam tratar as equações diferenciais como equações às diferenças e resolver estas algebricamente (ver exemplos no final do capítulo). Na generalidade dos modelos utilizados em Ecologia, as soluções analíticas são desconhecidas ou impossíveis de obter quando, por exemplo, dependem de funções forçadoras que não são descritas por nenhuma função matemática contínua e conhecida.

Como exemplo, veja-se a equação que descreve um decaimento de primeira ordem de uma variável  $C$  em ordem ao tempo ( $t$ ) e a respectiva solução analítica:

Equação 2-4

$$\frac{dC}{dt} = -kC \Leftrightarrow \frac{dC}{C} = -kdt \Leftrightarrow$$
$$\int_{C=C_i}^{C=C_f} \frac{dC}{C} = -k \int_{t=0}^t dt \Leftrightarrow \ln\left(\frac{C_f}{C_i}\right) = -kt \Leftrightarrow$$
$$C_f = C_i \exp(-kt)$$

Veja-se agora solução numérica:

Equação 2-5

$$\frac{\Delta C}{\Delta t} = -kC \Leftrightarrow \frac{C_f - C_i}{\Delta t} = -kC \Leftrightarrow$$
$$C_f = C_i - kC\Delta t$$

Na Figura 2-4 apresenta-se a solução analítica e soluções numéricas obtidas com diferentes valores do passo de cálculo  $\Delta t$ . Conforme se pode verificar, à medida que o  $\Delta t$  diminui, a solução numérica converge para a analítica.

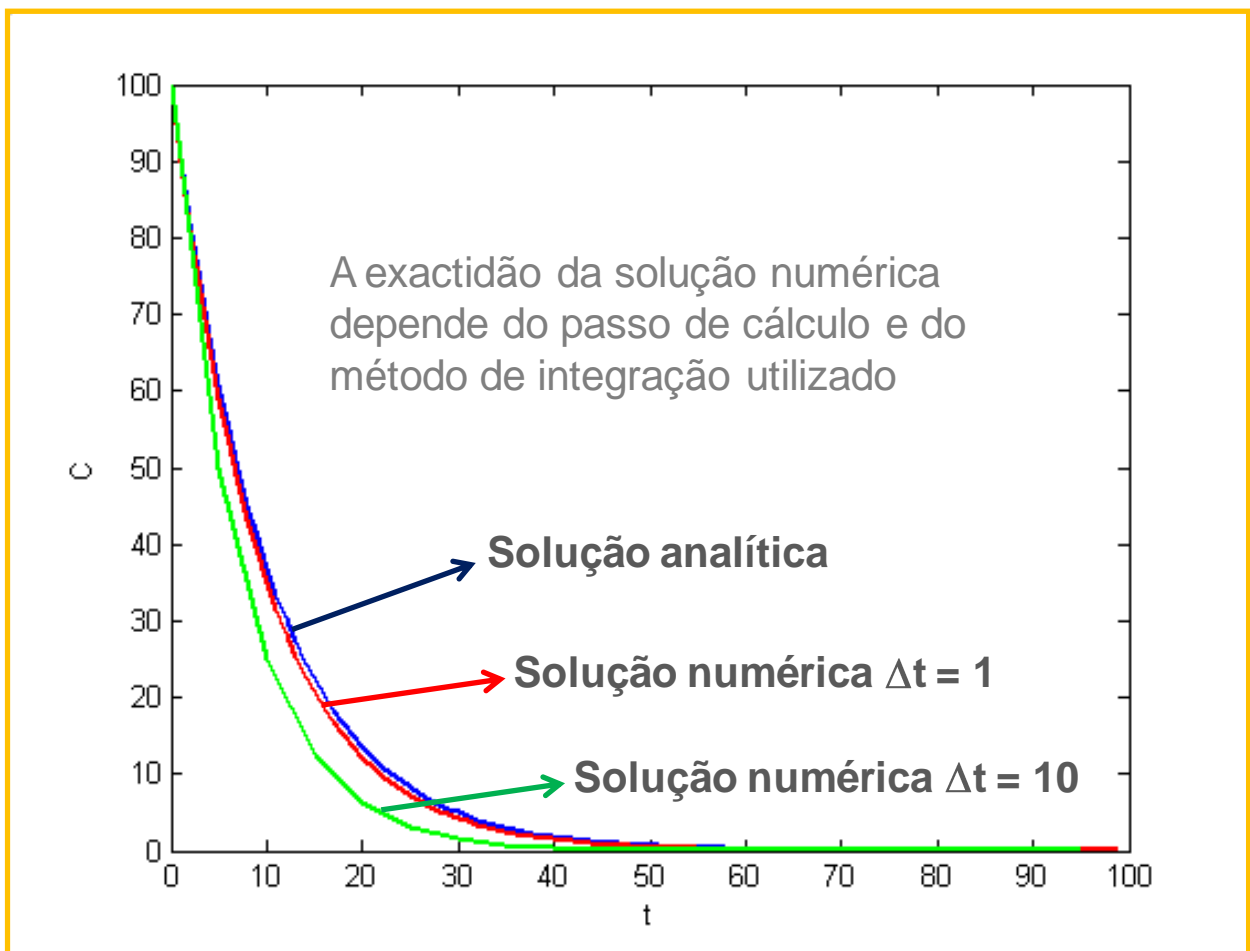


Figura 2-4 – Solução analítica da equação que descreve o decaimento de primeira ordem e soluções numéricas para diversos valores do passo de cálculo.

A resolução numérica das equações em ordem ao tempo implica a divisão do mesmo em intervalos discretos  $\Delta t$ . A resolução apresentada no exemplo anterior é explícita, pois o valor futuro da variável é determinado a partir de fluxos baseados no valor passado da mesma. Nos métodos implícitos, os valores futuros são determinados a partir de fluxos baseados nos valores futuros da variável. Estes métodos só podem ser aplicados quando se consegue escrever um sistema de  $n$  equações a  $n$  incógnitas. Os métodos implícitos são mais estáveis do que os explícitos, permitindo a utilização de passos de cálculos maiores. Há ainda métodos semi-implícitos, que se baseiam em soluções explícitas e em soluções implícitas. Em síntese:

- 1) Métodos explícitos  $\Rightarrow X^{t+\Delta t} = f(X^t)$
- 2) Métodos implícitos  $\Rightarrow X^{t+\Delta t} = f(X^{t+\Delta t})$
- 3) Métodos semi-implícitos  $\Rightarrow X^{t+\Delta t} = f(X^t, X^{t+\Delta t})$

Nos modelos 1-, 2- e 3D, as equações têm de ser resolvidas em ordem ao espaço, dividido também em intervalos discretos. O espaço pode ser discretizado de diversas formas tais como quadrados (modelos 1D e 2D) e cubos (modelos 3D) (Figura 1-8 e Figura 1-10). Uma das abordagens mais simples consiste em utilizar o método das diferenças finitas. Quando se simula o transporte de uma variável entre dois compartimentos podem utilizar-se métodos “upwind”, “downwind” e baseados em diferenças centrais (Figura 2-5). Qualquer destes métodos constitui uma aproximação, sendo os mais usuais os dois primeiros. Por exemplo, imagine-se que se pretende calcular o transporte advectivo da variável  $X$  entre dois compartimentos de um modelo (da esquerda para a direita) tal como demonstrado na Figura 2-5. O pressuposto é de que a concentração da variável é homogénea dentro de cada compartimento. No entanto, a realidade é um pouco diferente. Havendo um fluxo de água do compartimento da esquerda para o da direita, o valor de  $X$  na água que entra no compartimento da direita tende a ser diferente do valor de  $X$  no compartimento dador e no compartimento receptor, pois há mistura entre os dois compartimentos. No caso do método “upwind” assume-se que o referido valor é igual ao do compartimento dador. No caso do método das diferenças centrais assume-se a média do compartimento dador e do compartimento receptor.

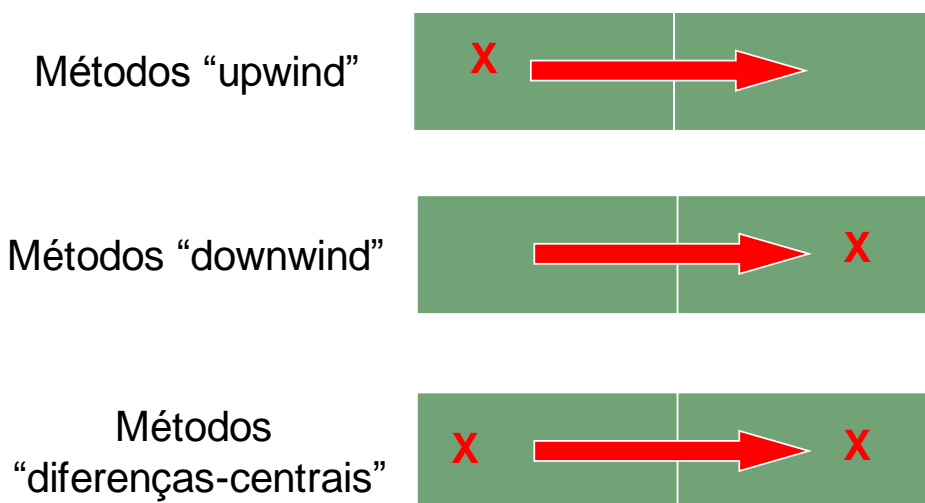


Figura 2-5 – Métodos de discretização espacial.

## 2.1.2 Implementação do modelo

Depois de concebidos, os modelos têm de ser implementados em computador de algum modo que permita o rápido processamento das simulações. A implementação pode ser baseada em software existente, especialmente desenhado para a criação de modelos, e pode ser baseada na escrita de parte ou de todo o software necessário.

### 2.1.2.1 Programação simbólica

Esta é a forma mais simples de implementar modelos. Neste tipo de implementação, não é necessário conhecer linguagens de programação, pois o software tem as ferramentas necessárias à definição de variáveis de estado, fluxos, retroações, funções forçadoras e à introdução de equações e criação de sub-modelos. O modelador pode concentrar-se nos pormenores do modelo e preocupar-se menos com os erros de programação. Além disso, é muito fácil envolver pessoas menos informadas sobre os aspectos técnicos da modelação, porque o grafismo do software é, geralmente, bastante intuitivo. Há diversos softwares deste tipo: Stella (Figura 2-6), Powersim, Vensim, Simulink, etc. Para diversos exemplos de aplicação do Stella ver Jorensen & Bendoricchio (2001). As principais desvantagens destes modelos são a complexidade gráfica decorrente da implementação de modelos muito complexos e a dificuldade em resolver modelos com dimensões espaciais, integrar outros modelos e implementar métodos implícitos. Em síntese, este tipo de software é especialmente indicado para modelos zero dimensionais, tais como, modelos fisiológicos, modelos de processos industriais (ex: cadeias de montagem) - de uma forma geral, modelos que não necessitem de grelhas espaciais.

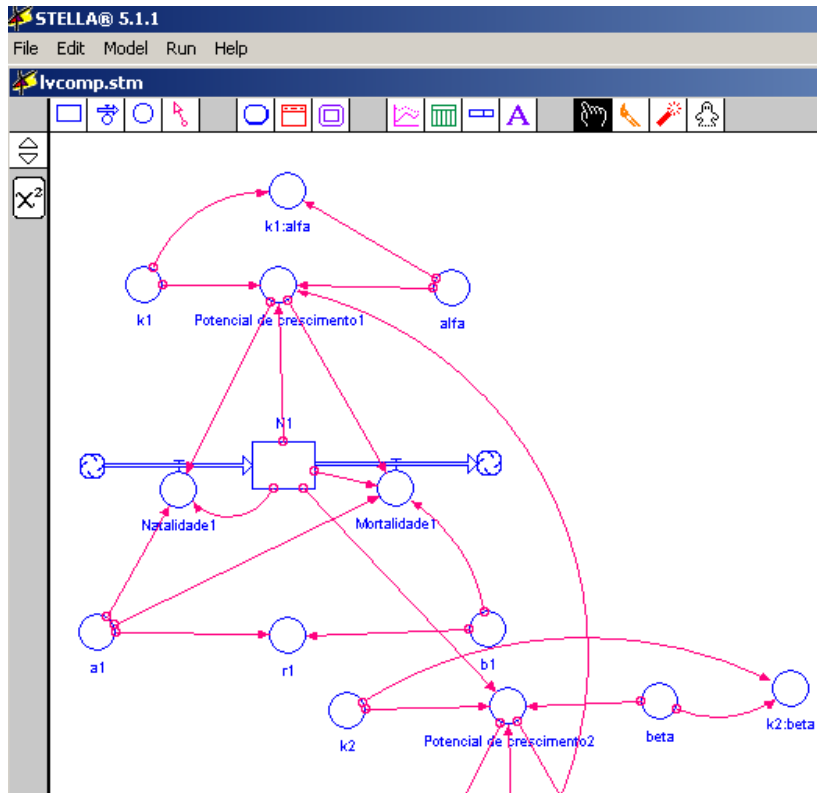


Figura 2-6 – Exemplo de um modelo implementado em Stella.

### 2.1.2.2 Programação estruturada

A programação estruturada requer conhecimentos de alguma linguagem de programação como Basic, Fortran, C, etc. É adequada para implementar modelos de elevada complexidade. Um software típico terá um programa principal que controla o fluxo de dados e invoca subrotinas para cálculos e operações específicos (Figura 2-7). As subrotinas podem facilmente ser reutilizadas por outros modelos. As variáveis de estado são representadas através de matrizes que permitem uma fácil representação espacial das mesmas em grelhas de cálculo 1, 2 ou 3D. As principais desvantagens desta abordagem são a necessidade de programar, a maior dificuldade na detecção e correcção de erros e de trabalhar em equipa. Um exemplo deste tipo de software, desenvolvido para simular ecossistemas marinhos é o COHERENS (Luyten et al., 1999).

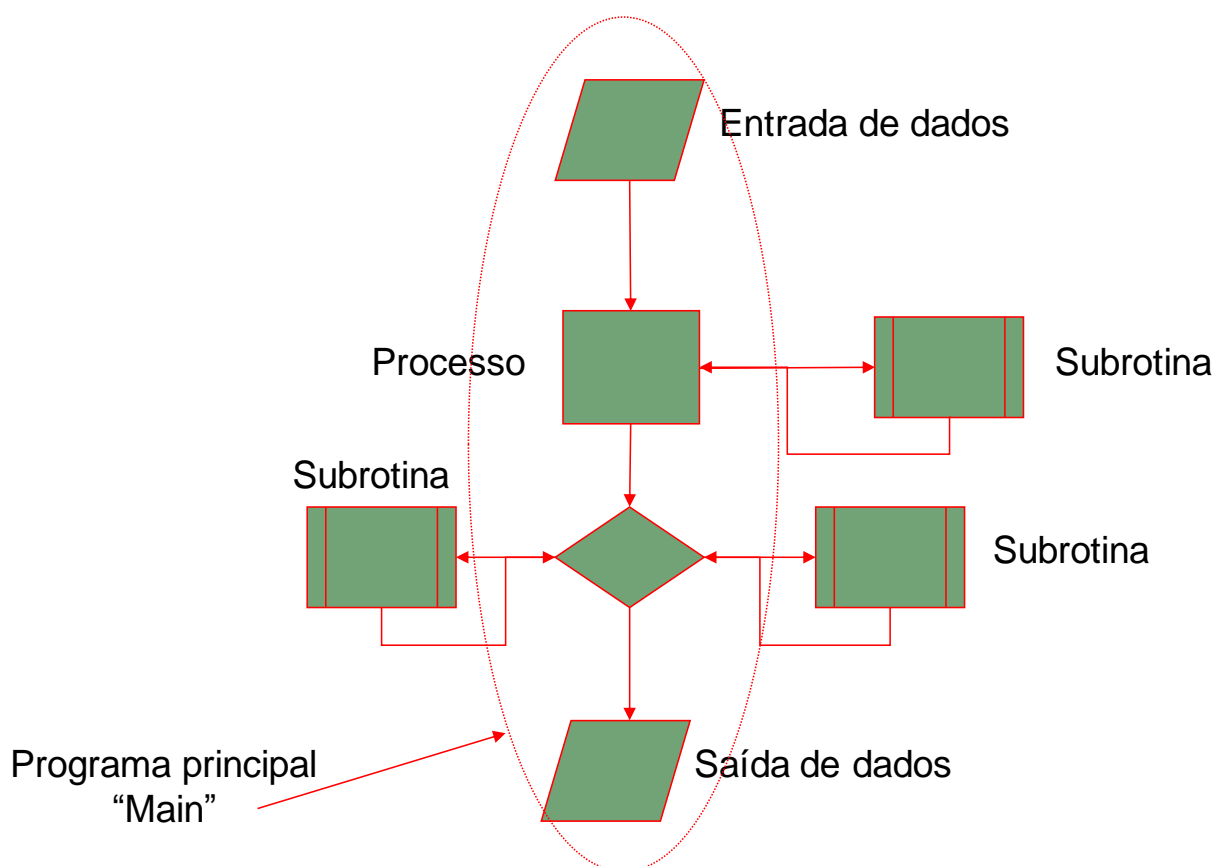
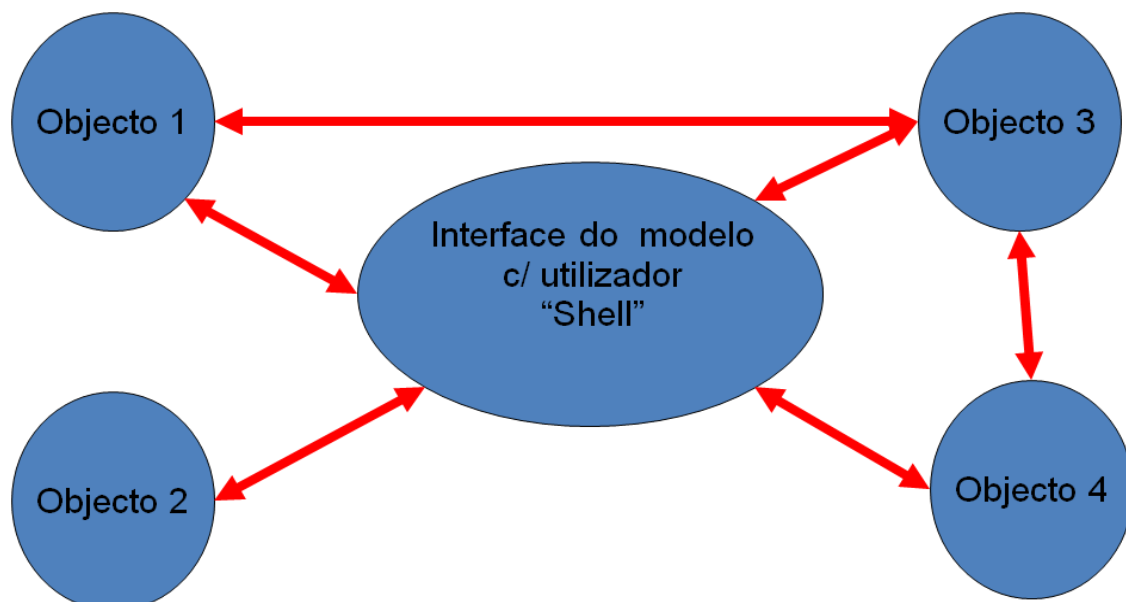


Figura 2-7 – Diagrama de um programa implementado segundo uma lógica de programação estruturada.

### 2.1.2.3 Programação orientada por objectos

Tal como no caso anterior, a programação orientada por objectos requer conhecimentos de programação (por exemplo em C++) e permite implementar modelos de elevada complexidade. Os objectos são software que pode ser utilizado para representar diversas entidades de um ecossistema, por exemplo, o fitoplâncton ou o zooplâncton e têm diversas propriedades interessantes: encapsulação de dados e funções, hereditariedade e polimorfismo. A primeira

propriedade permite que os objectos contêm dados e funções (análogas a subrotinas) para efectuar cálculos. A hereditariedade permite criar objectos que herdam todas as funções e variáveis de outros objectos seus ascendentes. Assim, por exemplo, depois de criado um objecto fitoplâncton genérico para um dado ecossistema, capaz de simular os processos comuns a estes organismos (ex: fotossíntese, respiração, etc.) é possível criar diversos descendentes para representar diferentes grupos, por exemplo, micro-, nano- e picoplâncton. Os descendentes só terão de incluir código para simular aspectos que lhes sejam específicos, herdando tudo o resto do ascendente comum. O polimorfismo permite que sejam criados diversos objectos com nomes diferentes durante uma simulação e que podem ser iguais entre si na funcionalidade mas diferir nalguns dados. Por exemplo, imagine-se que se pretende simular diferentes espécies de microplâncton, sendo que cada uma tem parâmetros fisiológicos diferentes. Através do polimorfismo, pode-se replicar um objecto com nomes diferentes e, aquando da criação de cada réplica, atribuir-lhe valores diferentes para os parâmetros relevantes.



**Figura 2-8** - Diagrama de um programa implementado segundo uma lógica de programação orientada por objectos.

Importa não confundir objectos com subrotinas. Estas são desenvolvidas, normalmente, para um cálculo específico e cada vez que se acede uma subrotina as suas variáveis têm de ser inicializadas. Os objectos podem incluir muitas subrotinas e muitos cálculos específicos. Pode usar-se o objecto na sua totalidade, ou somente parte das suas subrotinas. As variáveis de um objecto são inicializadas durante a construção do mesmo e o seu valor é guardado até ao final da execução do programa. Os objectos comunicam entre si e com a “shell”(Figura 2-8). Assim, por exemplo, um objecto zooplâncton pode “perguntar” ao fitoplâncton qual a sua biomassa para calcular quanto alimento pode consumir.

A programação orientada por objectos foi introduzida na Ecologia por Silvert (1993). O EcoWin (Ferreira, 1995) foi talvez o primeiro software orientado por objectos a ser utilizado de forma “regular” para simular diversos ecossistemas costeiros. O EcoDynamo foi concebido segundo a mesma metodologia de programação e inclui processos hidrodinâmicos e biogeoquímicos (Pereira et al., 2006).

### 2.1.3 Verificação da lógica do modelo e respectivas propriedades

Um dos passos de verificação de um modelo consiste em determinar se existe um comportamento coerente com as hipóteses em que foi baseado. Se os resultados do modelo forem inconsistentes com as hipóteses referidas, tal pode dever-se a erros na escrita das equações, na implementação do modelo ou a aspectos dinâmicos que não tinham sido devidamente considerados quando se formularam as hipóteses. Por exemplo, no caso concreto da relação predador-presa, será expectável que a abundância da presa se correlacione inversamente com a abundância do predador. Se tal não acontecer, pode ter havido um erro na escrita de uma das equações (por exemplo, uma troca de sinal), ou na implementação das mesmas no software. No entanto, num modelo mais complexo, que envolva outras variáveis que influenciam a presa e o predador, a explicação pode residir noutras interações cuja importância não tenha sido prevista. Por exemplo, pode acontecer que haja outra variável que tenha uma influência positiva na abundância da presa muito superior, em valor absoluto, à influência do predador e que esteja correlacionada positivamente com a abundância do mesmo.

### 2.1.4 Análise de sensibilidade

A análise de sensibilidade consiste na estimativa do efeito da variação de variáveis e parâmetros noutras variáveis. Matematicamente, corresponde a derivar as variáveis que sofrem o efeito em relação a outras variáveis ou parâmetros. É útil fazer uma análise de sensibilidade de cada variável a todos os parâmetros, pois os resultados obtidos podem revelar quais os parâmetros mais influentes nas previsões do modelo e que deverão ser objecto de estudos experimentais mais detalhados.

### 2.1.5 Calibração

A calibração consiste no ajuste dos parâmetros do modelo de modo a aproximar as suas previsões a um conjunto de observações. O ajuste pode ser baseado numa avaliação estatística dos resultados. Por exemplo, comparação dos resultados previstos com os observados através de regressões lineares Modelo II para testar as seguintes hipóteses:

- i. A ordenada na origem não difere significativamente de zero
- ii. O declive não difere significativamente de um

### 2.1.6 Validação

Avaliação do desempenho do modelo face a um conjunto de dados não utilizado na calibração. A quantificação da qualidade das previsões pode ser efectuada conforme descrito para a calibração, embora existam diversos métodos de avaliação da qualidade das previsões dos modelos (Legates and McCabe, 1999).

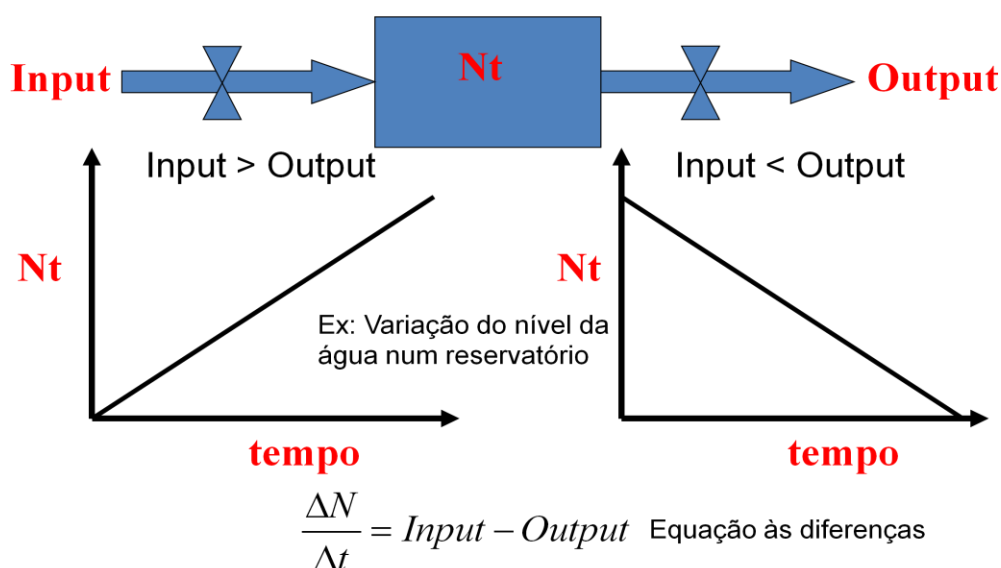
## 2.2 Exemplos de modelos

Nas páginas seguintes são apresentados diversos exemplos de modelos, de utilização muito generalizada. Podem ser utilizados por si só ou como submodelos de modelos mais complexos. Para

cada exemplo são apresentadas: (i) as equações correspondentes; (ii) uma versão da implementação das mesmas em Stella e (iii) outra versão em MatLab. As equações podem ser apresentadas na forma de equação diferencial, equação às diferenças e equação recursiva (Otto & Day, 2006). A versão em Stella exemplifica uma implementação com utilização de um software específico para modelação, recorrendo sobretudo a símbolos. A versão em MatLab implica algum conhecimento de programação e de utilização do MatLab. Os ficheiros em Stella e MatLab podem ser acedidos a partir da plataforma de ensino à distância e utilizados para reproduzir os gráficos apresentados ou realizar outro tipo de experiências com os diversos modelos. A compreensão plena dos exemplos apresentados pode implicar a consulta dos manuais de utilização do Stella e/ou do MatLab.

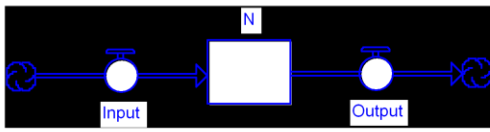
### 2.2.1 Sistema sem retroacções

Neste sistema, os fluxos não são influenciados pelas variáveis de estado. Um exemplo de tal sistema poderá ser a variação do nível da água num reservatório em que a entrada e saída da mesma são controladas por torneiras. Se a entrada for superior à saída o nível aumenta linearmente com o tempo, acontecendo o contrário quando a entrada for inferior à saída (Figura 2-9).



**Figura 2-9** – Diagrama de um sistema sem retroacções, gráficos da variável de estado em ordem ao tempo e equação que descreve o sistema.

### Implementação em Stella de um sistema sem retroacções



$N(t) = N(t - dt) + (\text{Input} - \text{Output}) * dt$  } Equação recursiva  
 INIT N = 1  
 INFLOWS:  
 Input = 2  
 OUTFLOWS:  
 Output = 1

### Implementação em MatLab de um sistema sem retroacções

Este exemplo é baseado na função “SemRetroAccoes” que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e o valor inicial de n:

```
function ndot = SemRetroAccoes(t,n)
global input output;
ndot(1,1) = input-output;
```

Esta função utiliza 2 parâmetros que devem ser definidos como globais a partir da linha de comando do MatLab e inicializados com os valores que se pretendem testar. A partir dos referidos parâmetros, a função calcula a derivada de n para cada momento de tempo. A integração da derivada e cálculos dos valores de n é efectuada por um dos métodos disponíveis no MatLab (ex: ode45). Para tal, executa-se a seguinte instrução a partir da linha de comando do MatLab:

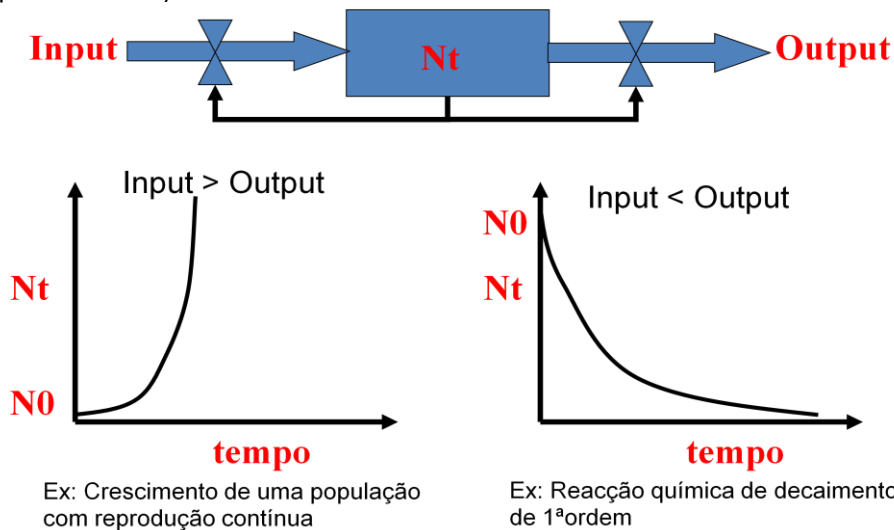
```
>> [time,N] = ode45('SemRetroAccoes',[0 100],1);
```

Neste exemplo, a função “SemRetroAccoes” é invocada para valores de t entre 0 e 100, sendo o valor inicial de N igual a um. As variáveis “time” e “N” armazenam os valores do tempo e os resultados da função, respectivamente.

**Software: SistemaSemRetroacções.stm e SemRetroAccoes.m**

### 2.2.2 Sistema com retroacções

Neste sistema, os fluxos são função das variáveis de estado. Um exemplo de tal sistema poderá ser a variação do efectivo de uma população, em que a natalidade e a mortalidade são proporcionais ao número de indivíduos existentes na população. Outro exemplo pode ser um processo químico de primeira ordem em que a velocidade de reacção é proporcional à concentração de uma substância (Figura 2-10, Equação 2-6 e Equação 2-7, correspondentes à equação diferencial e à sua solução analítica, respectivamente).



**Figura 2-10** – Diagrama de um sistema com retroacções e gráficos da variável de estado em ordem ao tempo.

Equação 2-6

$$\frac{dN}{dt} = \text{Input} - \text{Output} \quad \text{Equação diferencial}$$

$$\text{Input} = f(N_t) = aN_t$$

$$\text{Output} = f(N_t) = bN_t$$

$$\frac{dN}{dt} = aN_t - bN_t = (a - b)N_t$$

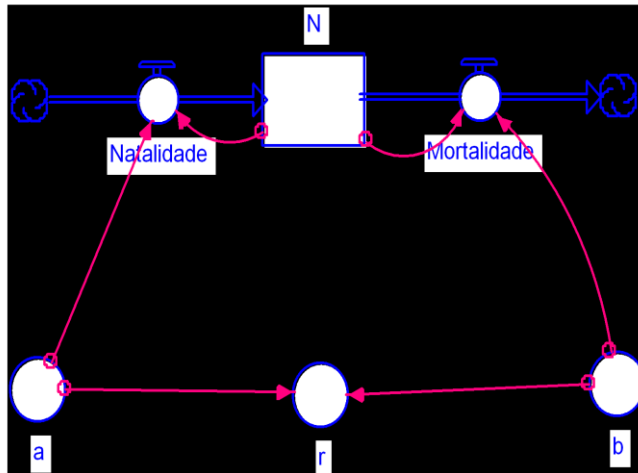
Equação 2-7

$$\frac{dN}{N_t} = a - b \quad dt \Leftrightarrow \int_{N_i}^{N_f} \frac{dN}{N_t} = a - b \int_{t=i}^{t=f} dt \Leftrightarrow$$

$$\ln \left| \frac{N_f}{N_i} \right| = a - b \quad \Delta t \Leftrightarrow$$

$$N_f = N_i \exp \left[ \underbrace{a - b}_{[\# \#^{-1} T^{-1} = T^{-1}]} \underbrace{\Delta t}_{[T]} \right] \quad \text{Modelo exponencial}$$

Implementação em Stella de um sistema com retroacções (modelo exponencial de crescimento populacional)



$$N(t) = N(t - dt) + (\text{Natalidade} - \text{Mortalidade}) * dt \quad \left. \begin{array}{l} \text{Equação} \\ \text{recursiva} \end{array} \right\}$$

INIT N = 1

INFLOWS:  
Natalidade = a\*N

OUTFLOWS:  
Mortalidade = b\*N

a = 1.5 {Taxa intrínseca de natalidade (t-1)}

b = 1 {Taxa intrínseca de mortalidade (t-1)}

r = a-b {Taxa intrínseca de crescimento (t-1)}

## Implementação em MatLab do modelo exponencial de crescimento populacional

Este exemplo é baseado na função “ModeloExponencial” que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e o valor inicial de n:

```
function ndot = ModeloExponencial(t,n)
global a b;
ndot(1,1) = (a-b)*n;
```

Esta função utiliza 2 parâmetros (a e b) que devem ser definidos como globais a partir da linha de comando do MatLab e inicializados com os valores que se pretendem testar. A partir dos referidos parâmetros, a função calcula a derivada de n para cada momento de tempo. A integração da derivada e cálculos dos valores de n é efectuada por um dos métodos disponíveis no MatLab (ex: ode45). Para tal, executa-se a seguinte instrução a partir da linha de comando do MatLab:

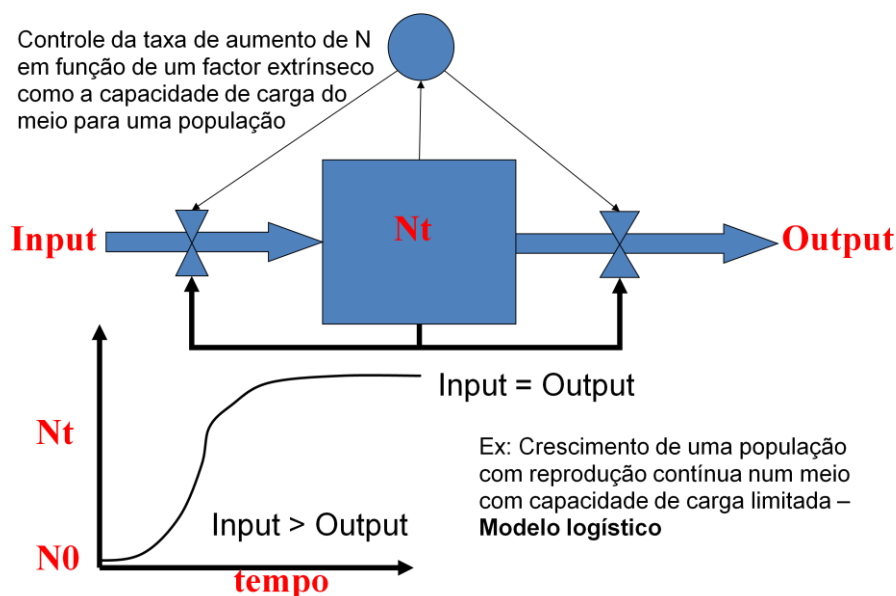
```
>>[time,N] = ode45('ModeloExponencial',[0 100],1);
```

Neste exemplo, a função “ModeloExponencial” é invocada para valores de t entre 0 e 100, sendo o valor inicial de abundância da população igual a um. As variáveis “time” e “N” armazenam os valores do tempo e da abundância, podendo ser utilizados para reproduzir os gráficos anteriores.

**Software: ModeloExponencial.stm e ModeloExponencial.m**

### 2.2.3 Sistema com retroacções e controle externo

Neste sistema, os fluxos são função das variáveis de estado e de um factor externo. Um exemplo de tal sistema poderá ser a variação do efectivo de uma população, em que a natalidade e a mortalidade são proporcionais ao número de indivíduos existentes na população e condicionadas pela capacidade de carga do meio (K) (Figura 2-11 – Diagrama de um sistema com retroacções e controle externo e gráfico de variação da variável de estado em ordem ao tempo.).



**Figura 2-11** – Diagrama de um sistema com retroacções e controle externo e gráfico de variação da variável de estado em ordem ao tempo.

Equação 2-8

$$\frac{dN}{dt} = (a - b) N_t \left( \frac{K - N}{K} \right) \quad \text{Modelo logístico Equação diferencial}$$

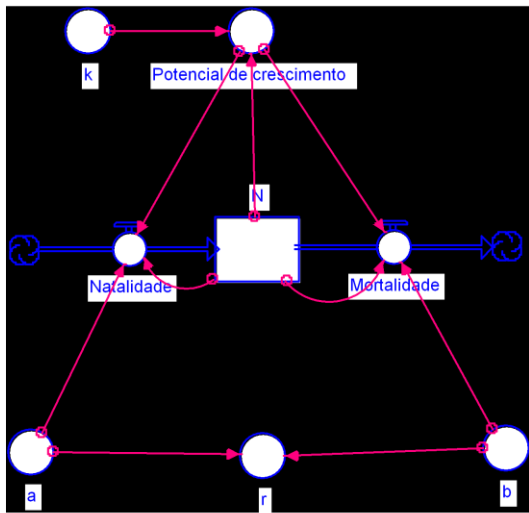
$$\frac{dN}{N_t \left( \frac{K - N}{K} \right)} = (a - b) dt \Leftrightarrow$$

$$\int_{N_i}^{N_f} \frac{dN}{N_t \left( \frac{K - N}{K} \right)} = (a - b) \int_{t=ti}^{t=tf} dt \Leftrightarrow$$

Equação 2-9

$$N = \frac{K}{1 + \exp \left( -(a - b)t + \ln \left( \frac{K - N_0}{N_0} \right) \right)}$$

**Implementação em Stella de um sistema com retroações e controle externo (modelo logístico de crescimento populacional)**



$$N(t) = N(t - dt) + (Natalidade - Mortalidade) * dt$$

Equação recursiva

INIT N = 10

INFLOWS:

Natalidade = if Potencial\_de\_crescimento > 0 then  
a\*N\*Potencial\_de\_crescimento

Else 0

OUTFLOWS:

Mortalidade = if Potencial\_de\_crescimento > 0 then  
b\*N\*Potencial\_de\_crescimento

else

-1\*b\*N\*Potencial\_de\_crescimento

a = 1.5 {Taxa intrínseca de natalidade (t-1)}

b = 1 {Taxa intrínseca de mortalidade (t-1)}

k = 100 {Capacidade de carga do meio}

Potencial\_de\_crescimento = (k-N)/k

r = a-b {Taxa intrínseca de crescimento (t-1)}

Software: ModeloLogistico.STM

## Implementação em MatLab do modelo logístico de crescimento populacional

Este exemplo é baseado na função “ModeloLogistico” que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e o valor inicial de n:

```
function ndot = ModeloLogistico(t,n)
global a b k;
ndot(1,1) = (a-b)*n*(k-n)/k;
```

Esta função utiliza 3 parâmetros (a, b e k) que devem ser definidos como globais a partir da linha de comando do MatLab e inicializados com os valores que se pretendem testar. A partir dos referidos parâmetros, a função calcula a derivada de n para cada momento de tempo. A integração da derivada e cálculos dos valores de n é efectuada por um dos métodos disponíveis no MatLab (ex: ode45). Para tal, executa-se a seguinte instrução a partir da linha de comando do MatLab:

```
>>[time,N] = ode45('ModeloLogistico',[0 100],1);
```

Neste exemplo, a função “ModeloLogistico” é invocada para valores de t entre 0 e 100, sendo o valor inicial de abundância da população igual a um. As variáveis “time” e “N” armazenam os valores do tempo e de abundância, podendo ser utilizados para produzir os gráficos anteriores.

Software: ModeloLogistico.m

### 2.2.4 Reactor bem misturado

Neste caso, há um fluxo de entrada representado por uma “carga”, ou seja, o produto de um caudal por uma concentração, e um fluxo de saída. Assume-se que a concentração de saída é igual à do reactor dado ser este “perfeitamente” misturado. Este modelo pode ser resolvido analítica e numericamente conforme se demonstra em baixo para uma substância conservativa e, de seguida, para uma substância não conservativa. Este exemplo é aproveitado para ilustrar a importância do passo de cálculo para garantir a exactidão da solução numérica face à solução analítica (Equação 2-10 - Equação 2-13, onde se apresentam as soluções analítica e numérica e Figura 2-12-Figura 2-13).

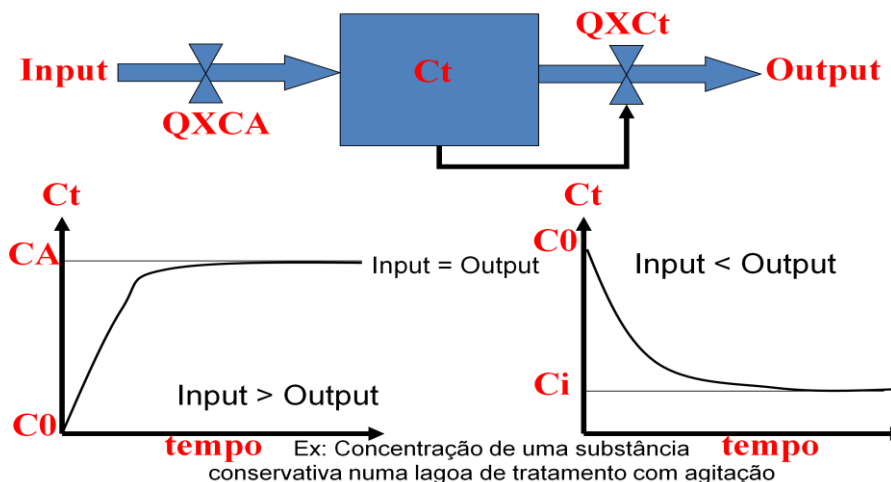


Figura 2-12 – Diagrama de um reactor bem misturado e gráficos de variação do valor da variável de estado em ordem ao tempo (solução analítica – ver abaixo).

## Resolução analítica

### Equação 2-10

$$\begin{aligned} \frac{dc}{dt} &= \frac{Q}{V} (C_A - C) \Leftrightarrow \\ \int_{C^t}^{C^{t+\Delta t}} \frac{dc}{C_A - C} &= \frac{Q}{V} \int_t^{t+\Delta t} dt \\ T &= C_A - C \\ dT &= -dc \\ dT &= -dc \\ - \int_{T=T_i}^{T=T_f} \frac{dT}{T} &= \frac{Q}{V} \int_t^{t+\Delta t} dt \Leftrightarrow - \ln|T_f| - \ln|T_i| = \frac{Q\Delta t}{V} \Leftrightarrow \\ - \ln|C_A - C^{t+\Delta t}| - \ln|C_A - C^t| &= \frac{Q\Delta t}{V} \Leftrightarrow \ln|C_A - C^{t+\Delta t}| - \ln|C_A - C^t| = -\frac{Q\Delta t}{V} \Leftrightarrow \\ \Leftrightarrow \ln \left| \frac{C_A - C^{t+\Delta t}}{C_A - C^t} \right| &= -\frac{Q\Delta t}{V} \Leftrightarrow C_A - C^{t+\Delta t} = C_A - C^t \exp\left(-\frac{Q\Delta t}{V}\right) \Leftrightarrow \\ -C^{t+\Delta t} &= -C_A + (C_A - C^t) \exp\left(-\frac{Q\Delta t}{V}\right) \Leftrightarrow \\ C^{t+\Delta t} &= C_A - (C_A - C^t) \exp\left(-\frac{Q\Delta t}{V}\right) \Leftrightarrow \end{aligned}$$

### Equação 2-11

$$C^{t+\Delta t} = C_A + C^t - C_A \exp\left(-\frac{Q\Delta t}{V}\right)$$

## Resolução numérica

### Equação 2-12

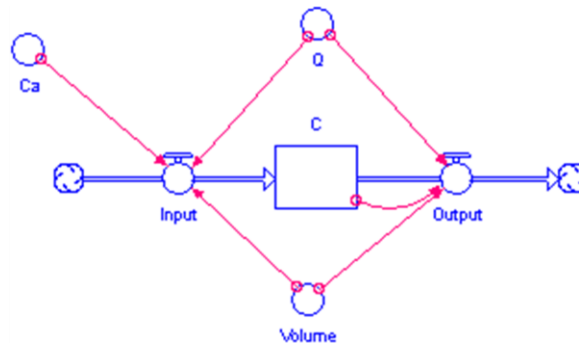
$$\begin{aligned} \frac{\Delta C}{\Delta t} &= \frac{Q}{V} (C_A - C) \\ C^{t+\Delta t} &= C^t + C_A - C^t \frac{Q\Delta t}{V} \\ C^{t+\Delta t} &= C^t + C_A - C_A + C_A - C^t \frac{Q\Delta t}{V} \\ C^{t+\Delta t} &= C_A + C^t - C_A + C_A - C^t \frac{Q\Delta t}{V} \end{aligned}$$

### Equação 2-13

$$C^{t+\Delta t} = C_A + C^t - C_A \left(1 - \frac{Q\Delta t}{V}\right)$$

Se  $\frac{Q\Delta t}{V} \ll 1 \Rightarrow 1 - \frac{Q\Delta t}{V} \approx \exp\left(-\frac{Q\Delta t}{V}\right)$  a solução numérica aproxima-se da solução analítica.

### Implementação em Stella de um modelo de um reactor bem misturado



$$C(t) = C(t - dt) + (\text{Input} - \text{Output}) * dt$$
$$\text{INIT } C = 0 \{ \text{g/m}^3 \}$$

INFLOWS:

$$\text{Input} = Q * Ca / \text{Volume} \{ \text{g/m}^3 / \text{T} \}$$

OUTFLOWS:

$$\text{Output} = Q * C / \text{Volume} \{ \text{g/m}^3 / \text{T} \}$$

$$Ca = 10 \{ \text{g/m}^3 \}$$

$$Q = 100 \{ \text{m}^3 / \text{T} \}$$

$$\text{Volume} = 10000 \{ \text{m}^3 \}$$

### Implementação em MatLab do modelo de um reactor bem misturado

Este exemplo é baseado na função "Reactor" que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e o valor inicial de C (concentração de uma substância conservativa):

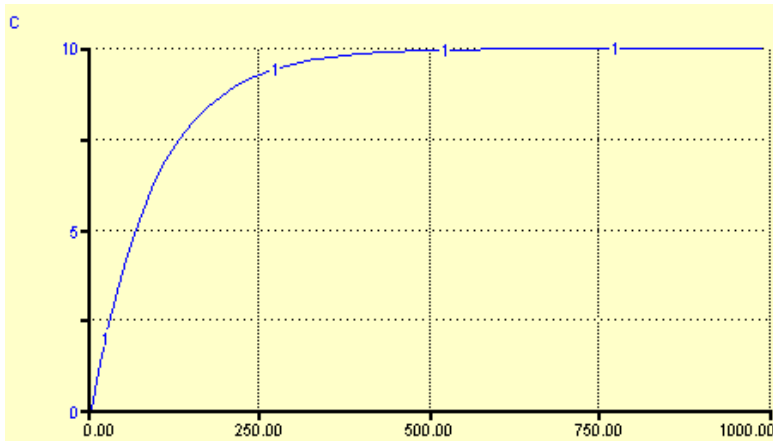
```
function ndot = Reactor(t,C)
global Q Ca V;
ndot(1,1) = Q*(Ca-C)/V;
```

Esta função utiliza 3 parâmetros (Q – caudal; Ca – concentração de uma substância conservativa na água afluenta; V – volume do reactor) que devem ser definidos como globais a partir da linha de comando do MatLab e inicializados com os valores que se pretendem testar. A partir dos referidos parâmetros, a função calcula a derivada de C para cada momento de tempo. A integração da derivada e cálculos dos valores de n é efectuada por um dos métodos disponíveis no MatLab (ex: ode45). Para tal, executa-se a seguinte instrução a partir da linha de comando do MatLab:

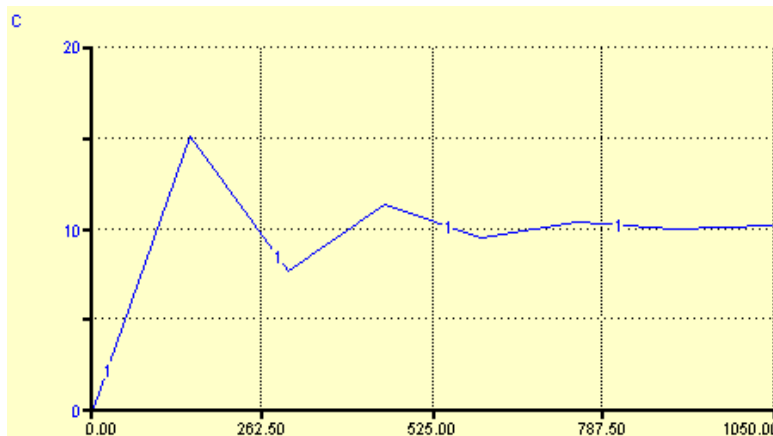
```
>> [time,C] = ode45('Reactor',[0:0.1:1000],0);
```

Neste exemplo, a função "Reactor" é invocada para valores de t entre 0 e 1000 com um passo de 0.1 unidades de tempo, sendo a concentração inicial no reactor igual a zero. As variáveis "time" e "C" armazenam os valores do tempo e da concentração, podendo ser utilizados para produzir o gráfico anterior.

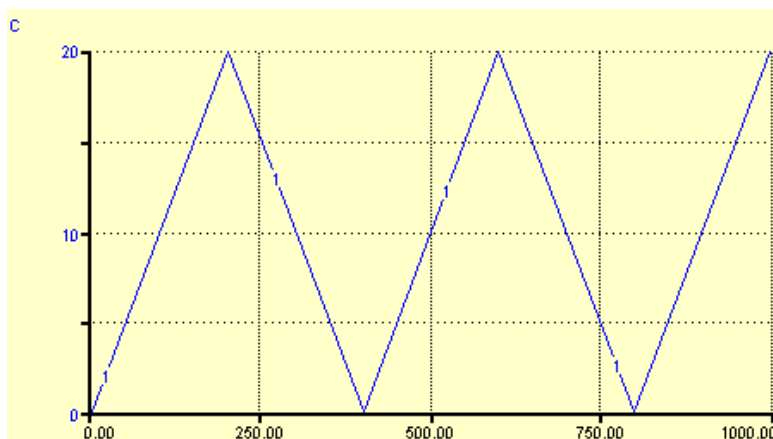
Software: Reactor.stm, Reactor.m



$$\frac{Q\Delta t}{V} = \frac{100 * 10}{10000} = 0.1$$



$$\frac{Q\Delta t}{V} = \frac{100 * 150}{10000} = 1.5$$



$$\frac{Q\Delta t}{V} = \frac{100 * 200}{10000} = 2$$

**Figura 2-13** – Soluções obtidas com o modelo Stella com três passos de cálculo diferentes -10, 150 e 200 ( $Q = 100 \text{ m}^3\text{T}^{-1}$  e  $V = 10000 \text{ m}^3$  – neste exemplo as unidades são irrelevantes). Junto dos gráficos apresenta-se a condição de estabilidade descrita anteriormente. Quando  $\frac{Q\Delta t}{V} < 1$  a solução numérica aproxima-se da analítica, quando  $1 < \frac{Q\Delta t}{V} < 2$  a solução é oscilante e quando  $\frac{Q\Delta t}{V} \geq 2$  a solução é instável.

**Resolução analítica para uma substância não conservativa sujeita a um decaimento de primeira ordem segundo uma constante K.**

Equação 2-14

$$\frac{dc}{dt} = \frac{Q}{V} C_A - C - KC \Leftrightarrow \frac{Q}{V} C_A - C - VKC \Leftrightarrow$$

$$C^{t+\Delta t} \int_C \frac{dc}{Q C_A - C - VKC} = \frac{1}{V} \int_t^{t+\Delta t} dt \Leftrightarrow$$

$$T = Q C_A - C - VKC$$

$$dT = Q C_A - Q C - VKC \quad ' \quad dc$$

$$dT = -(Q + VK)dc$$

$$-\frac{1}{Q + VK} \int_{T=Ti}^{T=Tf} \frac{dT}{T} = \frac{1}{V} \int_t^{t+\Delta t} dt \Leftrightarrow \ln|Tf| - \ln|Ti| = -\frac{Q + VK}{V} \Delta t \Leftrightarrow$$

$$\ln|Q C_A - Q C^{t+\Delta t} - VK C^{t+\Delta t}| - \ln|Q C_A - Q C^t - VK C^t| = -\frac{Q + VK}{V} \Delta t \Leftrightarrow$$

$$\Leftrightarrow \ln \left| \frac{Q C_A - Q C^{t+\Delta t} - VK C^{t+\Delta t}}{Q C_A - Q C^t - VK C^t} \right| = -\frac{(Q + VK) \Delta t}{V} \Leftrightarrow$$

$$Q C_A - C^{t+\Delta t} (Q + VK) = (Q C_A - C^t (Q + VK)) \exp\left(-\frac{(Q + VK) \Delta t}{V}\right) \Leftrightarrow$$

$$-C^{t+\Delta t} (Q + VK) - Q C_A + (Q C_A - C^t (Q + VK)) \exp\left(-\frac{(Q + VK) \Delta t}{V}\right) \Leftrightarrow$$

$$C^{t+\Delta t} = \frac{Q C_A - (Q C_A - C^t (Q + VK)) \exp\left(-\frac{(Q + VK) \Delta t}{V}\right)}{Q + VK}$$

## 2.3 Bibliografia

1. Ferreira, J.G., 1995. EcoWin – an object-oriented ecological model for aquatic ecosystems. *Ecological Modelling* 79, 21–34.
2. Jorgensen, S.E. , Bendoricchio, G., 2001. *Fundamentals of ecological modelling*. Elsevier Science.
3. Legates, D.R., McCabe, G.J., 1999. Evaluating the use of "goodness-of-fit" measures in hydrologic and hydroclimatic model validation. *Water Resources Research* 35:233-241.
4. Luyten, P.J., Jones, J.E., Proctor, R., Tabor, A., Tette, P., Wild-Allen, K. (Eds.), 1999. *COHERENS – A Coupled Hydrodynamic–Ecological Model for Regional and Shelf Seas*. Users Documentation. Mumm Report, Management Unit of the Mathematical Models of the North Sea.
5. Pereira, A., Duarte, A., Norro, A., 2006. Different modelling tools of aquatic ecosystems: A proposal for a unified approach. *Ecological Informatics* 1: 407-421.
6. Silvert, W., 1993. Object-oriented ecosystem modelling. *Ecological Modelling* 68, 91–118.

### 3 Modelos fisiológicos

O presente capítulo inclui conceitos fundamentais na modelação do crescimento dos produtores primários, dos decompositores e dos consumidores. No caso dos produtores, apresentam-se modelos simples em que a limitação por nutrientes é externa, até modelos mais complexos, em que se considera a limitação interna por nutrientes. No caso dos consumidores, apresentam-se modelos do tipo “Scope for Growth (*SFG*)” e modelos baseados na teoria “Dynamic Energy Budget (*DEB*)”. São apresentados os conceitos e as equações e é disponibilizado software para simular diversos exemplos.

Importa salientar que os modelos fisiológicos aqui apresentados reflectem interacções entre os organismos e o meio, através dos factores limitantes do crescimento e da produção. Neste sentido, simulam a autoecologia das espécies. Estes modelos podem ser parte integrante de modelos de ecossistemas quando consideradas as dinâmicas populacionais, as interacções inter-específicas e as interacções biogeoquímicas, tratadas nos capítulos 4, 5 e 6, respectivamente. Para que os modelos fisiológicos possam ser integrados com os ciclos biogeoquímicos, importa representar cada espécie ou grupo funcional de organismos através de diversas variáveis de estado correspondentes, pelo menos, aos macroelementos carbono, azoto e fósforo (Vichi et al., 2007). Os modelos fisiológicos devem permitir calcular os fluxos destes elementos através dos organismos incluídos nos modelos de ecossistemas.

Importa salientar a falta de um consenso geral sobre a forma como os processos fisiológicos são simulados, que parece ser resultado da sua complexidade e das suas interacções com o meio ambiente e, provavelmente, da variedade das abordagens e condições experimentais utilizadas para os estudar. Diversos autores têm tentado construir generalizações que permitam uniformizar a representação dos processos acima referidos. Uma destas generalizações designa-se por “Living Functional Groups (*LFG*)” (Vichi et al., 2007) e inclui os produtores, os decompositores e os consumidores e é a adoptada neste trabalho. No entanto, esta generalização respeita somente aos fluxos que explicam a variação da biomassa de cada *LFG*, pois a forma como cada fluxo é calculado continua a ser objecto de intenso debate.

Os modelos fisiológicos que são descritos nos subcapítulos que se seguem para cada *LFG* são normalmente aplicados ao grupo como um todo ou a subgrupos dentro de cada *LFG*. Por exemplo, muitos modelos de ecossistemas consideram diversos subgrupos de fitoplâncton. Em qualquer caso, os organismos do grupo ou subgrupo a que se aplicam estes modelos são tratados como homogéneos. Assim, os parâmetros fisiológicos dos modelos respeitam a um organismo “médio”. Outra abordagem é a dos “Individual Based Models (*IBM*)”, em que cada organismo de uma população “virtual” é simulado, tendo o seu conjunto próprio de parâmetros fisiológicos. Esta abordagem não é aplicável a modelos de ecossistemas, pois implicaria um peso computacional inabarcável. No entanto, tem sido utilizada para testar diversas hipóteses relacionadas com a dinâmica de populações (Grimm, 1999).

#### 3.1 Produtores Primários

Para simular o crescimento de um produtor primário, importa considerar os seguintes processos fisiológicos principais: fotossíntese, respiração e exudação. Quando se pretende simular uma

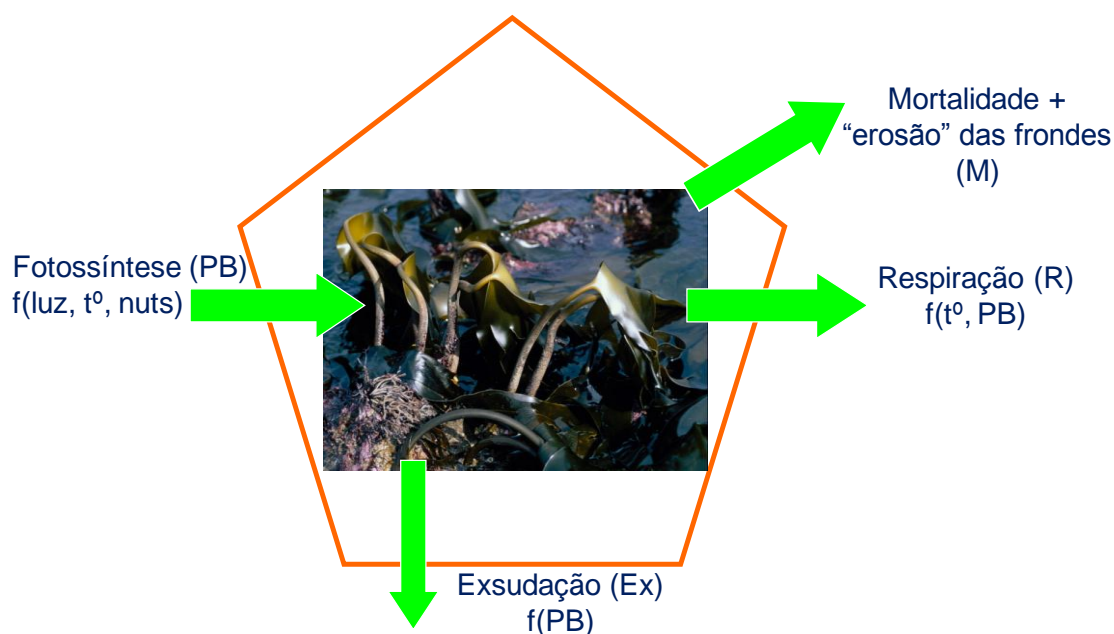
população de produtores primários, é necessário incluir processos demográficos, tais como a mortalidade e, no caso de organismos macroscópicos, a erosão das frondes (Figura 3-1). Além disso, outros aspectos como o “self-shading” podem tornar-se determinantes quando os povoamentos de macroalgas ou de fanerogâmicas são muito densos (para um exemplo, ver o trabalho de Calado & Duarte (2000) sobre a modelação de um povoamento de *Ruppia cirrhosa*). Importa referir que o modo de simular os processos fisiológicos referidos, relativamente às microalgas e às macroalgas, é semelhante, dada a natureza comum dos processos envolvidos. No caso das fanerogâmicas, há um conjunto de fenómenos adicionais que importa considerar, dada a existência de tecidos e órgãos diferenciados, tais como, a absorção de nutrientes pelas raízes e a sua translocação entre as raízes e o caule. Para mais detalhes sobre estes processos ver Plus et al. (2003).

A equação seguinte descreve o balanço de massa de uma população de um produtor primário em função dos processos representados na Figura 3-1:

Equação 3-1

$$\frac{dProd}{dt} = PB - R - Ex - M \quad Prod$$

Importa salientar que alguns autores consideram um termo de excreção, além da exudação. A exudação é normalmente associada à libertação de carboidratos e a excreção à libertação de amónia (Baretta-Bekker et al., 1997).



**Figura 3-1** – Processos que explicam a variação da biomassa de uma população de macroalgas. Entre parênteses, apresentam-se alguns dos factores ecológicos e dos processos que condicionam as taxas dos diferentes fluxos (ver texto).

*Prod* é habitualmente expresso em unidades de carbono por unidade de volume (ex: fitoplâncton) ou peso seco por unidade de área (ex: macroalgas). Quando os modelos fisiológicos são integrados em modelos de ecossistemas, importa quantificar os fluxos de carbono, azoto e fósforo através dos organismos simulados, bem como os teores dos mesmos elementos nos organismos. A necessidade da quantificação destes aspectos explica-se pela importância daqueles macronutrientes no

funcionamento dos ecossistemas, pelo seu papel frequentemente limitante da produção primária (especialmente no caso do azoto e do fósforo) e pela necessidade de garantir que a estequiometria dos referidos elementos se mantenha dentro dos limites possíveis para a vida. Importa referir que a Equação 3-1 é semelhante às descritas por outros autores (ex: Baretta-Bekker et al., 1997; 1998; Vichi et al., 2007). O termo de mortalidade pode incluir o consumo por herbívoros, a lise das células e a erosão das frondes, no caso de organismos macroscópicos.

### 3.1.1 Fotossíntese

A taxa fotossintética bruta ou a produção bruta ( $PB$ ) é o processo através do qual as plantas fixam o carbono. Este processo é função de um valor máximo designado por  $P_{max}$ , da intensidade luminosa, da temperatura e de, pelo menos, um nutriente limitante. O cálculo da  $PB$  é efectuado através do produto de  $P_{max}$  por cada das funções de limitação (Jorgensen & Bendoricchio, 2001).

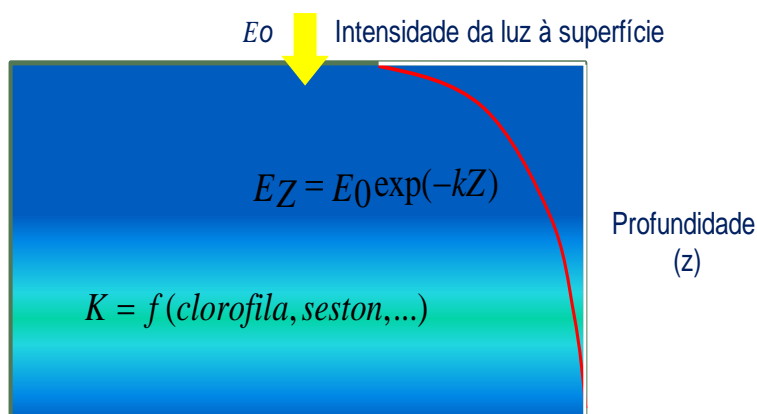
**Equação 3-2**

$$PB = P_{max} f_{EZ, T, N, P, \dots} =$$

$$P_{max} f_{EZ} f_T f_N f_P \dots$$

Taxa fotossintética máxima  $\leftarrow$   $P_{max}$   
 Limitação pela luz  $\leftarrow$   $f_{EZ}$   
 Limitação pela temperatura  $\leftarrow$   $f_T$   
 Limitação pelo azoto  $\leftarrow$   $f_N$   
 Limitação pelo fósforo  $\leftarrow$   $f_P$

#### Limitação da fotossíntese pela intensidade luminosa



**Figura 3-2** – A intensidade luminosa diminui exponencialmente com a profundidade ( $Z$ ), em função do coeficiente de extinção da luz na água ( $K$ ). Este coeficiente é função da concentração de diversas substâncias dissolvidas e particuladas existentes na água, tais como os ácidos húmicos, a clorofila e a matéria em suspensão (seston). O decaimento exponencial da luz com a profundidade pode ser descrito com a equação de Lambert-Beer (inserida na figura).

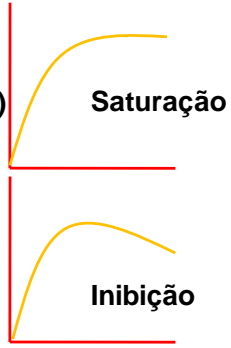
Dado que a intensidade luminosa varia com a profundidade de acordo com a lei de Lambert-Beer, importa considerar esta variabilidade quando se pretende calcular a  $PB$  para uma dada gama de profundidades (Figura 3-2). Assim, a integração da  $PB$  em profundidade é dada pela seguinte equação:

Equação 3-3

$$PB = P_{max} \int_{Z=Z_0}^Z f(E_Z) dz \Rightarrow PB = P_{max} \frac{Z - Z_0}{Z - Z_0}$$

A Figura 3-3 ilustra a relação entre a taxa fotossintética e a intensidade quando esta inibe a fotossíntese a partir de um valor  $E_{opt}$ . Quando não se observa fotoinibição, a referida relação é descrita por uma curva de saturação. Existem diversas funções matemáticas para descrever a taxa fotossintética em função da intensidade luminosa (para uma revisão ver Duarte (2005)). Substituindo  $f(E_Z)$  na equação anterior por uma destas funções, pode calcular-se a taxa fotossintética integrada em profundidade, conforme se exemplifica em baixo para a equação de Steele (Equação 3-5) (Steele, 1962):

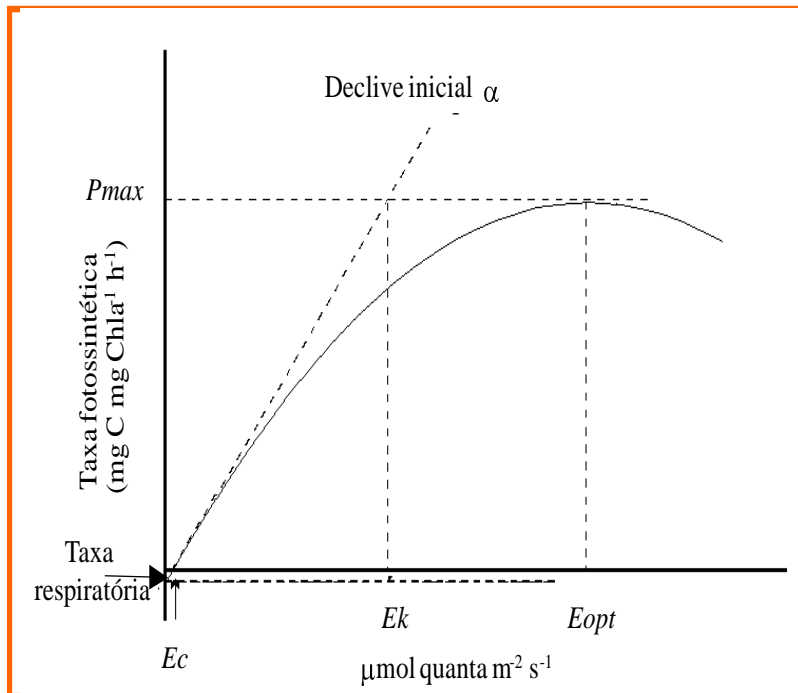
Equação 3-4 (Jassby & Platt (1976), Equação 3-5 (Steele, 1963) e Equação 3-6 (integração da equação de Steele em função da profundidade)

$$f(E_Z) = P_{max} \tanh\left(\alpha \frac{E}{P_{max}}\right) \text{ Jassby \& Platt (1976)}$$


$$f(E_Z) = P_{max} \left[ \frac{I}{E_{opt}} \exp\left(1 - \frac{E}{E_{opt}}\right) \right] \text{ Steele (1962)}$$

$$PB = P_{max} \int_{Z=Z_0}^Z f(E_Z) dz = P_{max} \frac{\exp\left(1 - \frac{E_z}{E_{opt}}\right) - \exp\left(1 - \frac{E_0}{E_{opt}}\right)}{k_z}$$

Diversos resultados empíricos sugerem que o tempo de exposição à luz tem um efeito importante na resposta fotossintética das algas (Macedo et al., 2002; Macedo & Duarte, 2006). Deste modo, existem várias formulações que integram o efeito do tempo de exposição no cálculo da taxa fotossintética (Duarte & Ferreira, 1997; Duarte, 2005). No entanto, o seu uso é ainda algo restrito em função da complexidade acrescida que implicam.



**Figura 3-3** – Relação entre a taxa fotossintética líquida (taxa fotossintética bruta – taxa respiratória) e a intensidade luminosa, quando o excesso de luz inibe a fotossíntese.

Implementação em Stella da equação de Steele para calcular a Produção Bruta em função da intensidade luminosa (função forçadora introduzida como uma série temporal com valores horários)

```

Phytoplankton(t) = Phytoplankton(t- dt) +
(Total_production) * dt
INIT Phytoplankton = 50 {microg C l-1}
INFLOWS:
Total_production = PB*Phytoplankton
Depth = 10 { m }
Eopt = 200
{ Eopt in micro mol photons s-1 m-2}
Light_extinction_coef = 0.1 {1/m}
Light_function =
2.718282/(Light_extinction_coef*Depth)
*(exp(PAR*exp(Light_extinction_coef*Depth)/
Eopt)-exp(-PAR/Eopt))
PAR = 0.42*Light_intensity
PB = Pmax*Light_function { Place right hand
side of equation here... }
Pmax = 0.05{Pmax in h-1}

```

**Software: PrimProd1.stm**

### Limitação da fotossíntese pela temperatura

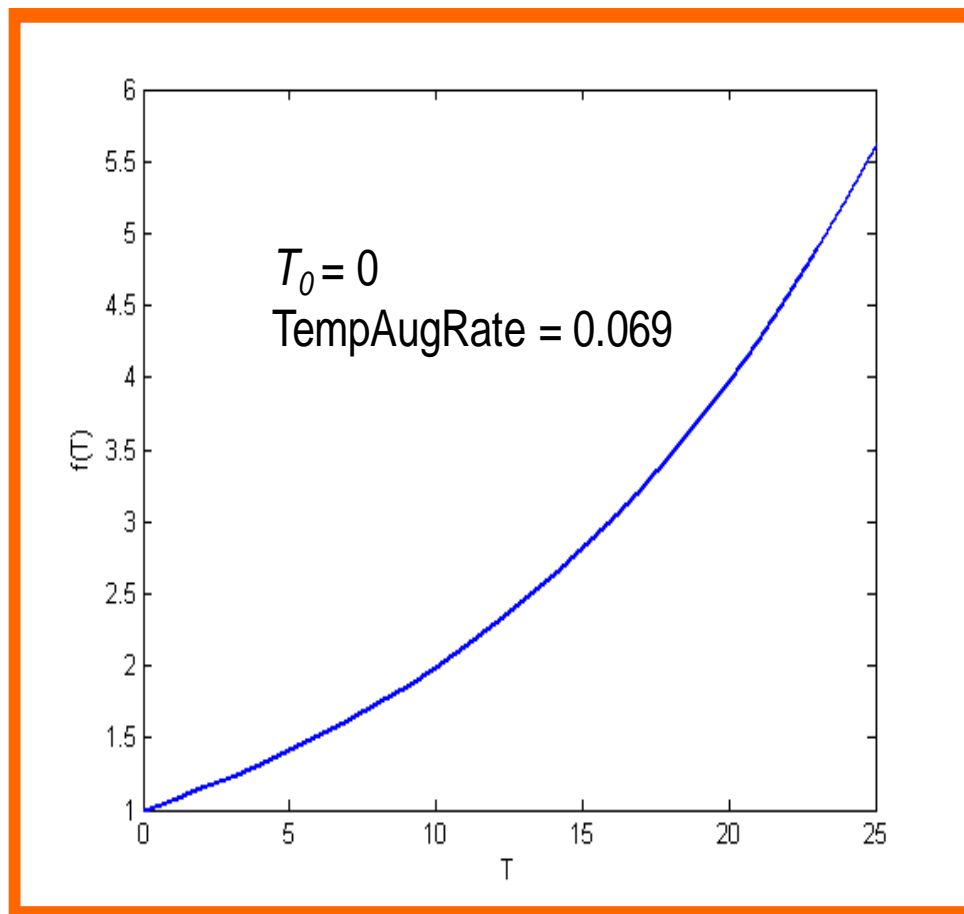
A limitação pela temperatura tem sido expressa de diversas formas na bibliografia (por exemplo, ver Jorgensen & Bendoriccchio (2001)):

- (i) Assumindo um aumento exponencial da velocidade do processo com a temperatura (Figura 3-4);

Equação 3-7

$$f(T) = \exp(\text{TempAugRate} \cdot T - T_0)$$

↓  
Temperatura de referência



**Figura 3-4** – Limitação pela temperatura, considerando uma relação exponencial da velocidade do processo (ex: taxa fotossintética) com a temperatura.

- (ii) Assumindo um aumento exponencial da velocidade do processo com a temperatura calculado a partir de uma temperatura de referência ( $T_0$ ) e de um factor de aumento por cada 10°C ( $Q_{10}$ ) (Baretta-Bekker et al., 1997);

Equação 3-8

$$f_T = Q_{10}^{\frac{T-T_0}{10}}$$

- (iii) Assumindo um aumento até um valor óptimo a partir do qual a temperatura tem um efeito inibidor (Figura 3-5) (Andersen & Nival, 1989);

Equação 3-9

$$f_T = \frac{2(1 + \text{Beta}_T X_T)}{X_T^2 + 2\text{Beta}_T X_T + 1}; X_T = \frac{T - T_E}{T_S - T_E}$$

- (iv) Relações do tipo "Arrhenius" (Duarte, 1995).

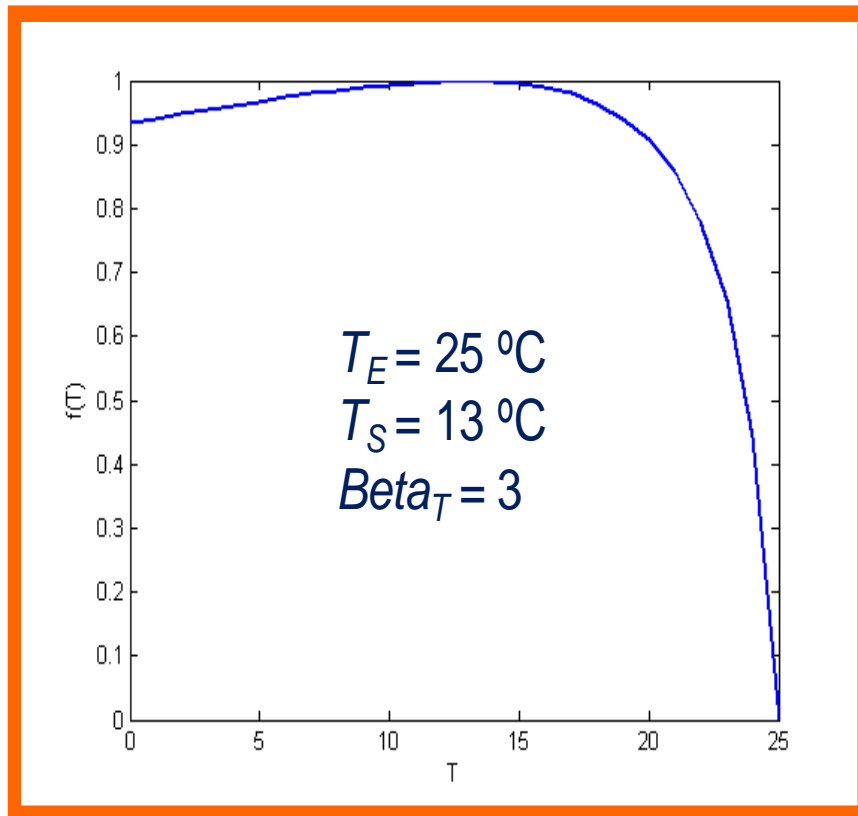


Figura 3-5 - Limitação pela temperatura, considerando um valor óptimo a partir do qual esta passa a ter um efeito inibidor.

### Limitação da fotossíntese por nutrientes

Na maior parte dos modelos descritos na bibliografia, a limitação por nutrientes baseia-se no azoto e no fósforo. Estes são dos elementos mais abundantes nos seres vivos, sendo por essa razão designados de macroelementos.

Nos modelos mais antigos, a limitação por nutrientes era calculada a partir das concentrações dos mesmos na água, conforme demonstrado na Equação 3-10, cuja solução gráfica se apresenta na

Figura 3-6 (Jorgensen & Bendoricchio, 2001). Estes modelos são conhecidos como modelos do tipo Michaelis-Menten ou Monod (Flynn, 2010), em função da relação assintótica entre a concentração do factor limitante e a intensidade da limitação (Figura 3-6).

Para decidir qual dos nutrientes era limitante podia usar-se a Lei do Mínimo de Liebig e as razões de Redfield (106:16:1 para os átomos de C:N:P na composição das microalgas). Assim, calculando a razão entre, por exemplo, a concentração de azoto inorgânico (nitrato + nitrito + amónia) e a concentração de fosfato e comparando o valor obtido com a razão de Redfield, se a razão obtida fosse superior a esta, o fósforo seria o factor limitante e, no caso contrário, o azoto seria o factor limitante. Uma vez seleccionado o factor limitante, a concentração do mesmo na água seria usada para calcular  $f(Nut)$  a partir da Equação 3-10, cujo valor varia entre zero e um.

Equação 3-10

$$f_{Nut} = \frac{Nut}{K_{Nut} + Nut}$$

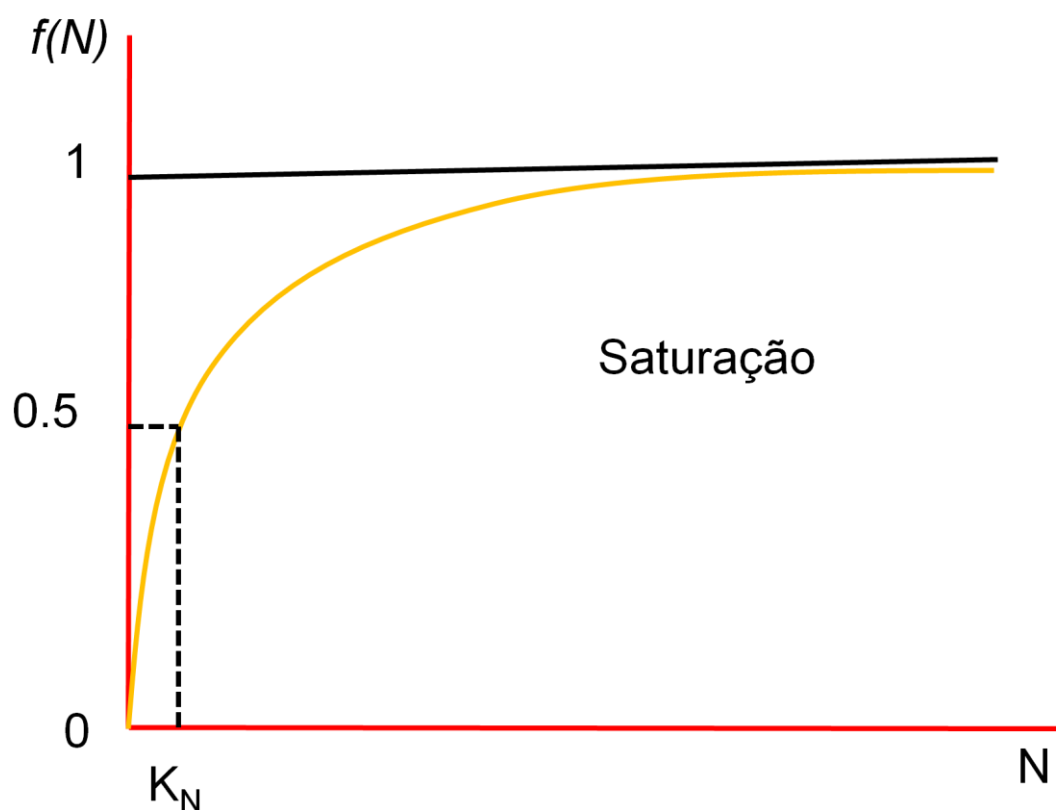
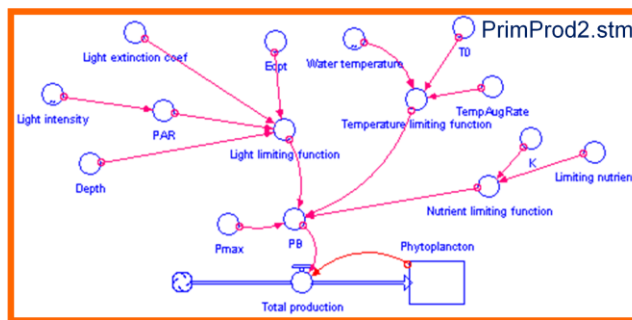


Figura 3-6 – Relação entre a limitação por nutrientes e a concentração do nutriente limitante.

Implementação em Stella da equação de Steele para calcular a Produção Bruta em função da intensidade luminosa, da temperatura e de um nutriente limitante



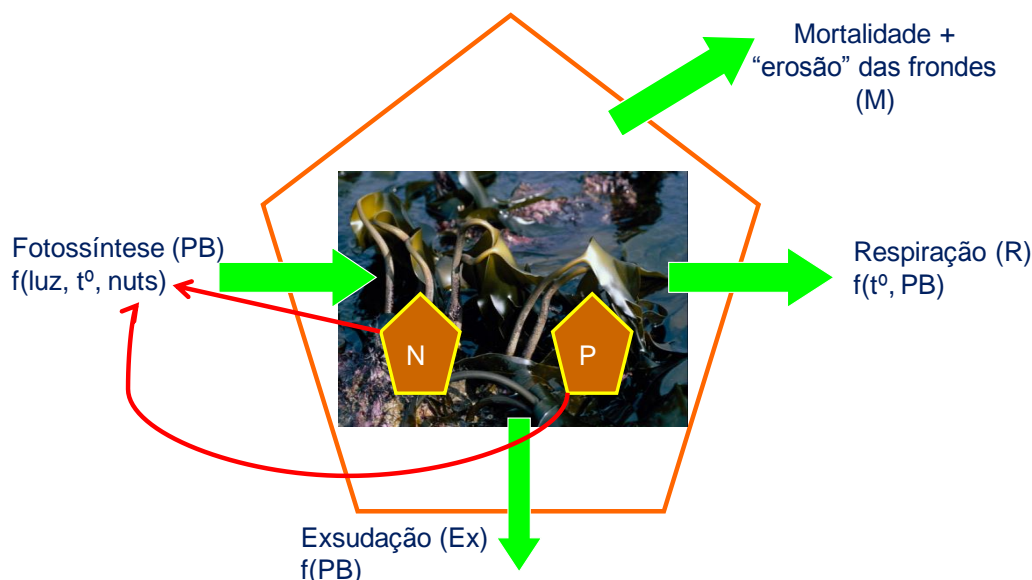
```

Limiting_nutrient = 2{ Place right hand side of equation here... }
K = 10
Nutrient_limiting_function = Limiting_nutrient/(K+Limiting_nutrient)
PB =
Pmax*Light_limiting_function*Temperature_limiting_function*Nutrient
_limiting_function
T0 = 10 {°C}
TempAugRate = 0.068 {1/°C}
Temperature_limiting_function =
exp(TempAugRate*max(Water_temperature-T0,0))
    
```

Mostradas somente as instruções acrescentadas ao modelo anterior (PrimProd1.stm)

**Software: PrimProd2.stm**

Considerando o trabalho de Droop (1973), a limitação por nutrientes deve ser calculada a partir dos teores celulares dos mesmos, pois são esses que estão disponíveis para a produção de protoplasma. Além disso, os produtores primários têm capacidade para a “luxury consumption”, ou seja, o consumo de nutrientes por excesso, quando são abundantes, para utilização posterior (Baretta-Bekker, 1997; Jorgensen & Bendoricchio, 2001). Neste caso, os referidos teores (de N e P, por exemplo) são representados por variáveis de estado (Figura 3-7). É necessário simular a absorção celular de nutrientes a partir, por exemplo, de uma cinética de saturação. Para calcular  $f(Nut)$ , pode usar-se também uma cinética de saturação. Tal como no caso da limitação externa, pode partir-se da Lei de Liebig e das razões de Redfield para decidir qual o nutriente limitante.



**Figura 3-7** – Processos que explicam a variação da biomassa de uma população de macroalgas. Entre parênteses, apresentam-se os factores ecológicos e os processos que condicionam as taxas dos diferentes fluxos (ver texto). A limitação por nutrientes é baseada nos teores celulares dos mesmos.

Equação 3-11

$$\frac{dN}{dt} = Nuptake.N$$

Equação 3-12

$$\frac{dP}{dt} = Puptake.P$$

*Nuptake* – Taxa de absorção de azoto; *Puptake* – Taxa de absorção de fósforo.

A Equação 3-11 e a Equação 3-12 representam a variação dos teores de azoto e de fósforo nos produtores primários simulados, assumindo que não consomem estes elementos através do seu metabolismo. No entanto, podem incluir-se parcelas negativas correspondentes a perdas através, por exemplo, da excreção, quando os teores internos de nutrientes são muito elevados (Baretta-Bekker et al., 1997). As taxas de absorção de nutrientes podem ser calculadas a partir da Equação 3-13 (Thingstad, 1987; Jorgensen & Bendoricchio, 2001), onde:

*MaxUptake* – Taxa máxima de absorção de determinado nutriente; *Nutwater* – Concentração do nutriente na água; *K<sub>upNut</sub>* – Concentração do nutriente na água que corresponde a ½ da taxa máxima de absorção do mesmo; *Nutmaxcell* – Teor celular máximo do nutriente; *Nutmincell* – Teor celular mínimo do nutriente.

Equação 3-13

$$NutUptake = \max \left( \underbrace{MaxUptake \frac{Nutwater}{K_{upN} + Nutwater}}_{\text{Cinética de saturação}} \left( \frac{Nutmaxcell - Nutcell}{Nutmaxcell - Nutmincell} \right), 0 \right)$$

Retroacção em função do teor interno de nutrientes, de modo a impedir que o mesmo ultrapasse o respectivo valor máximo

De acordo com Baretta-Bekker et al. (1997), a quantidade de nutrientes que os produtores “procuram” absorver é igual à soma do que necessitam para formar nova biomassa mais a quantidade necessária para preencher as suas reservas internas. Assim, a absorção de nutrientes pode ser calculada como o mínimo entre a referida soma e a absorção possível em função da concentração do nutriente no meio externo e a afinidade das células para o mesmo:

Equação 3-14

$$NutUptake = \min \left( PL.Nutmaxcell + Nutmaxcell - Nutcell, MaxUptake, q.Nut \right)$$

Onde,

*PL* – produção primária líquida, ou seja *PB-R-Ex*; *q* - afinidade das células para o nutriente.

Quando o resultado é negativo, ocorre excreção do nutriente em vez de absorção.

Quando a Equação 3-13 e a Equação 3-14 são utilizadas para o azoto, podem considerar-se valores de *MaxUptake* ou afinidade (*q*) diferentes para a amónia e para o nitrato.

Na Equação 3-15 aplica-se a Lei de Liebig para determinar o factor químico limitante da fotossíntese:

Equação 3-15

$$f_{Nut} = \min\left(\frac{N_{cell}}{k_{N_{cell}} + N_{cell}}, \frac{P_{cell}}{k_{P_{cell}} + P_{cell}}, \dots\right)$$

Onde,

*N<sub>cell</sub>* e *P<sub>cell</sub>* representam os teores celulares de azoto e de fósforo; *K<sub>N<sub>cell</sub></sub>* e *K<sub>P<sub>cell</sub></sub>* representam constantes de semi-saturação.

Em alternativa, pode usar-se a seguinte equação para calcular a limitação:

Equação 3-16

$$f_{Nut} = \min\left(\frac{N_{cell} - N_{mincell}}{N_{maxcell} - N_{mincell}}, \frac{P_{cell} - P_{mincell}}{P_{maxcell} - P_{mincell}}, \dots, 0\right)$$

As equações seguintes permitem calcular os teores internos de N e P. Importa notar que a variação da biomassa em unidades de carbono através da fotossíntese, respiração e exudação, influencia o resultado da Equação 3-17 e da Equação 3-18. Por exemplo, se a taxa fotossintética for muito elevada, a fixação de carbono tende a diluir os teores celulares de nutrientes com reflexos na limitação da fotossíntese e na exudação (ver abaixo).

Equação 3-17

$$N_{cell} = \frac{N}{C}$$

Equação 3-18

$$P_{cell} = \frac{P}{C}$$

Baretta-Bekker et al. (1997) não consideram *f(Nut)* directamente na fotossíntese. Deste modo, a assimilação bruta de carbono não é limitada por teores celulares reduzidos de azoto e de fósforo mas somente pela intensidade luminosa, pela temperatura e, no caso das diatomáceas, pela concentração externa de silicatos. No entanto, nestas situações, a exudação de carbono aumenta (cf. - 3.1.3), reduzindo a assimilação líquida de carbono, de modo a manter as razões internas dos macroelementos (C:N:P) dentro de limites compatíveis com a vida.

### 3.1.2 Respiração

A taxa respiratória é limitada pela temperatura usando uma função semelhante à da fotossíntese. Frequentemente é calculada a partir de duas parcelas – uma correspondente a um valor mínimo de manutenção e outra proporcional à assimilação de carbono pela fotossíntese (por exemplo, Baretta-Bekker et al. (1997)). Langdon (1993) considera a fotossíntese média diária (Langdon, 1993):

Equação 3-19

$$R = R_0 + R_{coef} \cdot f(T) \cdot DailyMeanPB$$

Onde,

$R_0$  – representa a taxa respiratória mínima de manutenção (basal);  $R_{coef}$  – é um coeficiente respiratório;  $f(T)$  – corresponde à limitação pela temperatura, calculada por uma das fórmulas descritas anteriormente;  $DailyMeanPB$  – representa a produção bruta média durante as horas de luz.

### 3.1.3 Exudação

A exudação, ou seja, a libertação de carbono orgânico dissolvido, é por vezes calculada como uma fracção fixa da fotossíntese bruta. Pode ainda ser calculada em função da fotossíntese bruta e da limitação por nutrientes, sendo proporcional a esta última (Baretta-Bekker et al., 1997).

Equação 3-20

$$Ex = PB \left[ \phi + 1 - \phi \cdot 1 - f \cdot Nut \right]$$

Onde  $\phi$  representa a fracção exudada da produção bruta na ausência de limitação por nutrientes ( $f(Nut) = 1$ ).

Quando  $f(Nut)$  é zero (limitação máxima por nutrientes), todo o carbono assimilado é perdido através da exudação.

### 3.1.4 Mortalidade e erosão as frondes

Pode assumir-se uma proporção fixa da biomassa. Pode também ser calculada a partir do consumo herbívoro, usando um modelo análogo ao modelo predador-presa. No caso de macroalgas ou fanerogâmicas, a erosão das frondes pode ser estimada a partir de uma relação empírica com a turbulência. Há autores que calculam a mortalidade em função da limitação por nutrientes (Baretta-Bekker et al., 1997):

#### Equação 3-21

$$M_{prod} = r \left( \frac{1}{f Nut + 0.1} \right)$$

Onde  $r$  representa a mortalidade na ausência de limitação por nutrientes. A mortalidade pode ainda ser acrescida de um termo relacionado com o consumo por outros organismos tais como zooplâncton, bivalves filtradores (no caso do fitoplâncton), peixes herbívoros (no caso das plantas macroscópicas) etc.

### 3.1.5 Sedimentação

No caso do fitoplâncton, há ainda que considerar um termo de perda na equação Equação 3-1, calculado a partir da velocidade de sedimentação das células. Este termo pode ser assumido como uma constante, com um valor entre 1 e 10  $\text{m d}^{-1}$ . Em alternativa, pode ser calculado em função da limitação por nutrientes (Baretta-Bekker et al., 1997):

#### Equação 3-22

$$Sed = Sed^{str} \max(0, f' Nut - f Nut) + SedMin$$

Onde,

$Sed^{str}$  – Velocidade de sedimentação sob máxima limitação por nutrientes;  $f'(Nut)$  – limitação por nutrientes, abaixo da qual a sedimentação aumenta;  $SedMin$  – Velocidade de sedimentação mínima de referência.

Considerando que a velocidade de sedimentação tem dimensões de  $[\text{LT}^{-1}]$ , pode calcular-se uma taxa de sedimentação para inclusão como um termo de perda na Equação 3-1, a partir da razão entre a velocidade de sedimentação e a profundidade.

## 3.2 Decompositores

Para simular a variação de biomassa das bactérias em unidades de carbono por unidade de volume ( $Bact$ ), importa considerar os seguintes processos fisiológicos principais: absorção de energia a partir da matéria orgânica dissolvida, respiração e mortalidade (Baretta-Bekker et al., 1997, 1998; Vichi et al., 2007):

#### Equação 3-23

$$\frac{dBact}{dt} = abs_{bact} - R_{bact} - M_{bact} Bact$$

As bactérias consomem matéria orgânica dissolvida. A absorção de carbono orgânico dissolvido ( $DOC$ ) pode ser descrita por uma cinética de Michaelis-Menten em relação à concentração de

alimento, dependendo ainda da temperatura ( $f(T)$ ) e das quotas celulares de nutrientes ( $f(Nut)$ ) (Mateus & Neves, in press):

Equação 3-24

$$abs_{bact} = V_{bact}^{\max} \left( \frac{DOC}{DOC + K_{bact}^{DOM}} \right) f(T) f(Nut)$$

Importa salientar que o termo “absorção” se usa com o mesmo sentido de “uptake” em Inglês. Alguns autores usam o termo assimilação. No entanto, “assimilação” corresponde à incorporação líquida de matéria orgânica, depois de descontadas todas as perdas com o metabolismo.

De acordo com Vichi et al. (2007), a absorção de carbono orgânico inclui o *DOC* e o carbono particulado (*POC*) e pode ser calculada a partir de:

Equação 3-25

$$abs_{bact} = \frac{\min(r_{bact}^{\max} \cdot f(T) \cdot f(Nut) \cdot Bact, V_{DOC} \cdot DOC \cdot f(T) \cdot f(Nut)_{DOC} + V_{POC} \cdot POC \cdot f(T) \cdot f(Nut)_{POC})}{Bact}$$

Onde,

$r_{bact}^{\max}$  - é a taxa máxima de crescimento potencial;  $V_{DOC}$  e  $V_{POC}$  são as taxas máximas de absorção de *DOC* e *POC*, respectivamente;  $f(Nut)_{DOC}$  e  $f(Nut)_{POC}$  são factores de limitação dependentes da qualidade da matéria orgânica dissolvida e particulada, respectivamente. Ou seja, se a concentração de *DOC + DOP* for muito elevada a absorção é calculada pelo primeiro termo. Caso contrário, será calculada pelo segundo termo, garantindo que o valor obtido não é superior à disponibilidade de alimento.

$f(T)$  pode ser calculado conforme descrito anteriormente para os produtores primários (cf. - Equação 3-7, Equação 3-8 ou Equação 3-9). Vichi et al. (2007) calculam  $f(Nut)$  a partir de:

Equação 3-26

$$f(Nut) = \min\left(\frac{BactN/Bact}{NCopt}, \frac{BactP/Bact}{PCopt}\right)$$

Onde,

*BactN* e *BactP* são a biomassa das bactérias expressas em unidades de azoto e de fósforo, respectivamente (as razões *BactN/Bact* e *BactP/Bact* exprimem os teores em azoto e em fósforo das bactérias); *NCopt* e *PCopt* exprimem as razões “óptimas” entre a massa de azoto e a massa de carbono e entre a massa de fósforo e a massa de carbono, respectivamente. Os mesmos autores calculam  $f(Nut)_{DOC}$  e  $f(Nut)_{POC}$  a partir de:

Equação 3-27

$$f(Nut)_{DOC} = \min\left(\frac{DON/DOC}{NCopt}, \frac{DOP/DOC}{PCopt}\right)$$

Equação 3-28

$$f_{Nut_{POC}} = \min\left(\frac{PON/POC}{NC_{opt}}, \frac{POP/POC}{PC_{opt}}\right)$$

Onde,

*DON* e *DOP* representam o azoto e o fósforo orgânico dissolvidos, respectivamente; *PON* e *POC* representam o azoto e fósforo orgânico particulados, respectivamente.

Importa salientar que a absorção de nutrientes inorgânicos pode ser calculada conforme descrito acima para os produtores primários (Equação 3-13) (Thingstad, 1987). A absorção de nutrientes orgânicos é proporcional ao seu teor na matéria orgânica absorvida.

A respiração pode ser dividida na respiração basal ( $R_{bact}^b$ ) e na respiração devida à actividade ( $R_{bact}^a$ ) (Vichi et al. 2007; Mateus & Neves, in press):

Equação 3-29

$$R_{bact} = R_{bact}^b + R_{bact}^a$$

A  $R_{bact}^b$  pode ser calculada em função da temperatura, considerando uma taxa respiratória a uma temperatura de referência ( $R_{bact}$ ) e a função  $f(T)$  descrita anteriormente (Equação 3-7, Equação 3-8 ou Equação 3-9):

Equação 3-30

$$R_{bact}^b = R_{bact} f(T)$$

A  $R_{bact}^a$  pode ser calculada (Equação 3-31) em função da fracção não assimilada  $1 - AssiEff_{bact}$  e da limitação por oxigénio  $1 - f(O_2)$  (Equação 3-32). Assim, é necessário utilizar um parâmetro para descrever a eficiência da assimilação ( $AssiEff_{bact}$ ) cujo valor pode variar em função da concentração de oxigénio. Quando a concentração de oxigénio está abaixo de um valor crítico a  $AssiEff_{bact}$  é mais baixa e, quando o oxigénio está a cima desse valor, será mais elevada (Mateus & Neves, in press).

Equação 3-31

$$R_{bact}^a = [abs_{bact} (1 - AssiEff_{bact}) (1 - f(O_2))] R_{bact}$$

Equação 3-32

$$f(O_2) = \frac{O_2}{O_2 + K^{oxy}}$$

A taxa de mortalidade pode calcular-se a partir da soma um termo de mortalidade independente da concentração de bactérias ( $M_{bact}^{idens}$ ) e de um termo de lise celular, dependente da referida concentração ( $M_{bact}^{lisis}$ ) (Equação 3-33). Assume-se assim que quanto maior a concentração de bactérias, maior o último termo.

Equação 3-33

$$M_{bact} = M_{bact}^{idens} + M_{bact}^{lisis}$$

O termo  $M_{bact}^{lisis}$  calcula-se a partir de um valor de referência para a mortalidade dependente da densidade ( $M_{bact}^{ddens}$ ) e de uma concentração de bactérias de referência ( $Bact_{ref}$ ) (Mateus & Neves, in press):

Equação 3-34

$$M_{bact}^{lisis} = \frac{M_{bact}^{ddens}}{Bact_{ref}}$$

A mortalidade pode ainda ser acrescida de um termo relacionado com o consumo por outros organismos tais como protozoários, filtradores e ainda a contribuição dos vírus.

As bactérias podem ainda promover a hidrólise da matéria orgânica particulada ( $POM$ ) e da matéria orgânica dissolvida refractária ( $DOMr$ ), da qual resulta matéria orgânica dissolvida ( $DOM$ ) que pode depois ser absorvida pelas mesmas. A hidrólise pode ser descrita por cinéticas do tipo Michaelis-Menten (Mateus & Neves, in press):

Equação 3-35

$$Hidrolise_{POM} = Hidrolise_{maxPOM} \left( \frac{POM}{POM + K_{POM}} \right) Bact$$

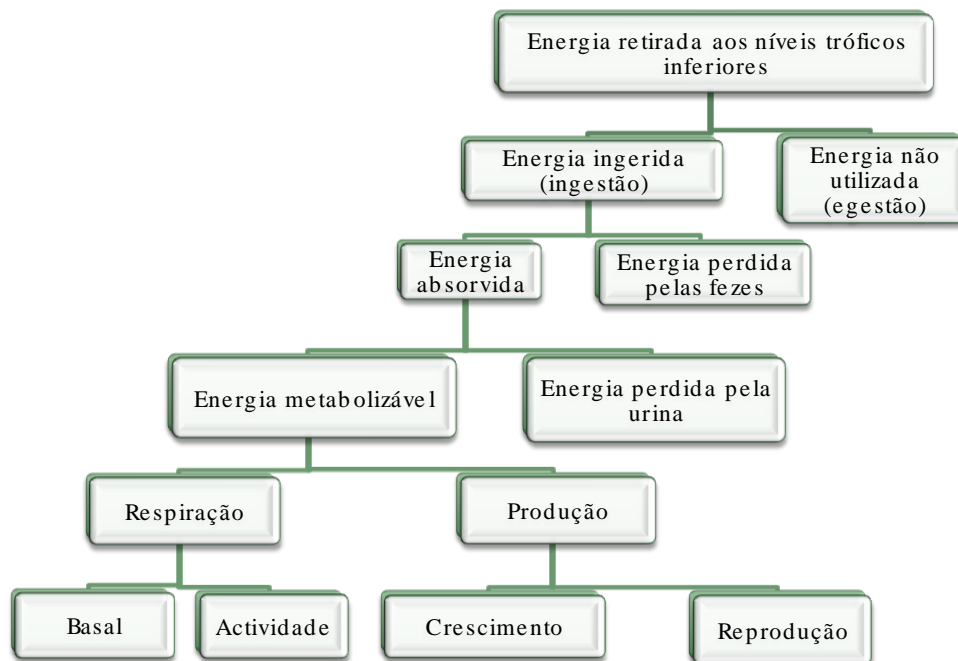
Equação 3-36

$$Hidrolise_{DOMr} = Hidrolise_{maxDOMr} \left( \frac{DOMr}{DOMr + K_{DOMr}} \right) Bact$$

### 3.3 Consumidores (herbívoros, detritívoros e carnívoros)

Para simular o crescimento de um consumidor importa considerar os seguintes processos fisiológicos principais: consumo de energia a partir dos níveis tróficos mais baixos, ingestão, absorção da energia ingerida e perdas através da respiração (Figura 3-8). Quando se pretende simular uma população de consumidores, é necessário incluir processos demográficos, tais como a mortalidade e as migrações. Os processos relativos à dinâmica de populações serão tratados no capítulo seguinte. De um modo geral, os modelos fisiológicos podem dividir-se em “Scope for Growth Models (SFG)” e em “Dynamic Energy Budget Models (DEB)”. Nos primeiros, os processos fisiológicos são calculados sem atender às variáveis internas do organismo e, portanto, ao seu

estado fisiológico. Nos segundos, são necessárias variáveis para quantificar o estado fisiológico do organismo ao longo do tempo, como por exemplo, a quantidade de reservas disponíveis.

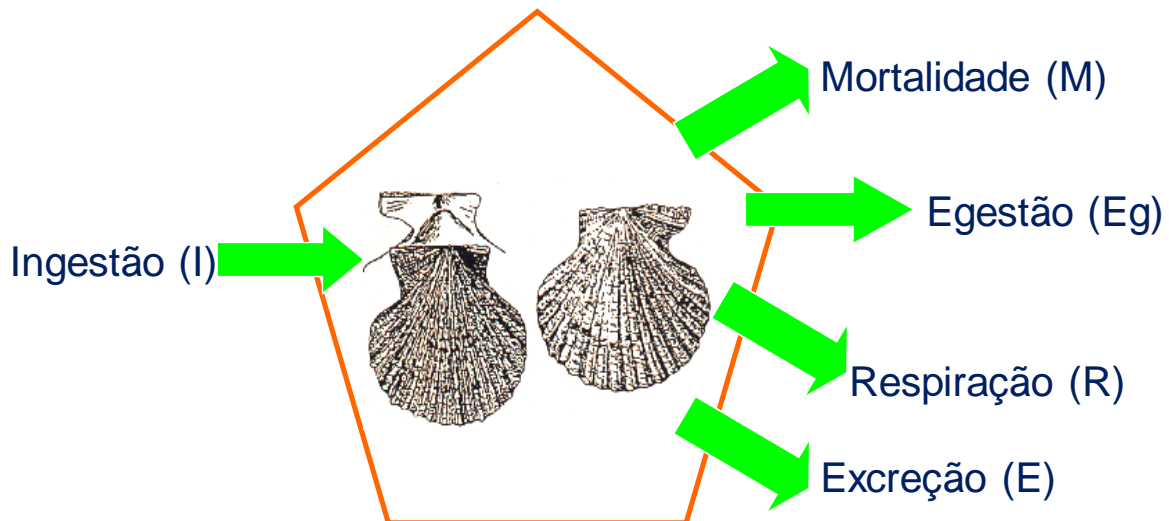


**Figura 3-8** – Consumo e utilização de energia pelos consumidores.

Os factores limitantes dos processos fisiológicos que normalmente se consideram para os consumidores são: a temperatura, a concentração de oxigénio dissolvido e a concentração e disponibilidade de alimento. A limitação pela temperatura foi tratada no subcapítulo anterior para os produtores primários (Equação 3-7, Equação 3-8 e Equação 3-9), sendo calculada de forma análoga para os consumidores. A limitação pelo oxigénio é normalmente calculada a partir de uma equação de Michaelis-Menten. A limitação por alimento é geralmente baseada numa curva de saturação.

### 3.3.1 Modelos “Scope for Growth (SFG)”

Nestes modelos, o crescimento é calculado a partir do balanço apresentado na Figura 3-9 e na Equação 3-37. A ingestão é calculada em função da abundância de alimento. A energia disponível para o crescimento e reprodução (SFG) é calculada a partir da ingestão, da egestão e do metabolismo (Equação 3-38). O “estado” do organismo (nível de saciedade, disponibilidade de reservas,...) não é simulado. Existem muitos exemplos de aplicação destes modelos na literatura a diversos consumidores incluindo organismos zooplancctónicos e zoobentónicos (por exemplo, Hawkins et al. 2002). Importa salientar que não há um modelo SFG “universal”, pelo que as equações utilizadas para descrever os diversos processos fisiológicos podem variar entre diferentes autores. Quando se pretende simular uma população de consumidores, é necessário incluir processos demográficos, tais como a mortalidade.



**Figura 3-9** – Processos que explicam a variação da biomassa de uma população de consumidores (*Zoo*). Nos modelos *SFG*, o crescimento individual é calculado a partir do balanço apresentado na figura para as ostras e depende das condições exteriores (alimento, temperatura, etc.). Quando os fluxos são expressos em unidades de energia é necessário usar equivalentes calóricos para fazer conversões para massa.

Equação 3-37

$$\frac{dZoo}{dt} = I - Eg - R - E - M \quad Zoo$$

Equação 3-38

$$SFG = I - Eg - R - E$$

A biomassa *Zoo* pode ser expressa de diversas formas, dependendo do(s) organismo(s) simulados. Pode ser expressa em unidades de peso fresco ou seco, ou carbono por unidade de volume (ex: zooplâncton) ou por unidade de área (ex: organismos bentônicos). No caso da simulação de um organismo, então o valor de *Zoo* refere-se à biomassa desse organismo, expressa em peso seco, unidades de energia ou unidades de carbono.

A taxa de consumo depende da acessibilidade de cada tipo de alimento ( $\beta$ ), da sua abundância ( $X$ ) e da eficiência do predador a capturar cada tipo de alimento. A soma ponderada dos produtos dos três termos referidos para cada tipo de alimento ( $i$ ) para um consumidor  $Z$ , pode ser usada como um indicador da disponibilidade de alimento  $\phi_{zoo}$  para o consumidor:

Equação 3-39

$$\phi_{zoo} = \sum_{i=1}^n e_i \beta_i X_i$$

A taxa de consumo pode ser calculada como uma função assintótica de  $\phi_z$  (por exemplo, Kooijman, 2000) considerando ainda a limitação pela temperatura ( $f(T)$ ), que pode ser calculada a partir da Equação 3-7, Equação 3-8 ou Equação 3-9:

Equação 3-40

$$G_{zoo} = V_{zoo}^{\max} f T \frac{\phi_{zoo}}{\phi_{zoo} + K_{zoo}}$$

A taxa de ingestão ( $I$ ) pode ser calculada a partir de  $G_z$ , considerando que todo o consumo é ingerido ou considerando uma fracção perdida. Por exemplo, quando o zooplâncton consome o fitoplâncton, parte do conteúdo das células pode perder-se sem ser ingerido (“drooling”). No caso dos bivalves filtradores, parte das partículas consumidas durante as actividades de filtração podem ser rejeitadas sob a forma de pseudo-fezes (Hawkins et al., 2002). Há diversas formas de estimar a produção de pseudo-fezes, sem que haja um método consensual.

Depois de ingerido, parte do alimento é absorvido. A diferença entre a ingestão e a absorção permite estimar a egestão de fezes. A absorção depende da eficiência da absorção ( $AE$ ) que está relacionada com a qualidade do alimento ingerido. Por exemplo, no caso de organismos filtradores, a  $AE$  tende a aumentar assintoticamente com o teor em matéria orgânica das partículas ingeridas (Fernandéz-Reiriz et al., 2007).

A respiração pode ser dividida na respiração basal ( $R_z^b$ ) e na respiração devida à actividade ( $R_z^a$ ) (por exemplo, Scholten & Smaal, 1999):

Equação 3-41

$$R_{zoo} = R_{zoo}^b + R_{zoo}^a$$

A  $R_z^b$  pode ser calculada em função da temperatura, considerando uma taxa respiratória a uma temperatura de referência ( $R_z$ ) e a função  $f(T)$  descrita anteriormente (Equação 3-7, Equação 3-8 ou Equação 3-9):

Equação 3-42

$$R_{zoo}^b = R_{zoo}^{ref} f T$$

A  $R_z^a$  pode ser calculada em função do consumo de alimento e do produto da fracção não assimilada  $1 - AssiEff$  e da fracção não assimilada e não excretada  $1 - \phi_z^{na}$  :

Equação 3-43

$$R_{zoo}^a = \left[ G_{zoo} 1 - AssiEff_{zoo} 1 - \phi_{zoo}^{na} \right]$$

Ou seja, na Equação 3-43, contabiliza-se na respiração somente a parte não assimilada que não é excretada, pois esta calcula-se na Equação 3-44:

Equação 3-44

$$E_z = G_{zoo} 1 - AssiEff_{zoo} \phi_{zoo}^{na}$$

A taxa de mortalidade (Equação 3-45) pode calcular-se a partir da soma de um termo de mortalidade dependente da concentração de oxigénio ( $f(O_2)$ ) (Equação 3-32) e de um termo independente da mesma (Mateus & Neves, in press):

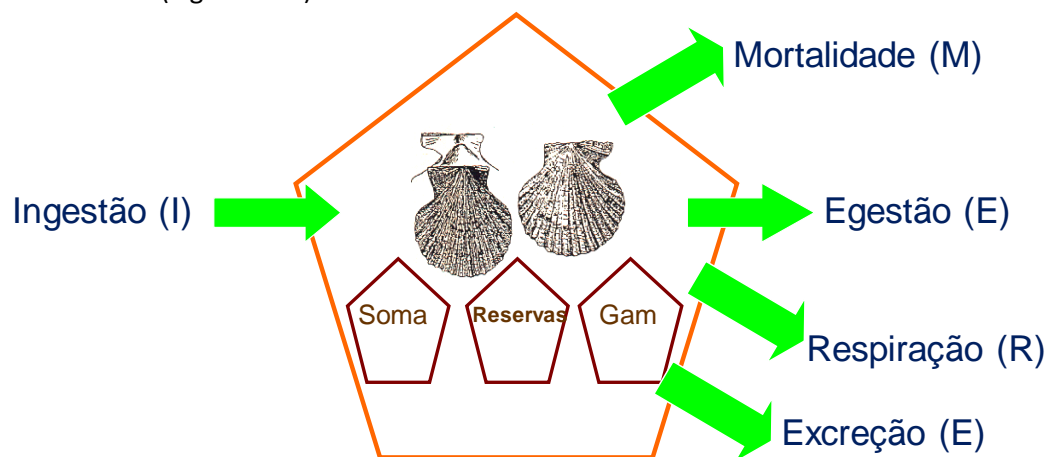
Equação 3-45

$$M_{zoo} = 1 - f(O_2) M_{zoo}^{oxy} + M_{zoo}^{ref}$$

A este termo pode ainda adicionar-se a mortalidade provocada por predadores.

### 3.3.2 Modelos “Dynamic Energy Budget (DEB)”

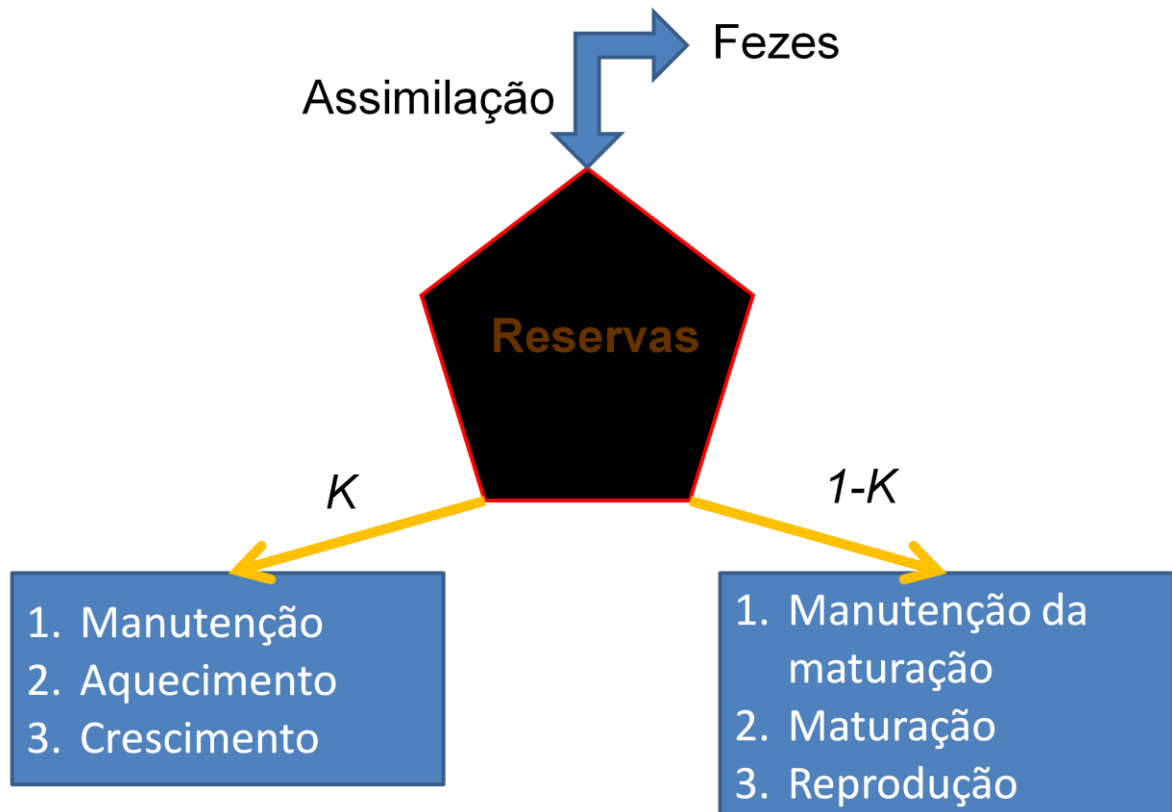
Nestes modelos calcula-se a ingestão em função da abundância de alimento. No entanto, consideram-se diferentes compartimentos dentro do organismo e simula-se a alocação de energia entre os compartimentos. As previsões passam a depender do estado do organismo e não só das condições ambientais (Figura 3-10).



**Figura 3-10** – Nos modelo *DEB*, o número de variáveis é maior do que nos modelos *SFG*, pois o crescimento depende não só das condições ambientais, mas também das condições internas do organismo (ex: quantidades de tecido somático, reprodutor e de reservas).

Existem diversas abordagens que podem ser classificadas como modelos DEB. Aquela que parece ser mais aceite é baseada na teoria *DEB* de Kooijman (Kooijman, 2000). Esta teoria assenta nos seguintes pressupostos:

- i. Cada organismo caracteriza-se por um compartimento estrutural (caracterizado através do respectivo volume ( $V$ )) e por um compartimento de reservas (caracterizado através da quantidade de energia por unidade de  $V$ ).
- ii. A ingestão é proporcional à área estrutural ( $V^{2/3}$ ) do organismo e é função da concentração de alimento.
- iii. Uma fracção fixa da ingestão é acumulada nas reservas cujo consumo é um processo de primeira ordem.
- iv. Uma fracção  $K$  das reservas utilizadas é gasta na manutenção, aquecimento e crescimento do tecido estrutural, uma fracção  $1-K$  é utilizada na maturação e reprodução.
- v. A manutenção é proporcional ao volume estrutural.
- vi. Os organismos passam pelas fases de embrião (não se alimenta nem se reproduz), juvenil (alimenta-se mas não se reproduz) e adulto (alimenta-se e reproduz-se).



**Figura 3-11** - Segundo a teoria DEB de Kooijman, o alimento é assimilado para as reservas e só depois é utilizado, sendo que uma fracção  $K$  do que é utilizado é gasta na manutenção, aquecimento e crescimento e a fracção restante na maturação, manutenção da maturação e na reprodução.

#### **Simbologia utilizada na teoria DEB de Kooijman**

{ } – Variável expressa por unidade de área superficial

[ ] – Variável expressa por unidade de volume estrutural

*Variáveis principais:*

$V$  – Volume estrutural (volume sem reservas e sem tecido reprodutor)

$L$  – comprimento

$[E]$  – Densidade de reservas [ $JL^{-3}$ ]

*Parâmetros:*

$\delta$  – Factor de forma (“Shape factor”)

$j_x$  - Taxa de ingestão [ $JT^{-1}$ ]

$\{j_{x_m}\}$  - Taxa máxima de ingestão por unidade de área [ $JT^{-1}L^{-2}$ ]

$\dot{P}_A$  - Taxa de absorção [ $JT^{-1}$ ]

$\{\dot{P}_{A_m}\}$  - Taxa máxima de absorção por unidade de área [ $JT^{-1}L^{-2}$ ]

$\dot{P}_M$  - Custos de manutenção [ $JT^{-1}L^{-3}$ ]

$\dot{P}_c$  - Taxa de utilização das reservas [ $JT^{-1}$ ]

$K$  – Fracção de  $\dot{p}_c$  utilizada na manutenção e crescimento

$[E_G]$  – Custos energéticos do crescimento por unidade de crescimento em volume estrutural  $[JL^{-3}]$

$[E_m]$  - Densidade máxima de reservas  $[JL^{-3}]$

### Equações na teoria DEB de Kooijman

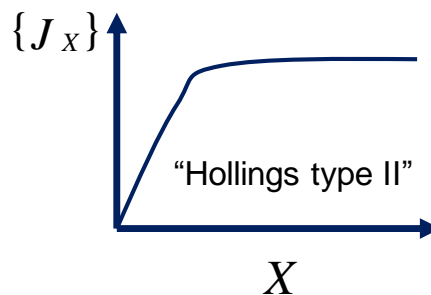
A ingestão é proporcional à área estrutural ( $V^{2/3}$ ) do organismo e é função assintótica da concentração de alimento (Figura 3-12):

Equação 3-46

$$\dot{J}_X = \{\dot{J}_{Xm}\} f V^{2/3} \quad \text{Ingestão}$$

Equação 3-47

$$f = \frac{X}{X_k + X}$$



**Figura 3-12** – Relação entre a taxa de ingestão e a concentração de alimento assumida na teoria de Kooijman.

Equação 3-48

$$\dot{P}_A = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{2/3} \quad \text{Absorção}$$

Equação 3-49

$$\frac{d E}{dt} = \frac{\dot{P}_A}{V} - c E \quad \text{Variação da energia contida nas reservas ao longo do tempo}$$

O crescimento exprime-se através da variação do volume estrutural  $\frac{dV}{dt}$  que se pode relacionar com o comprimento através do factor de forma (ver Figura 3-13):

Equação 3-50

$$V = \delta L^3$$

Equação 3-51

$$\frac{d E}{dt} = \frac{\dot{P}_A}{V} - c E = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{-1/3} - c E$$

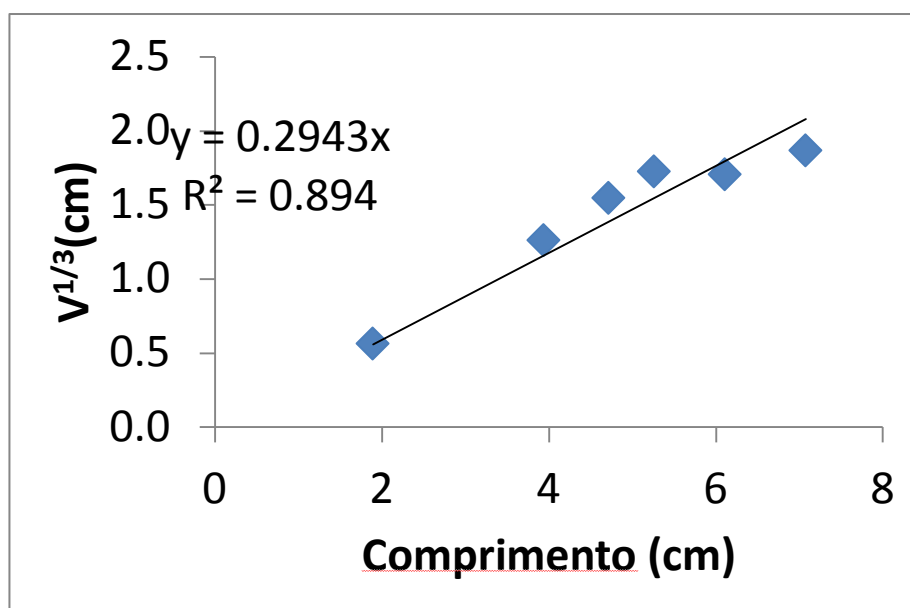
Quando a densidade de alimento é muito elevada pode assumir-se que:

$$\frac{d E}{dt} = 0 \wedge f = 1$$

Nesse caso,  $[E]$  atinge o seu valor assintótico  $[Em]$ :

Equação 3-52

$$c[Em] = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{-1/3} \Leftrightarrow c = \frac{\{\dot{P}_{Am}\} f V^{-1/3}}{[Em]}$$



**Figura 3-13** – O factor de forma pode ser obtido a partir de uma regressão entre o volume estrutural elevado a 1/3 e o comprimento dos organismos. O exemplo apresentado refere-se à espécie *Mytilus galloprovincialis*.

Donde,

Equação 3-53

$$\frac{d E}{dt} = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{-1/3} - \frac{\{\dot{P}_{Am}\} V^{-1/3}}{[Em]} E \Leftrightarrow \frac{d E}{dt} = \{\dot{P}_{Am}\} V^{-1/3} \left( f - \frac{E}{[Em]} \right)$$

Por outro lado, sabendo que  $\dot{P}_c$  corresponde à utilização das reservas em  $JT^{-1}$ , a variação do total de reservas (J), depende da diferença entre a assimilação e o consumo das reservas:

Equação 3-54

$$\dot{P}_c = \dot{P}_A - \frac{dE}{dt}$$

Considerando que o total de reservas é o produto do volume estrutural pela quantidade de reservas por unidade desse mesmo volume ( $E = V[E]$ ):

**Equação 3-55**

$$\dot{P}_c = \dot{P}_A - \frac{d V E}{dt} \Leftrightarrow$$

**Equação 3-56**

$$\dot{P}_c = \dot{P}_A - E \frac{dV}{dt} - V \frac{d E}{dt} \Leftrightarrow$$

**Equação 3-57**

$$\dot{P}_c = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{2/3} - E \frac{dV}{dt} - V \{\dot{P}_{Am}\} V^{-1/3} \left( f - \frac{E}{[Em]} \right) \Leftrightarrow \text{(considerando a Equação 3-48 e a}$$

Equação 3-53)

**Equação 3-58**

$$\dot{P}_c = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{2/3} - E \frac{dV}{dt} - \{\dot{P}_{Am}\} V^{2/3} \left( f - \frac{E}{[Em]} \right) \Leftrightarrow$$

**Equação 3-59**

$$\dot{P}_c = \{\dot{P}_{Am}\} f V^{2/3} - E \frac{dV}{dt} - \{\dot{P}_{Am}\} f V^{2/3} + \frac{\{\dot{P}_{Am}\} V^{2/3} E}{[Em]} \Leftrightarrow$$

**Equação 3-60**

$$\dot{P}_c = \frac{\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} - E \frac{dV}{dt}$$

Considerando que  $\dot{P}_c$  se refere à utilização das reservas e que  $K$  é a parte dessa utilização que é gasta no crescimento, manutenção e regulação térmica:

**Equação 3-61**

$$K \dot{P}_c = E_G \frac{dV}{dt} + \dot{P}_M V + \{\dot{P}_T\} V^{2/3} \Leftrightarrow$$

**Equação 3-62**

$$\frac{K \{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} - K E \frac{dV}{dt} = E_G \frac{dV}{dt} + \dot{P}_M V + \{\dot{P}_T\} V^{2/3} \Leftrightarrow$$

**Equação 3-63**

$$- E_G \frac{dV}{dt} - K E \frac{dV}{dt} = \dot{P}_M V + \{\dot{P}_T\} V^{2/3} - \frac{K \{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} \Leftrightarrow$$

Equação 3-64

$$-\frac{dV}{dt} E_G + K E = \dot{P}_M V + \{\dot{P}_T\}V^{2/3} - \frac{K\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} \Leftrightarrow$$

Finalmente, chega-se a uma equação para o volume:

Equação 3-65

$$\frac{dV}{dt} = \frac{K\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3} / E_M - \dot{P}_M V - \{\dot{P}_T\}V^{2/3}}{E_G + K E}$$

Combinando a Equação 3-60 com a Equação 3-65 obtém-se:

Equação 3-66

$$\dot{P}_c = \frac{\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} - E \frac{K\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3} / E_M - \dot{P}_M V - \{\dot{P}_T\}V^{2/3}}{E_G + K E} \Leftrightarrow$$

Equação 3-67

$$\dot{P}_c = \frac{\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3} E_G + K E - E_M E K\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3} / E_M + E_M E \dot{P}_M V + E_M E \{\dot{P}_T\}V^{2/3}}{E_M E_G + K E} \Leftrightarrow$$

Equação 3-68

$$\dot{P}_c = \frac{\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} \left( \frac{E_G + K E - K E}{E_G + K E} \right) + \frac{E \dot{P}_M V + E \{\dot{P}_T\}V^{2/3}}{E_G + K E} \Leftrightarrow$$

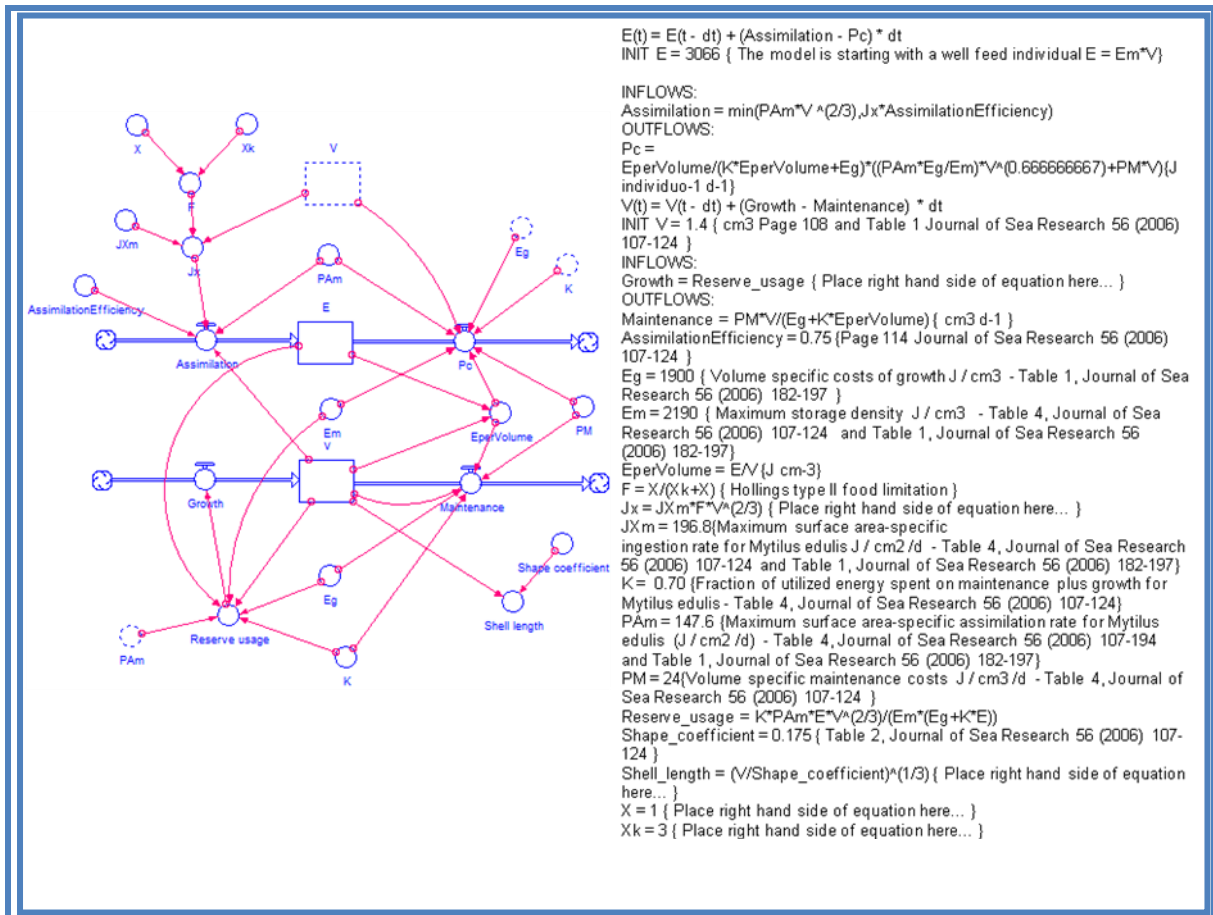
Equação 3-69

$$\dot{P}_c = \frac{\{\dot{P}_{Am}\} E V^{2/3}}{E_M} \left( \frac{E_G}{E_G + K E} \right) + \frac{E \dot{P}_M V + E \{\dot{P}_T\}V^{2/3}}{E_G + K E} \Leftrightarrow$$

Equação 3-70

$$\dot{P}_c = \frac{E}{E_G + K E} \left( \frac{\{\dot{P}_{Am}\} E_G V^{2/3}}{E_M} + \dot{P}_M V + \{\dot{P}_T\}V^{2/3} \right)$$

Assim, chega-se a uma solução para a utilização das reservas que pode ser utilizada na Equação 3-54 para calcular a variação do total de reservas (E) em ordem ao tempo e, por integração, o valor de E num determinado momento. Dividindo este valor por V, obtido a partir da Equação 3-65, calcula-se a densidade de reservas [E].



Software: DebModel.stm

### 3.4 Bibliografia

1. Andersen, V., Nival, P., 1989. Modelling of phytoplankton population dynamics in an enclosed water column. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 69, 625–646.
2. Baretta-Bekker, J. G., Baretta, J. W., Ebenhoh, W., 1997. Microbial dynamics in the marine ecosystem model ERSEM ii with decoupled carbon assimilation and nutrient uptake. *J. Sea Res.* 38: 195–211.
3. Baretta-Bekker, J. G., Baretta, J. W., Hansen, A.S., Riemann, B., 1998. An improved model of carbon and nutrient dynamics in the microbial food web in marine enclosures. *Aquatic Microbial Ecology* 14: 91-108.
4. Calado, G., Duarte, P., 2000. Modelling growth of *Ruppia cirrosa*. *Aquatic Botany* 68: 29-44.
5. Droop, M.R., 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.* 9: 264-272.
6. Duarte, P., 1995. A mechanistic model of the effects of light and temperature on algal primary productivity. *Ecol. Modell.* 82: 151-160.
7. Duarte, P., Ferreira, J.G., 1997. Dynamic modelling of photosynthesis in marine and estuarine ecosystems. *Environ. Modell. and Assess.* 2: 83-93.
8. Duarte, P., 2005. Photosynthesis-Irradiance Relationships in Marine Microalgae. Chapter 17, p 639 - 670, Vol 2. In: D.V. Subba Rao (ed.), *Algal Cultures Analogues of Blooms and Applications*. Science Publishers Enfield (NH), USA, Plymouth, UK.
9. Fernández-Reiriz, M., Duarte, P., Labarta, U., 2007. Modelos de comportamiento alimentario en el mejillón de las Rías de Galicia, p. 195-223. In: Antonio Figueras (ed.), *Biología y cultivo del mejillón (Mytilus galloprovincialis) en Galicia*. Biblioteca de Ciencias, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
10. Flynn, K.J., 2010. Ecological modelling in a sea of variable stoichiometry: Dysfunctionality and the legacy of Redfield and Monod. *Progress in Oceanography* 84: 52–65.
11. Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Modell.* 115: 129–148.
12. Hawkins, A.J.S, Duarte, P., Fang, J.G., Pascoe, P.L., Zhang, J.H., Zhang, X.L., Zhu, M.Y., 2002 functional model of responsive suspension-feeding and growth in bivalve shellfish, configured and validated for the scallop *Chlamys farreri* during culture in China. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 281, 13-40.
13. Jassby, A.D., Platt, T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540-547.
14. Kooijman, S.A.L.M., 2000. *Dynamic and energy mass budgets in biological systems*. Cambridge University Press.
15. Jorgensen, S.E., Bendoricchio, G., 2001. *Fundamentals of ecological modelling*. Elsevier Science.
16. Langdon C 1993. The significance of respiration in production measurements based on oxygen. *ICES mar. Sci. Symp.* 197: 69-78.
17. Macedo, M.F., Duarte, P., Ferreira, J.G., 2002. The influence of incubation periods on photosynthesis-irradiance curves. *Journal of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 274: 99-118.
18. Macedo, F., Duarte, P., 2006. Phytoplankton production modeling in three marine ecosystems – static versus dynamic approach. *Ecol. Modell.* 190: 299-316.
19. Mateus, M., Neves, R., in press. A process-oriented model of pelagic biogeochemistry for marine systems. Part I: Model description. *Journal of Marine Systems*.

20. Plus, M., Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J-M., Auby, I., 2003. Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (*Zostera noltii* Hornem.): application to the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Ecol. Modell.* 161: 213-238.
21. Scholten, H., Smaal, A.C., 1999. The ecophysiological response of mussels (*Mytilus edulis*) in mesocosms to a range of inorganic nutrient loads: simulations with the model EMMY. *Aquat. Ecol.* 33, 83–100.
22. Slobodkin, L.B., Richman, S., 1961. Calories/gm in
23. Steele, J.H. 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 7: 137-150.
24. Thingstad, T.F., 1987. Utilization of N, P, and organic C by heterotrophic bacteria. I. Outline of a chemostat theory with a consistent concept of 'maintenance' metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35: 99-109.
25. Vichi, M., Pinardi, N., Masina, S., 2007. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory. *J. Mar. Sys.* 64: 89–109.

## 4 Modelos aplicados ao estudo da dinâmica de populações

Neste capítulo são apresentados diversos modelos de dinâmica de populações, incluindo: modelos de crescimento sem regulação e com regulação, para populações uniformes, e modelos de crescimento para populações estruturadas. São apresentados os conceitos e as equações e é disponibilizado software para testar diversos exemplos. Os exemplos apresentados podem ser encontrados em diversas obras de Ecologia e de modelação (exemplos: Akcakaya et al., 1999; Krebs, 2001; Coulson & Godfray, 2007; Otto & Day, 2007).

Os modelos de dinâmica de populações podem ser integrados com os modelos descritos no Capítulo 3 e que permitem calcular taxas de crescimento que fazem parte integrante de alguns dos exemplos que serão descritos nos parágrafos seguintes. Estas taxas de crescimento podem reflectir, por exemplo, o “Scope for growth” ou o aumento de volume estrutural (Equação 3-38 e Equação 3-65). De forma semelhante, as taxas de mortalidade podem ter uma componente fisiológica tratada no capítulo anterior (cf. - Equação 3-21, Equação 3-34 e Equação 3-45) e uma componente devida ao consumo por outros organismos que será tratada no capítulo 5.1 sobre os modelos predador-presa. Nos exemplos do presente capítulo as taxas de crescimento e de mortalidade são tratadas como parâmetros para simplificar a discussão em torno da dinâmica das populações.

### 4.1 Modelos de crescimento sem regulação para populações uniformes

Nestes modelos não há nenhum mecanismo de regulação do aumento/diminuição da população em função da sua dimensão, ou seja, algo que iniba/estimule o aumento quando a dimensão é elevada/reduzida. Nestes modelos considera-se a população como um conjunto uniforme de indivíduos, não havendo distinção de classes etárias, de peso, tamanho, etc.

Entre dois instantes ( $t$  e  $t+1$ ), a população só pode variar devido aos Nascimentos ( $B$ ), Mortes ( $M$ ), Imigrantes ( $I$ ) e Emigrantes ( $E$ ):

Equação 4-1

$$N_{t+1} = N_t + B - M + I - E$$

Os parâmetros populacionais são expressos como taxas, e não como número absoluto de indivíduos.

Exemplos:

Fecundidade ( $f$ ) = nº de indivíduos produzidos por cada indivíduo presente no tempo ( $t$ ), e que sobrevive até ao tempo ( $t + 1$ ).

Sobrevivência ( $s$ ) = nº de indivíduos presentes em ( $t$ ) que sobrevivem até ( $t + 1$ ), por cada indivíduo presente em ( $t$ ).

Numa população fechada (*sem emigrantes nem imigrantes*), o modelo populacional fica:

Equação 4-2

$$N_{t+1} = N_t \cdot s + N_t \cdot f$$

Pode simplificar-se, fazendo

**Equação 4-3**

$$N_{t+1} = N_t \cdot (s + f) = N_t \cdot R$$

Com  $R$  = taxa finita de incremento populacional

Se  $R > 1$  a população cresce (Figura 4-1 – Diminuição (esquerda) ou aumento (direita) geométrico de uma população com  $R < 1$  e  $R > 1$ , respectivamente. e Figura 4-2).

Se  $R = 1$  a população mantém-se estável.

Se  $R < 1$  a população diminui (Figura 4-1 e Figura 4-3).

A Equação 4-4 representa o **modelo geométrico**. Este modelo permite calcular o efectivo populacional ao fim de  $n$  intervalos de tempo, relativamente a um momento inicial  $t$ :

Em  $t + 1$

**Equação 4-4**

$$N_{t+1} = N_t \cdot R$$

Em  $t + 2$

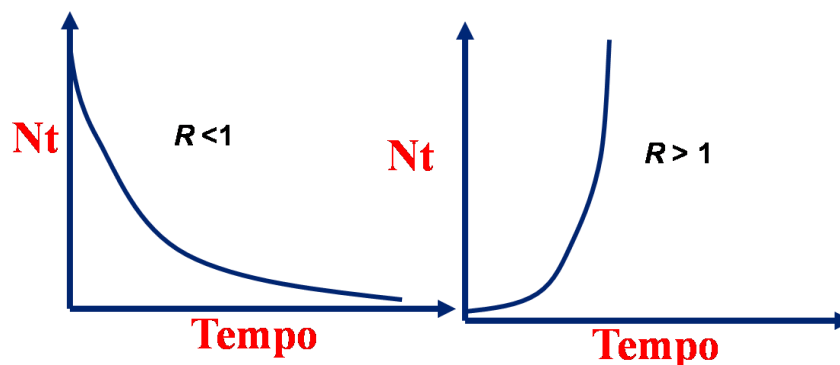
**Equação 4-5**

$$N_{t+2} = N_{t+1} \cdot R = N_t \cdot R \cdot R$$

E em  $t + n$

**Equação 4-6**

$$N_{t+n} = N_t \cdot R^n$$



**Figura 4-1** – Diminuição (esquerda) ou aumento (direita) geométrico de uma população com  $R < 1$  e  $R > 1$ , respectivamente.

Pressupostos do modelo geométrico:

- (1) Não existem limites para o crescimento. O crescimento ou declínio exponencial prosseguem por um período indefinido.
- (2) Todos os indivíduos na população são iguais. Por exemplo, não existe estrutura etária ou dimensional.
- (3) A população é fechada e consiste numa única unidade espacialmente homogénea.

- (4) Os nascimentos e as mortes na população podem ser aproximados como pulsos de reprodução e mortalidade.
- (5) Não existe variabilidade dos parâmetros populacionais devido a factores ambientais
- (6) A população pode ser descrita por um número real. Ou seja, não há problema em considerar valores como 2.3 indivíduos.

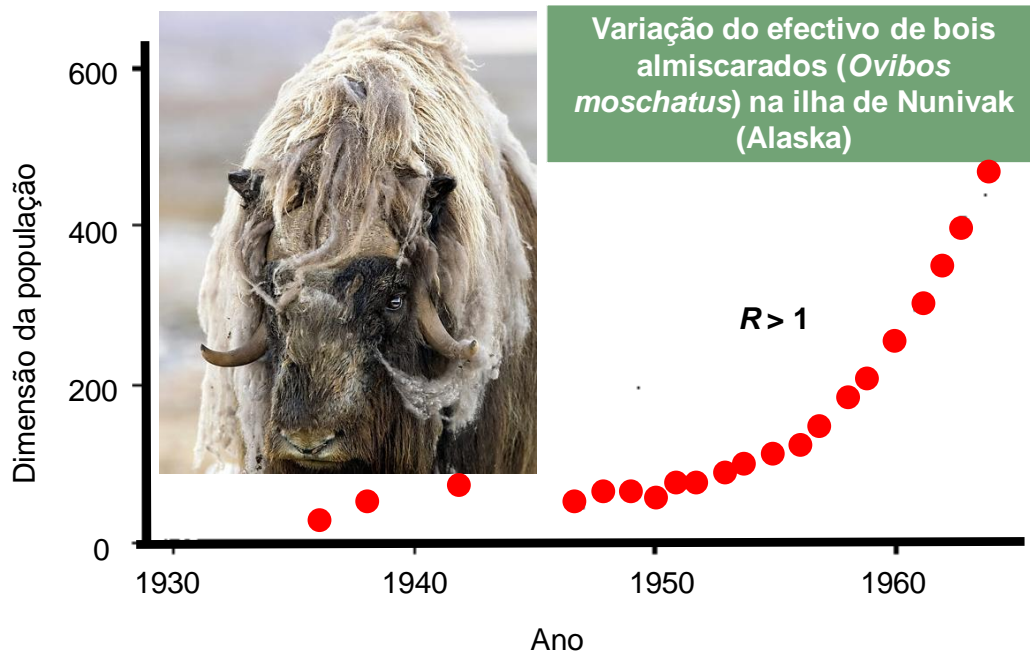


Figura 4-2 – Exemplo de uma população com crescimento geométrico.

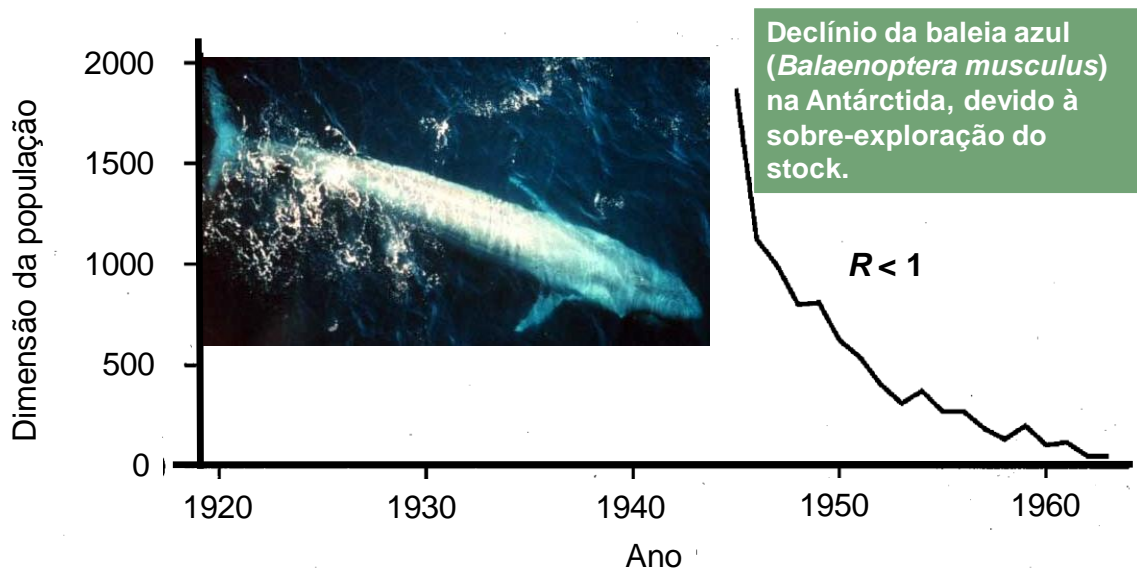


Figura 4-3 – Exemplo de uma população com diminuição geométrica da abundância.

Cálculo do tempo de duplicação de uma população que cresce geometricamente com  $R$  constante:

$$\begin{aligned}
 N_t &= N_0 \cdot R^t \\
 N_t / N_0 &= 2 = R^t \\
 t \cdot \ln(R) &= \ln(2) \\
 t &= \ln(2) / \ln(R)
 \end{aligned}$$

A saída e entrada de indivíduos na população pode ser adicionada ao modelo geométrico:

**Equação 4-7**

$$N_{t+1} = N_t \cdot s + N_t \cdot f - N_t \cdot e + N_t \cdot i$$

$e$  = taxa de emigração (ou exploração)

$i$  = taxa de imigração (ou translocação)

Numa população sem imigração, a taxa máxima de remoção de indivíduos ( $e$ ) que permite a estabilidade da população, tem que ser tal que  $R = 1$ .

$$R = f + s - e = 1$$

$$e = f + s - 1$$

No modelo anterior a abundância pode ser tratada como uma variável discreta ou como uma variável contínua. Quando a abundância é expressa em número de indivíduos, trata-se de uma variável discreta. Quando é expressa em biomassa, trata-se de uma variável contínua. No modelo seguinte – **modelo exponencial** - a abundância é tratada como uma variável contínua e utilizam-se equações diferenciais para a descrever em ordem ao tempo. Tal como nos exemplos anteriores, neste modelo não se considera qualquer limitação ou factor regulador do crescimento/diminuição da abundância. A variação do número de indivíduos ou da biomassa em ordem ao tempo depende somente dos indivíduos já existentes e da taxa intrínseca de crescimento. Estes modelos são aplicáveis a populações que se reproduzam (quase) continuamente.

O modelo exponencial pode representar-se pelo diagrama da Figura 4-4. Este diagrama pode descrever-se através de uma equação de “balanço de massa”:

**Equação 4-8**

$$\frac{dN}{dt} = Input - Output$$

O “Input” e ou “Output” podem exprimir-se por:

**Equação 4-9**

$$Input = f N_t = aN_t$$

**Equação 4-10**

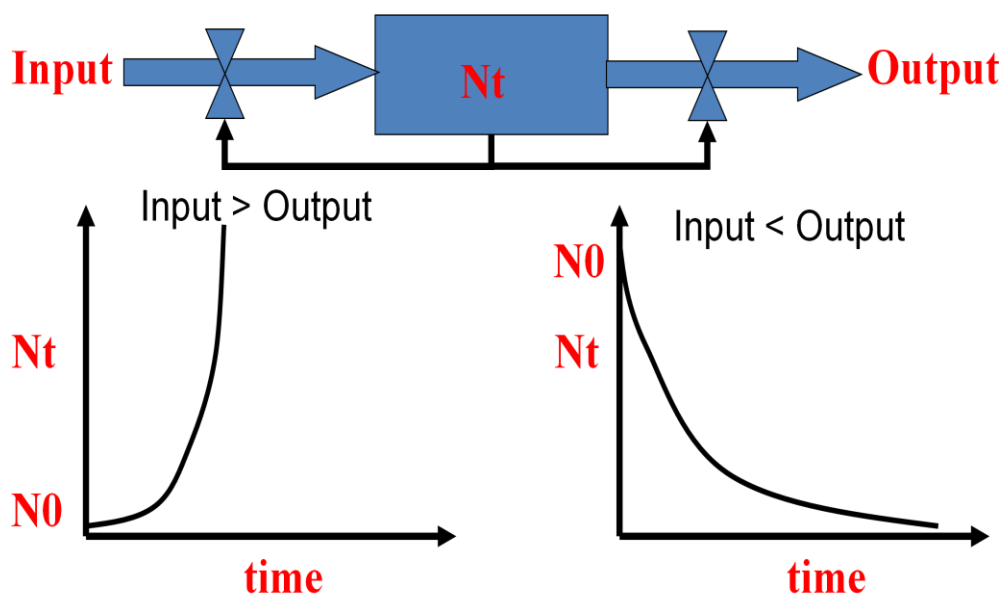
$$Output = e N_t = bN_t$$

Combinando as equações anteriores, obtém-se:

Equação 4-11

$$\frac{dN}{dt} = aN_t - bN_t = a - b N_t$$

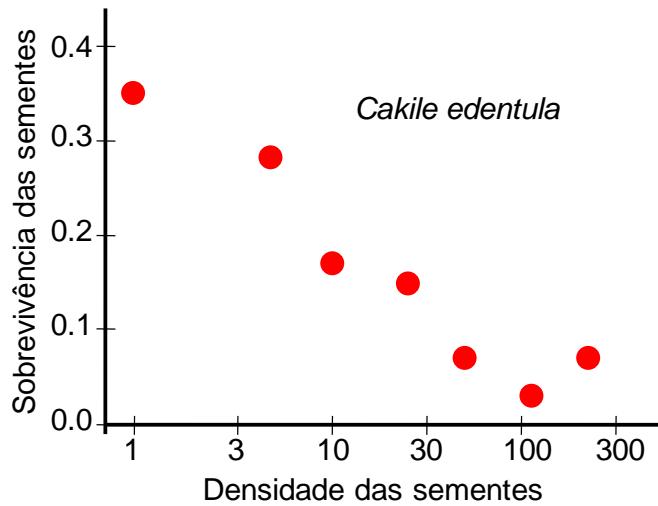
Esta equação pode ser resolvida conforme demonstrado na Equação 2-7 (cf. – 2.2.2 Sistema com retroacções).



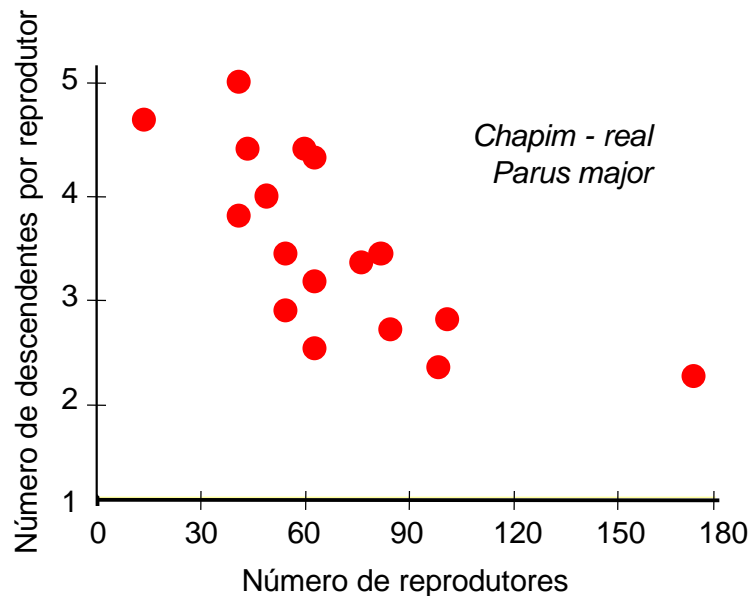
**Figura 4-4** – O diagrama na parte superior da figura representa uma população (caixa), um fluxo de entrada de indivíduos (input), devido à reprodução, e outro de saída (output), devido à mortalidade. As setas a negro representam retroacções entre o número de indivíduos e os fluxos reprodutivos e de mortalidade. Os gráficos sob o diagrama demonstram o aumento (esquerda) e a diminuição (direita) exponencial do efectivo da população em ordem ao tempo, consoante o “input” seja maior ou menor do que o “output” de indivíduos para a população.

## 4.2 Modelos de crescimento com regulação para populações uniformes

Os modelos analisados até agora assumem que não existem limites para o crescimento populacional. No entanto, existem sempre factores que acabam por limitar o crescimento populacional. As populações podem ser limitadas por factores extrínsecos ou/e por factores intrínsecos. O alimento e/ou o espaço disponível são exemplos de factores extrínsecos. A competição intra-específica por espaço é um exemplo de um factor intrínseco. Um factor é regulador quando inibe a natalidade ou/e aumenta a mortalidade, quando a dimensão populacional aumenta e, vice-versa, quando a população diminui.



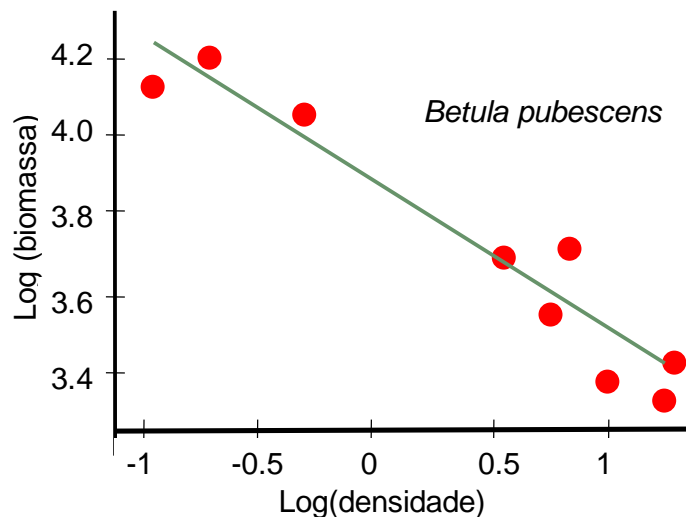
**Figura 4-5** – Relação inversa entre a densidade das sementes e a sua abundância.



**Figura 4-6** – Relação inversa entre a fecundidade e o número de reprodutores numa espécie da avifauna.

Existem dados empíricos que sugerem diversos mecanismos de controlo da densidade. Há casos de plantas em que se observa uma diminuição da sobrevivência das sementes quando a sua densidade aumenta (Figura 4-5). Noutros casos, foi observada uma redução da fecundidade com o aumento de casais reprodutores de certas aves (Figura 4-6). Há ainda a “self-thinning rule”, ou seja, uma diminuição do tamanho dos indivíduos em função da sua densidade, que se observa em diversas espécies de plantas (Figura 4-7). Outros mecanismos em espécies de animais territoriais são: (i) maior empacotamento dos territórios; (ii) diminuição do tamanho dos territórios; (iii) afastamento de indivíduos competitivamente inferiores para habitats sub-óptimos; (iv) aumento da população flutuante. A regulação populacional acontece quando ocorrem fenómenos de retroacção negativa, em que as taxas de crescimento populacional decrescem com o aumento da densidade. A forma exacta da dependência da densidade está relacionada com o tipo de recursos limitantes e

com a ecologia da espécie. Há diversos tipos de competição intra-específica que se usam para descrever fenómenos relacionados com a dependência da densidade e que serão descritos nos parágrafos seguintes.



**Figura 4-7** – Relação logarítmica inversa entre a biomassa individual e a densidade em bétulas (self-thinning).

### Competição tipo “scramble”

Quando os indivíduos de uma população são competitivamente equivalentes, a redução de um recurso limitante afecta todos igualmente:

- i. Se a população for reduzida, todos têm acesso ao recurso, havendo crescimento populacional;
- ii. Se a população for elevada, todos têm falta do recurso, pelo que a população decresce marcadamente.

No caso da competição do tipo “scramble”, o aumento da população pode simular-se com a equação de Ricker, assumindo-se que  $R$  varia inversamente com a dimensão da população (Figura 4-8):

#### Equação 4-12

$$Rt = Rmax^{(1-Nt/K)}$$

e

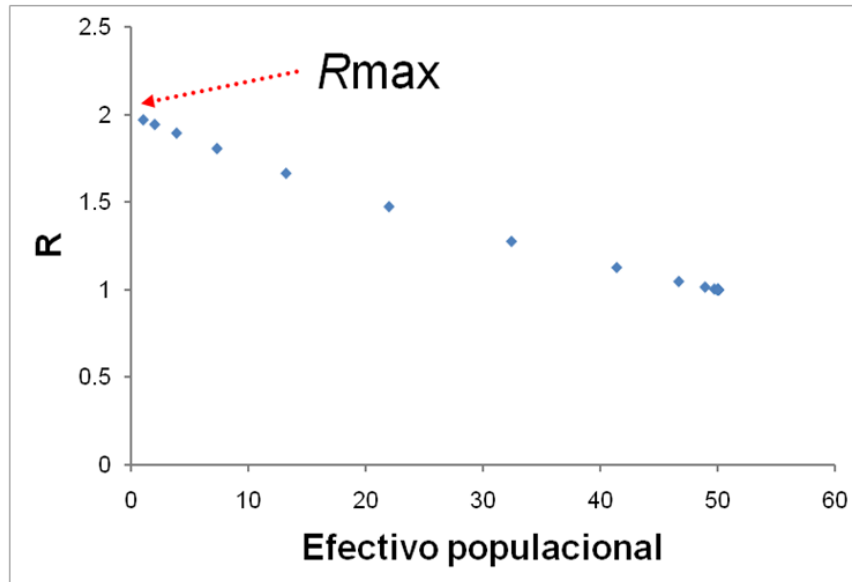
$$N_{t+1} = N_t \cdot Rt$$

Onde;

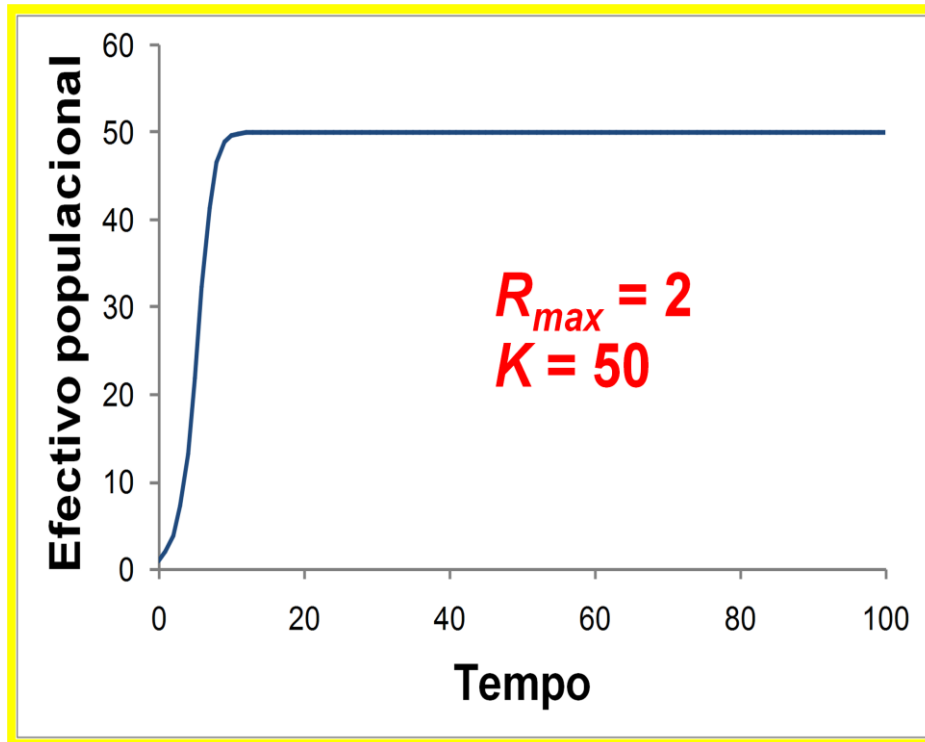
$K$  – Capacidade de carga do meio;  $Rmax$  – Taxa líquida máxima de incremento populacional (obtem-se sob abundâncias muito baixas).

O modelo de Ricker leva a quatro tipos de soluções em função do valor de  $R_{max}$ :

1. Aumento da população e estabilização do seu valor em  $K$  (Figura 4-9);
2. Aumento da população e estabilização do seu valor em  $K$ , após uma série de oscilações amortecidas (Figura 4-10);
3. Aumento da população com oscilações estáveis em torno de  $K$  (Figura 4-11);
4. Variações caóticas na abundância (Figura 4-12).

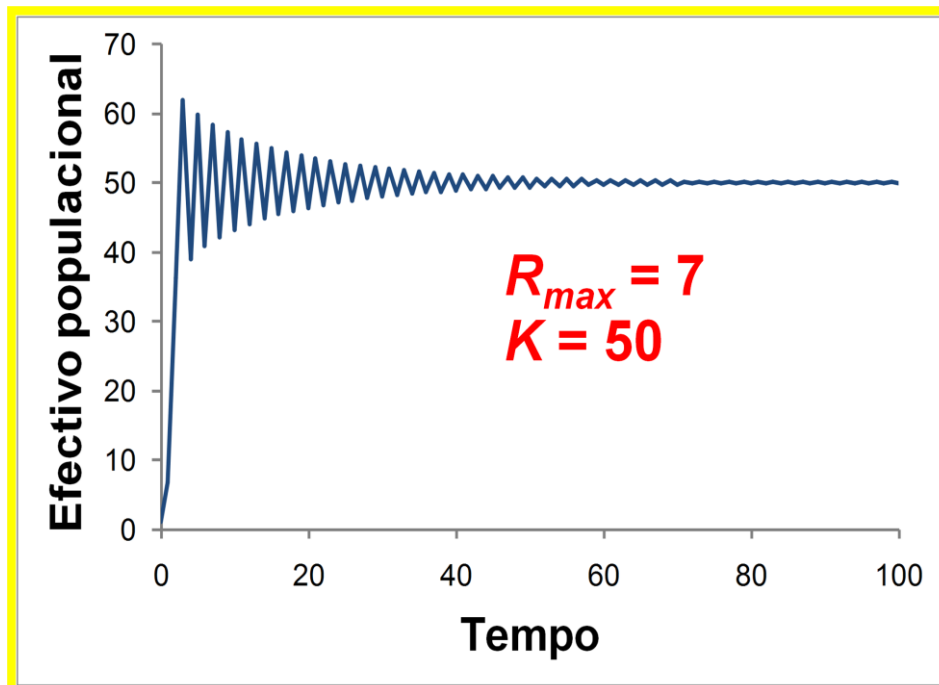


**Figura 4-8** - Relação entre  $R$  e o efectivo populacional prevista pelo modelo de Ricker para  $R_{max} = 2$  e  $K = 50$ .



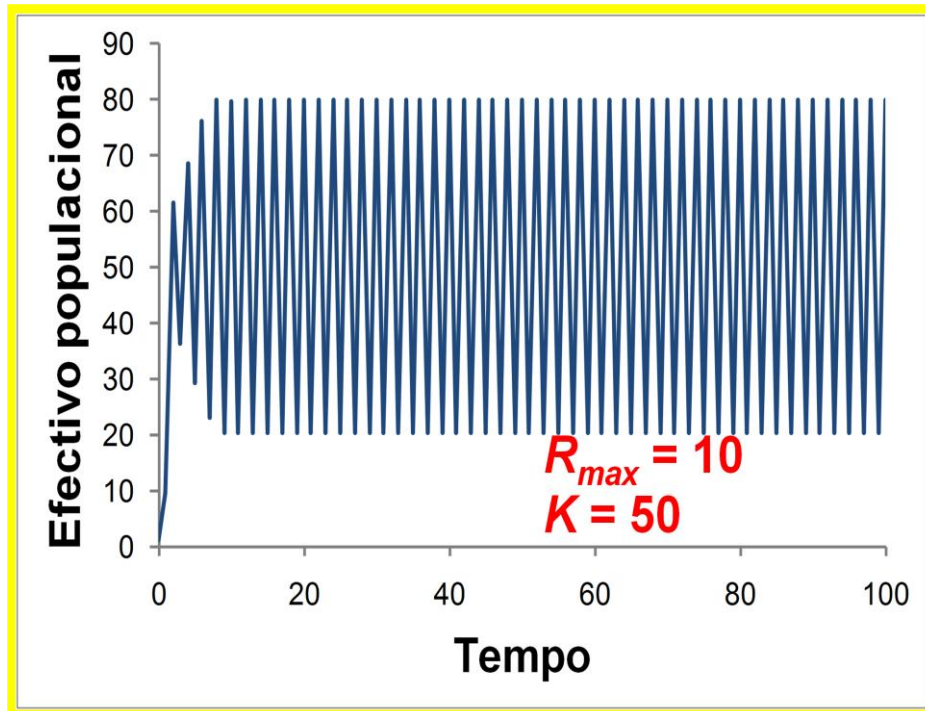
Ver ficheiro: Modelos de crescimento.xlsx

**Figura 4-9** – Crescimento assintótico do efectivo populacional em função do tempo, até à capacidade de carga do meio, previsto pelo modelo de Ricker para os valores de  $R_{max}$  e  $K$  exibidos na figura.

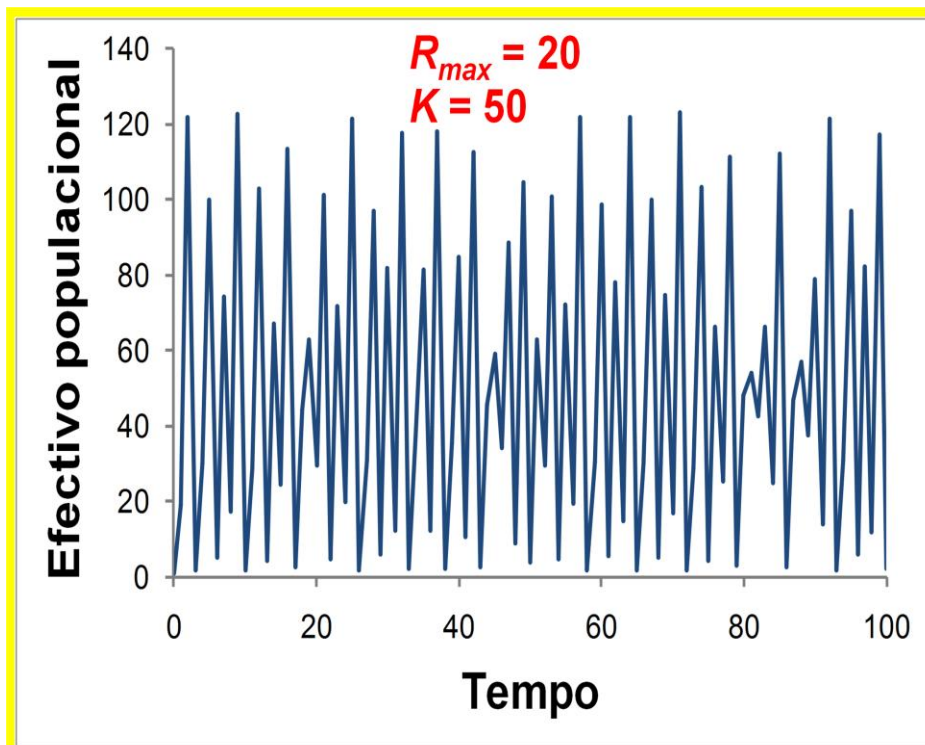


Ver ficheiro: Modelos de crescimento.xlsx

**Figura 4-10** – Estabilização do efectivo populacional ao nível da capacidade de carga do meio, em função do tempo, após algumas oscilações, prevista pelo modelo de Ricker para os valores de  $R_{max}$  e  $K$  exibidos na figura.



**Figura 4-11** – Oscilações do efectivo populacional em função do tempo, em torno da capacidade de carga do meio, previstas pelo modelo de Ricker para os valores de  $R_{max}$  e  $K$  exibidos na figura.



**Figura 4-12** – Oscilações caóticas do efectivo populacional em função do tempo, em torno da capacidade de carga do meio, previstas pelo modelo de Ricker para os valores de  $R_{max}$  e  $K$  exibidos na figura.

### Competição tipo “contest”

Quando os indivíduos são competitivamente assimétricos, a redução de um recurso limitante pode afectar apenas parte dos indivíduos:

- i. Se a população for reduzida, todos têm acesso ao recurso, havendo crescimento populacional;
- ii. Se a população for elevada, os indivíduos dominantes podem manter o acesso ao recurso, sendo os restantes afectados negativamente;
- iii. Estes modelos não “permitem” que a capacidade de carga seja ultrapassada.

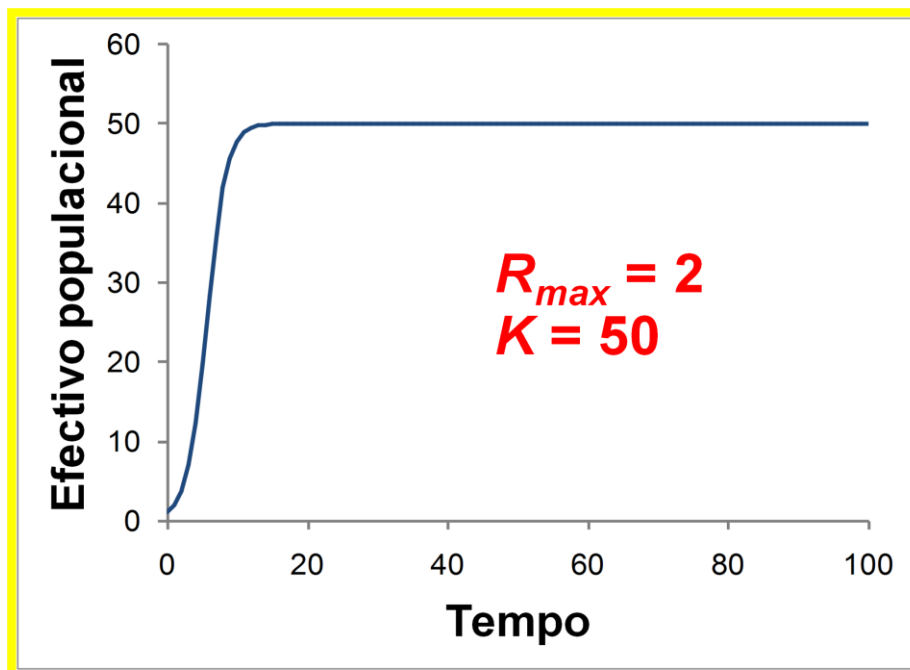
No caso da competição do tipo “scramble”, o aumento da população pode simular-se com a equação de Beverton-Holt:

Equação 4-13

$$R_t = \frac{(R_{max} \cdot K)}{(R_{max} \cdot N_t - N_t + K)}$$

e

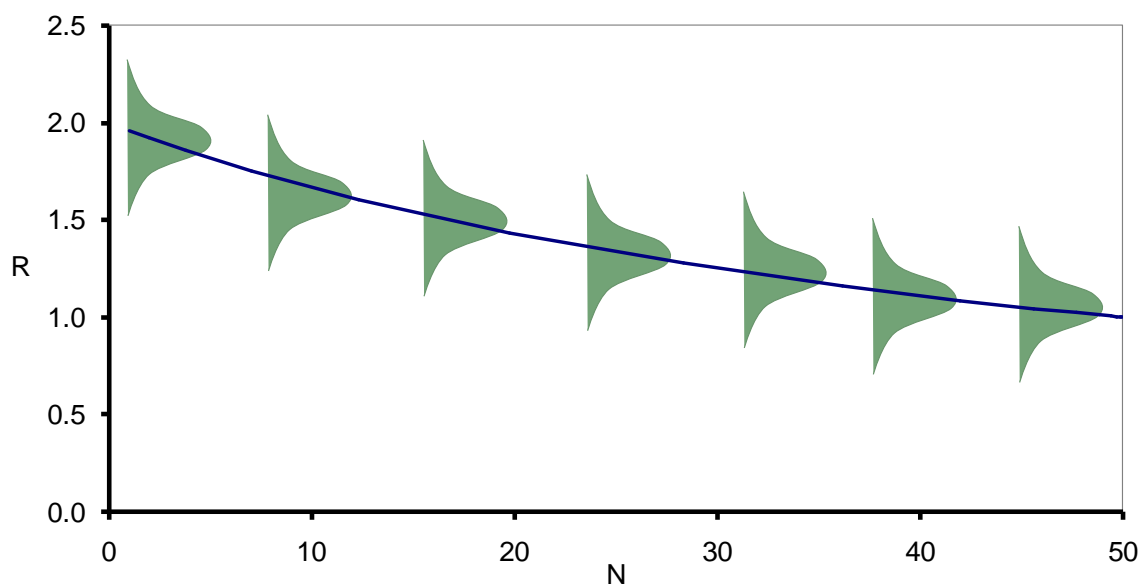
$$N_{t+1} = N_t \cdot R_t$$



Ver ficheiro: Modelos de crescimento.xlsx

**Figura 4-13** - Efectivo populacional em função do tempo, previsto pelo modelo de Beverton-Holt para os valores de  $R_{max}$  e  $K$  exibidos na figura

Nos modelos com dependência da densidade pode introduzir-se variabilidade demográfica (Figura 4-14). A cada nível de abundância pode associar-se uma taxa de crescimento média. A essa média está associado um desvio padrão e uma distribuição de frequências teórica (por exemplo, a distribuição Normal). Estas estatísticas podem ser estimadas com base em dados empíricos. Assim, o modelo pode calcular, para cada nível de abundância, um valor de  $R$  em função da respectiva distribuição de frequências. O valor de  $R$  tenderá para a média, mas poderá variar entre os extremos da referida distribuição. Deste modo, o modelo terá uma componente estocástica e de cada vez que for utilizado produzirá soluções diferentes. Esta componente estocástica será um proxy da variabilidade ambiental, que tem uma influência variável nas taxas de crescimento. Realizando um grande número de simulações e analisando a variabilidade das previsões obtidas, pode permitir avaliar parte da importância da variabilidade ambiental na evolução da população. Além disso, a partir do número de simulações que conduz a determinado tipo de resultado, por exemplo, à extinção ou à explosão demográfica, é possível associar ao referido resultado uma determinada probabilidade.



**Figura 4-14** - Relação entre  $R$  e o efectivo populacional prevista pelo modelo de Beverton-Holt, considerando uma taxa de crescimento média para cada nível de abundância  $N$  que segue uma distribuição normal.

Também se podem introduzir componentes de variabilidade sistemáticas ou estocásticas na capacidade de carga ( $K$ ) (variabilidade ambiental) permitindo, por exemplo:

- ✓ Modelar a degradação ou perda de habitat;
- ✓ Modelar melhorias na qualidade do habitat devidas a medidas de gestão;
- ✓ Modelar flutuações ambientais estocásticas da qualidade do habitat.

### Efeito de Allee

Em populações muito pequenas podem ocorrer fenómenos de *retroacção* positiva, em que as taxas de crescimento populacional decrescem com a diminuição da abundância – dependência inversa da densidade pelas seguintes razões:

- ✓ Dificuldade de encontro entre machos e fêmeas;
- ✓ Efeitos de colónia (e.g., protecção contra predadores);
- ✓ Perda de variabilidade genética;
- ✓ Exploração pelo Homem.

### **Modelo logístico**

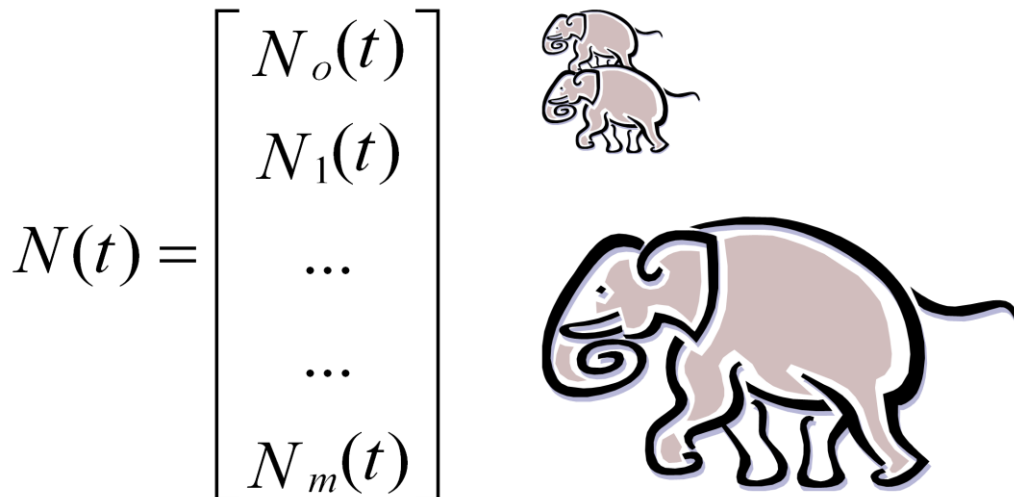
O modelo logístico, desenvolvido pelo matemático belga Pierre Verhulst, no século XIX, foi uma evolução natural do modelo exponencial (cf. - 4.1), resultante da constatação de que nenhuma população pode crescer indefinidamente. Este modelo aplica-se quando a abundância de uma população é representada por uma variável contínua e a sua reprodução é contínua. Mais uma vez, a noção de capacidade de carga é utilizada como forma de limitar o crescimento de uma população. Para detalhes sobre as equações e respectiva resolução ver 2.2.3.

## **4.3 Modelos de crescimento para populações estruturadas**

Nestes modelos, a população é dividida num conjunto de classes de idade, tamanho ou peso e assume-se que os indivíduos de cada classe são iguais. Há dois grupos de modelos para populações estruturadas – modelos baseados em matrizes de transição e modelos baseados em equações diferenciais. A divisão da população em classes torna estes modelos mais realistas do que os modelos anteriores para populações não estruturadas e especialmente úteis quando se pretende utilizar os modelos para testar diferentes medidas de gestão de uma população com vista à sua protecção ou à sua exploração.

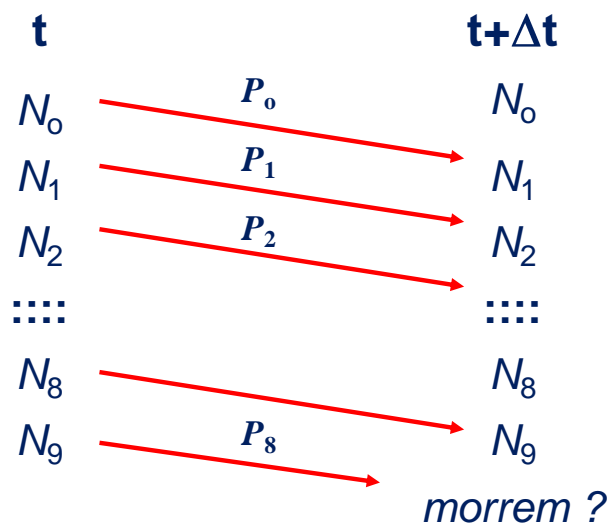
### **4.3.1 Modelos baseados em matrizes de transição**

Nestes modelos, as abundâncias de cada classe representam-se numa matriz vector (Figura 4-15). O elemento essencial é a matriz quadrada de probabilidades de transição dos indivíduos entre as classes em que a população é dividida.

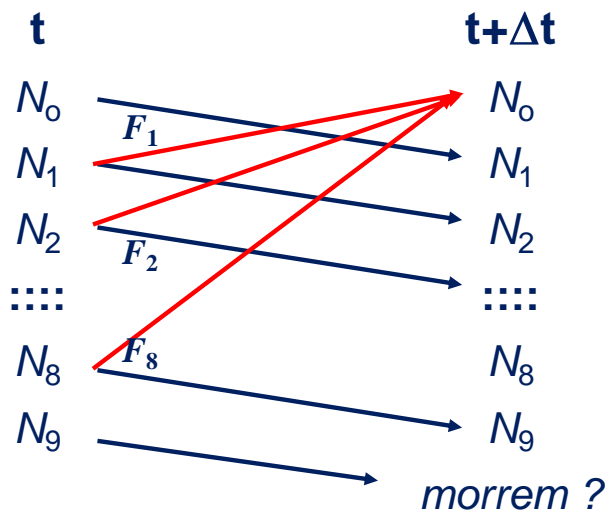


**Figura 4-15** - Matriz - vector de abundâncias: Cada elemento representa o número de indivíduos de cada classe existentes na população no momento t.

Para construir a matriz de transição, importa conhecer as probabilidades de transição entre duas classes consecutivas ao longo do intervalo de tempo  $\Delta t$  (Figura 4-16). Além disso, é necessário conhecer as fecundidades de cada classe ao longo do mesmo intervalo de tempo (Figura 4-17).

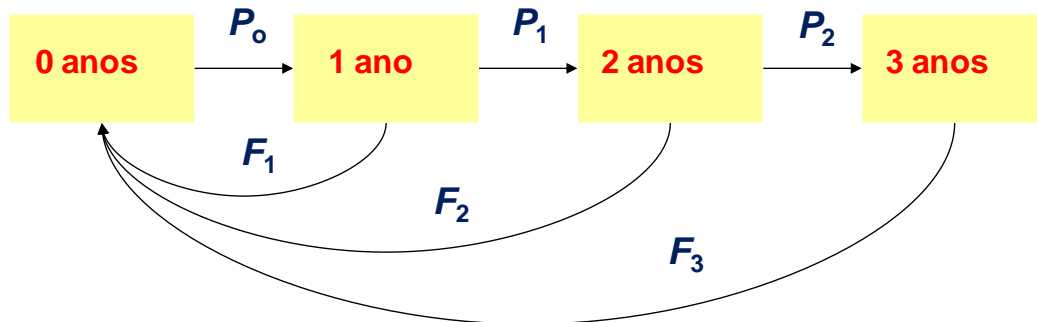


**Figura 4-16** – Probabilidades de transição ( $P$ ) entre classes resultantes do envelhecimento dos indivíduos, no caso de se tratar de classes etárias, ou do crescimento, no caso de se tratar de classes de tamanho ou peso. Os indivíduos que se encontram na última classe podem morrer ao fim do intervalo de tempo  $\Delta t$  ou parte dos mesmos continuar a viver, sendo nesse caso a classe 9 uma classe “aberta”, ou seja, tem o seu limite inferior numa determinada idade, comprimento ou peso e o seu limite superior é “infinito”.



**Figura 4-17** - Transições entre classes resultantes do envelhecimento dos indivíduos, no caso de se tratar de classes etárias, ou do crescimento, no caso de se tratar de classes de tamanho ou peso, e fecundidades ( $F$ ) das diferentes classes (setas a vermelho), ou seja, contribuição de cada classe para a primeira.

Outra forma possível de representar as transições é demonstrada na Figura 4-18. Importa referir que este tipo de modelos pode também aplicar-se a populações divididas entre diferentes fases do ciclo de vida, correspondentes a metamorfoses como, por exemplo, as que ocorrem nos insectos. Nestes casos, cada classe corresponde a uma das fases do ciclo de vida.



**Figura 4-18** – Representação das probabilidades de transição ( $P$ ) e das fecundidades ( $F$ ) para uma população dividida em 4 classes etárias, com base num diagrama de caixas.

As transições representadas nas figuras anteriores podem sintetizar-se na seguinte matriz de transições ou matriz de Leslie (Leslie, 1945, 1948).

$$\begin{bmatrix} 0 & F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix}$$

A abundância das diferentes classes no momento futuro pode ser determinada a partir do produto da matriz de transições pelo vector de abundâncias actuais:

Equação 4-14

$$\begin{bmatrix} N_o(t+1) \\ N_1(t+1) \\ N_2(t+1) \\ N_3(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix} X \begin{bmatrix} N_o(t) \\ N_1(t) \\ N_2(t) \\ N_3(t) \end{bmatrix}$$

Como exemplo, apresenta-se o cálculo relativo à primeira classe:

$$N_o(t+1) = 0 \cdot N_o(t) + F_1 \cdot N_1(t) + F_2 \cdot N_2(t) + F_3 \cdot N_3(t)$$

O último valor da diagonal pode ser maior do que zero, quando os indivíduos da última classe podem sobreviver entre dois momentos de tempo consecutivos:

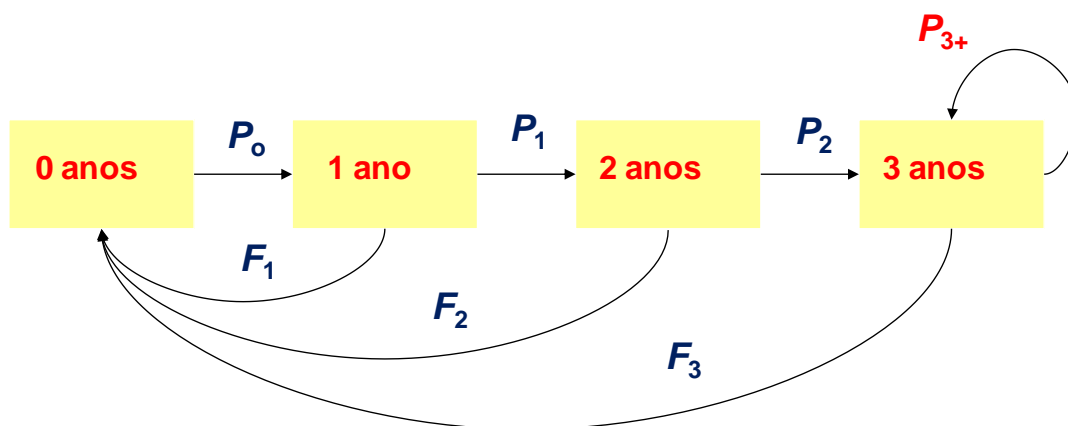
$$\begin{bmatrix} N_o(t+1) \\ N_1(t+1) \\ N_2(t+1) \\ N_3(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & P_{3+} \end{bmatrix} X \begin{bmatrix} N_o(t) \\ N_1(t) \\ N_2(t) \\ N_3(t) \end{bmatrix}$$

Neste caso, o cálculo relativo à última classe fica:

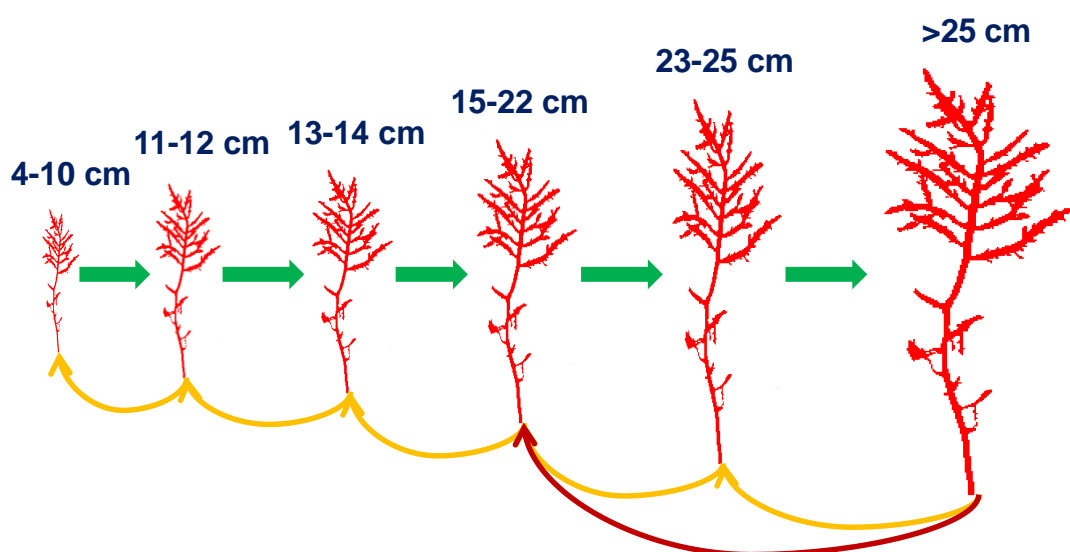
$$N_3(t+1) = 0 \cdot N_o(t) + 0 \cdot N_1(t) + P_2 \cdot N_2(t) + P_{3+} \cdot N_3(t)$$

Representando a população por um diagrama de caixas semelhante ao da Figura 4-18, importa considerar um ciclo na última classe, relativo à permanência de alguns indivíduos na mesma (Figura 4-19).

Quando se consideram classes de tamanho ou peso, podem ocorrer mais transições do que quando se consideram classes etárias. Podem ocorrer transições de classes maiores para classes menores (Figura 4-20).



**Figura 4-19** - Representação das probabilidades de transição ( $P$ ) e das fecundidades ( $F$ ) para uma população dividida em 4 classes etárias, onde a última classe é "aberta", com base num diagrama de caixas (ver texto).



**Figura 4-20** - Neste exemplo representa-se uma população da rodófito *Gelidium sesquipedale* dividida em classes de tamanho e apresentam-se algumas das transições possíveis (adaptado de Santos, 1993).

A matriz de transições relativa ao exemplo da Figura 4-20 é:

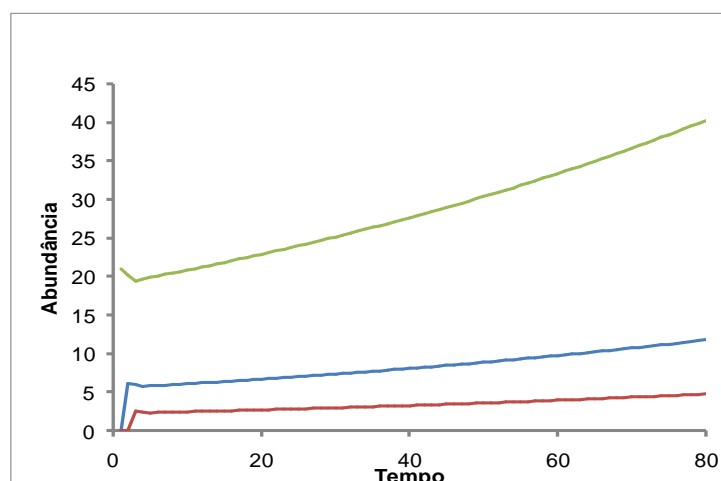
	4-10 cm	11-12 cm	13-14 cm	15-22 cm	23-25 cm	>25 cm
4-10 cm	0.7119	0.6621	0.4636	0.3578	0.3277	0.2857
11-12 cm	0.0929	0.0839	0.0582	0.0439	0.04	0.0343
13-14 cm	0.034	0.0315	0.0222	0.0167	0.0152	0.0128
15-22 cm	0.0198	0.0199	0.0156	0.0138	0.0128	0.0107
23-25 cm	0.0023	0.0025	0.0024	0.0028	0.0028	0.0029
>25 cm	0.0001	0.002	0.0004	0.0008	0.001	0.0017

As probabilidades contidas acima da diagonal principal correspondem a transições de classes de maior dimensão para classes de menor dimensão. Estas transições ocorrem quando uma fronde se quebra. Também há transições que “saltam” uma ou mais classes e que correspondem a um crescimento mais rápido de alguns indivíduos.

Os modelos baseados em matrizes de transição baseiam-se nos seguintes pressupostos:

1. Todos os indivíduos de uma classe são funcionalmente equivalentes;
2. A população é fechada;
3. Não existe variabilidade temporal;
4. Não existe regulação populacional;
5. Apesar dos pressupostos 2), 3) e 4), é possível construir modelos de matrizes que incorporem migração, variabilidade e regulação populacional.

O resultado da multiplicação repetida de uma matriz de Leslie por uma matriz-vector de abundâncias converge para uma estrutura etária estável, ou seja, uma estrutura etária em que a proporcionalidade entre a abundância das diferentes classes permanece constante ao longo do tempo (Figura 4-21). Para um exemplo em Excel de um modelo deste tipo, consultar o ficheiro **Modelos de crescimento com matrizes de Leslie.xlsx**.



**Figura 4-21** – Exemplo da evolução da abundância dos indivíduos pertencentes a diferentes classes de uma população. Numa fase inicial há uma oscilação nas soluções que depois passam a evoluir de forma regular, com um aumento da abundância segundo uma razão (taxa finita de incremento populacional) igual para todas as classes (ver texto).

Quando se atinge a distribuição etária estável, as várias classes crescem a uma taxa constante que é o valor próprio dominante da matriz de transições e corresponde à taxa finita de incremento populacional ( $\lambda$ ).

**Equação 4-15**

$$N(t+1) = L.N(t) = \lambda.N(t)$$

O produto da matriz de Leslie ( $L$ ) pela matriz de abundâncias é igual ao produto de  $\lambda$  pela matriz de abundâncias.

Nos modelos com estrutura etária podem introduzir-se os mesmos tipos de variabilidade que nos modelos para populações não estruturadas

- ✓ Variabilidade demográfica;
- ✓ Variabilidade ambiental.

Os parâmetros demográficos podem variar independentemente para cada classe etária, ou estar correlacionados. Em geral considera-se correlação dos parâmetros demográficos (exemplo) :

- ✓ Um ano mau, é mau para todas as classes;
- ✓ Um ano bom, é bom para todas as classes.

**4.3.2 Modelos baseados em equações diferenciais**

Se a variável utilizada para descrever as classes for contínua, como o peso ou o tamanho dos organismos, pode utilizar-se uma equação diferencial para descrever a dinâmica da população (modelo de McKendrick-von Foster):

**Equação 4-16**

$$\frac{dn_{y,t}}{dt} + g \frac{dn_{y,t}}{dy} = -\mu n_{y,t}$$

$$n_{0,t} = \int_{y=0}^{\infty} b_y n_{y,t} dy$$

Onde,

$n$  – representa o número de indivíduos em cada classe;  $y$  – representa o tamanho ou peso da classe;  $t$  – representa o tempo;  $g$  corresponde à taxa de crescimento ou de aumento de peso;  $\mu$  corresponde à taxa de mortalidade. O integral representa o recrutamento, calculado em função da fecundidade ( $b$ ) e da abundância de indivíduos de diferentes tamanhos ou pesos.

A Equação 4-16 pode ser entendida como uma equação de “transporte” dos indivíduos de uns tamanhos ou pesos para outros. O valor de  $g$  pode ser função do tamanho ou peso dos indivíduos. Para resolver a Equação 4-16 pode ser necessário proceder à sua discretização, conforme demonstrado na Figura 4-22.

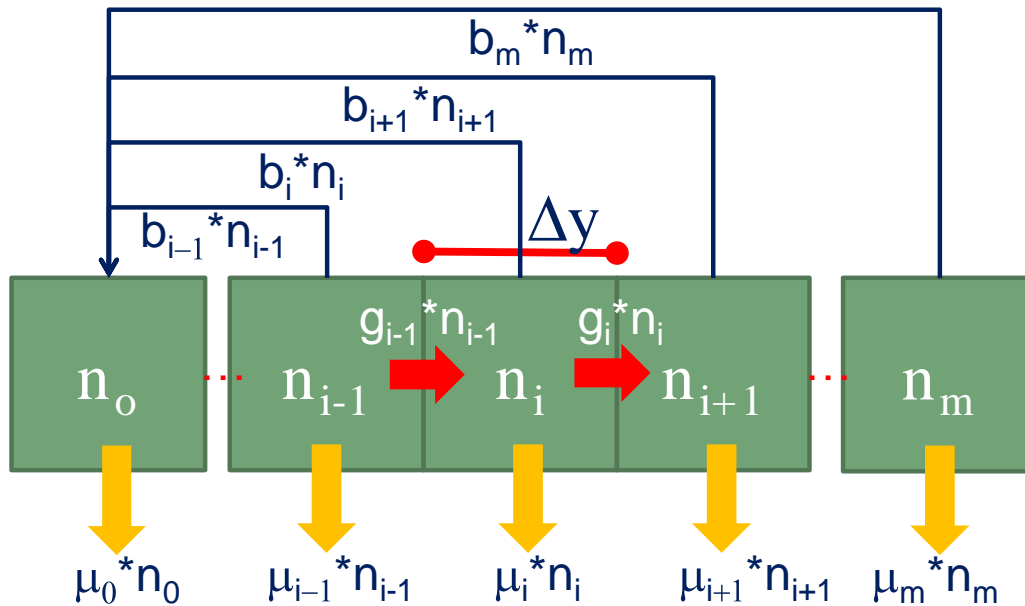


Figura 4-22 – Esquema da discretização da Equação 4-16.

Seguindo a simbologia da Figura 4-22 – Esquema da discretização da Equação 4-16.a Equação 4-16 na forma numérica fica:

Equação 4-17

$$\frac{\Delta n_{y,t}}{\Delta t} + g \frac{\Delta n_{y,t}}{\Delta y} = -\mu n_{y,t}$$

$$n_{0,t} = \sum_{y=0}^m b_y n(y,t) \Delta t$$

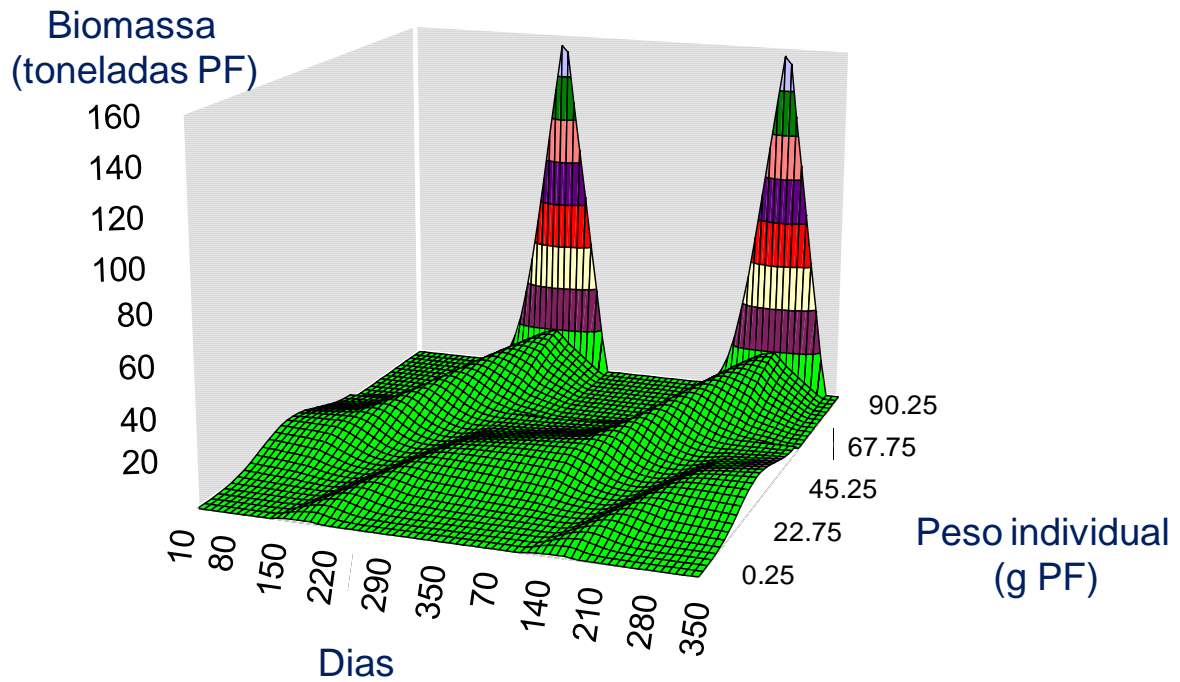
Utilizando um esquema de discretização “upwind” e explícito (cf. - 2.1.1), esta equação pode resolver-se como uma equação às diferenças, conforme se exemplifica de seguida para a classe  $i$ :

Equação 4-18

$$n(i,t + \Delta t) = n(i,t) - \left( \frac{g(i,t)n(i,t) - g(i-1,t).n(i-1,t)}{\Delta y} - \mu n_{i,t} \right) \Delta t$$

Assim, para implementar um modelo deste tipo é necessário considerar tantas equações quantas as classes em que se divide a população. Cada classe pode ser definida em função de gamas de comprimento ou peso, com implicações nas unidades em que se exprimem as taxas de crescimento. Se as classes forem definidas em função de pesos, o produto do número de indivíduos de cada classe pelo peso médio da mesma pode usar-se como estimativa da biomassa de cada classe. Para um exemplo ver Ferreira et al. (1998) e a Figura 4-23 - Simulação do crescimento de uma população de ostras ao longo de dois anos. Exemplo retirado de Ferreira et al. (1998).. Para um exemplo de um modelo deste tipo implementado no Stella, consultar o ficheiro:

**McKendrick-von Foster.STM.**



**Figura 4-23** - Simulação do crescimento de uma população de ostras ao longo de dois anos. Exemplo retirado de Ferreira et al. (1998). Um dos eixos horizontais representa o tempo em dias (o período simulado corresponde a dois anos) e o outro eixo representa a dimensão das ostras. O eixo vertical representa a biomassa total de ostras de cada classe de tamanho. As “elevações” representadas no gráfico correspondem a dois ciclos de crescimento de uma população de ostras numa zona de moluscicultura.

## 4.4 Bibliografia

1. Akcakaya, H. R., Burgman, M.A., Ginzburg, L.R., 1999. Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises Using Ramas Ecolab 2.0, Sinauer Associates, Inc., Publishers.
2. Coulson, T., Godfray, H.C.J., 2007. Single-species dynamics in R. May & A. McLean (eds.), Theoretical Ecology, Principles and Applications., pp. 17-34. Oxford University Press.
3. Ferreira, J., Duarte, P., Ball, B., 1998. Trophic capacity of Carlingford Lough for aquaculture - analysis by ecological modelling. *Aquatic Ecology*, 31: 361 – 379.
4. Krebs, C.J., 2001. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Benjamin Cummings, 5th ed.
5. Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
6. Leslie, P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
7. Otto, S.P., Day, T., 2007. A biologist's guide to mathematical modelling. Princeton University Press. Capítulo 3.
8. Santos, R., 1993. Plucking or cutting *Gelidium sesquipedale*? A demographic simulation of harvest impact using a population projection matrix model. *Hydrobiologia* 260/261: 269-276.

## 5 Modelos aplicados ao estudo das comunidades

Neste capítulo são apresentados diversos modelos aplicáveis à dinâmica das comunidades, com ênfase nos modelos de predador-presa e modelos de competição. São apresentados os conceitos e as equações e é disponibilizado software para testar diversos exemplos. Estes modelos podem ser integrados com os modelos tratados no capítulo anterior. Além disso, as interações inter-específicas aqui tratadas podem ser parte integrante dos modelos de ecossistemas que serão apresentados no capítulo seguinte. O conteúdo deste capítulo encontra-se bastante desenvolvido em Krebs (2001) e, sobretudo, em Roughgarden (1998).

### 5.1 Modelos predador-presa

#### 5.1.1 Modelo predador-presa de Lotka-Volterra

O primeiro modelo predador-presa foi introduzido pelo matemático Vito Volterra em 1920. De acordo com este modelo, a presa pode crescer exponencialmente na ausência do predador e a abundância dos predadores decresce exponencialmente na ausência da presa. Assim, neste modelo não há nenhum mecanismo dependente da densidade que controle a abundância de cada população intrínseco à população em causa, seja da presa ou do predador. Assume-se que os contactos entre presas e predadores são aleatórios, sendo o seu número proporcional ao produto das abundâncias de presas e de predadores (ver Equação 5-1, para a presa e Equação 5-2, para o predador).

Equação 5-1

$$\frac{dN_1}{dt} = rN_1 - aN_1N_2$$

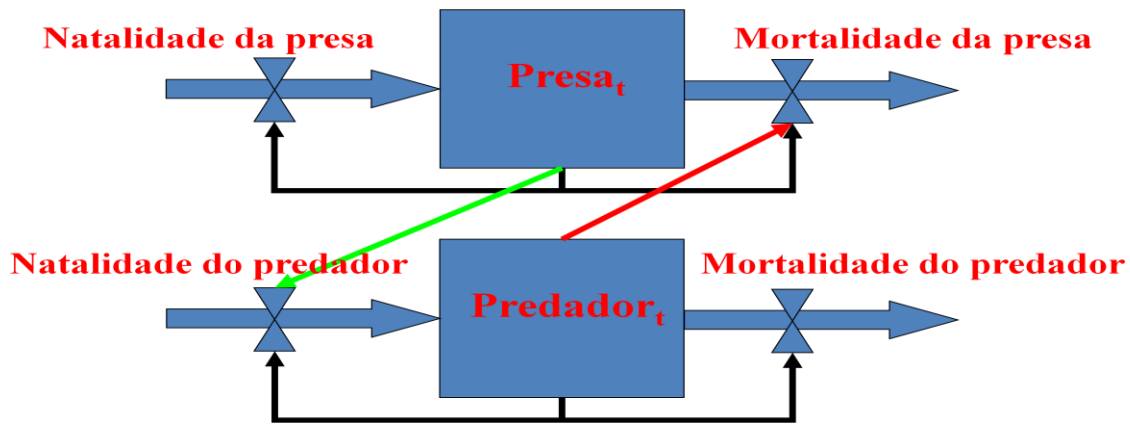
Equação 5-2

$$\frac{dN_2}{dt} = abN_1N_2 - dN_2$$

Onde,

$N_1$  – presa;  $N_2$  – predador;  $r$  – taxa intrínseca de crescimento da presa na ausência do predador;  $a$  – coeficiente que relaciona a taxa de captura da presa com os encontros predador-presa;  $b$  – coeficiente que descreve o número de presas capturadas necessário para o nascimento de um predador;  $d$  – Taxa intrínseca de mortalidade do predador.

A Figura 5-1 representa o modelo predador presa sob a forma de um diagrama, ilustrando as retroações e as interações entre variáveis e fluxos. Os pontos de equilíbrio das equações anteriores podem ser determinados igualando ambas a zero e resolvendo o sistema obtido. O MatLab permite resolver de forma prática o referido sistema conforme explicado na caixa seguinte.



**Figura 5-1** - Diagrama do modelo predador-presa de Lotka-Volterra demonstrando as retroações (setas a preto) e inter-relações (setas verde e vermelha) entre variáveis e fluxos.

```

>> syms n1 n2 r a b d      Definição das variáveis simbólicas necessárias
>> dn1 = 'r*n1-a*n1*n2';
>> dn2 = 'a*b*n1*n2-d*n2';      } Equações diferenciais do modelo
>> [n1,n2] = solve(dn1,dn2,'n1','n2')      Determinação das soluções que
n1 =                                       anulam ambas
      [ 0]
      [d/a/b]
n2 =                                       as equações
      [ 0]
      [r/a]      } Soluções obtidas: há dois "equilíbrios" - um em
                    que ambas as espécies se extinguem e outro em
                    que coexistem.

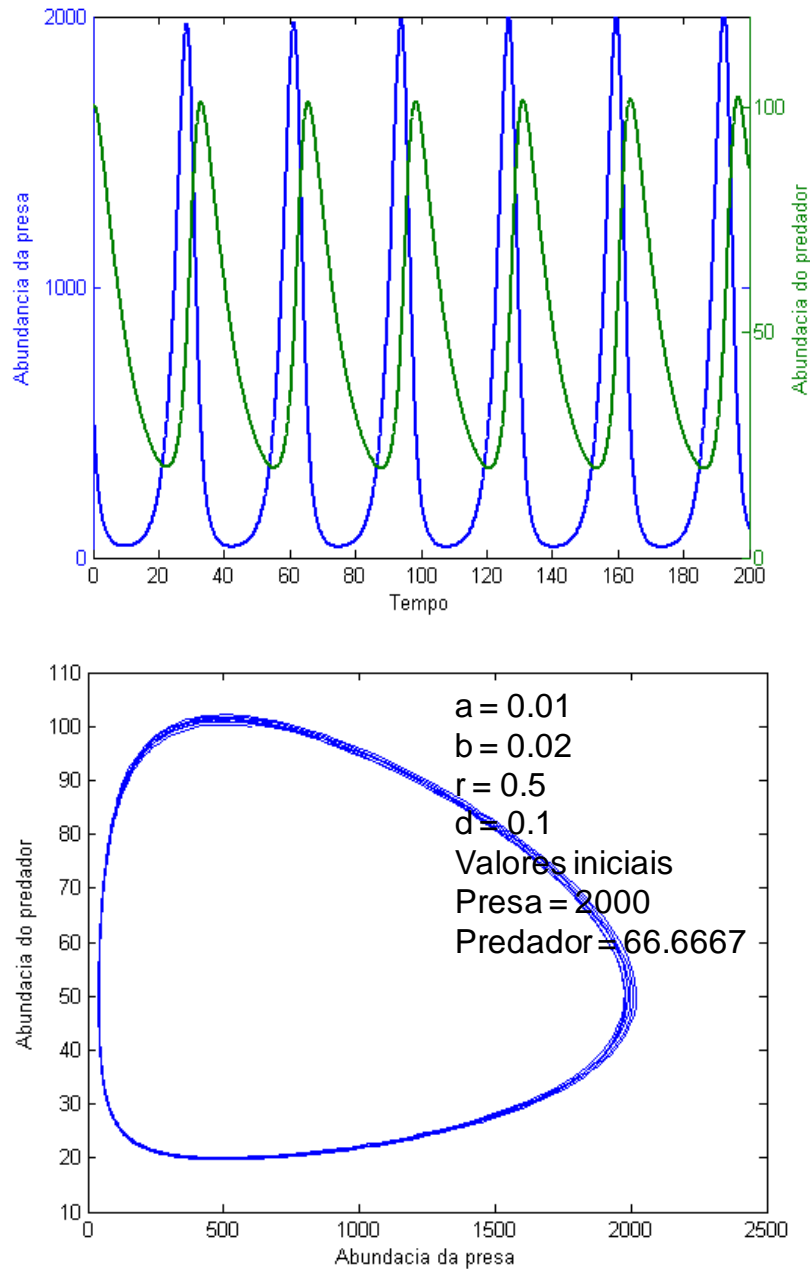
```

As soluções da Equação 5-1 e da Equação 5-2 são apresentadas na Figura 5-2 – A população da presa cresce exponencialmente sem o predador e a população do predador decresce exponencialmente sem a presa. A presença de ambos pode produzir oscilações na abundância. Para  $a = 0.01$ ,  $b = 0.02$ ,  $r = 0.5$  e  $d = 0.1$ , os valores de  $n1$  (presa) e de  $n2$  (predador) diferentes de zero que anulam as equações diferenciais anteriores são 500 e 50, respectivamente. Ou seja, se as equações de Lotka-Volterra forem iniciadas com os valores referidos, a abundância da presa e do predador são constantes ao longo do tempo (Figura 5-3). Para outros valores iniciais da abundância, o modelo prevê oscilações ao longo do tempo, representadas pelas trajetórias fechadas da Figura 5-3.

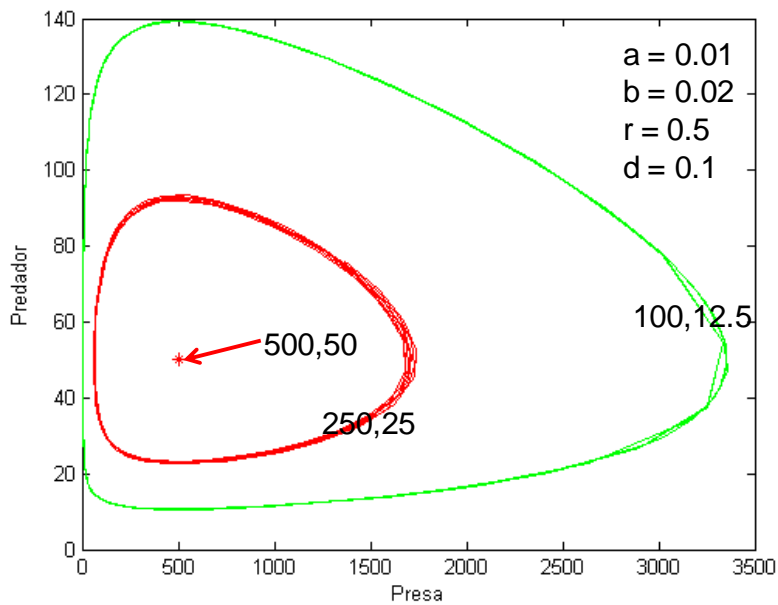
O modelo predador-presa de Lotka-Volterra prevê que o predador e a presa coexistem. Quanto maior for a diferença entre os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador e os valores correspondentes ao equilíbrio neutro (que anulam as derivadas), maiores são as oscilações da presa e do predador. Ou seja, a amplitude das oscilações depende das condições iniciais. De acordo com este modelo:

- I. O predador tem a capacidade de controlar o crescimento exponencial da presa;
- II. Se os predadores forem removidos, a presa cresce exponencialmente;
- III. Qualquer população de presas consegue suportar uma população de predadores;

- IV. As abundâncias correspondentes aos valores de equilíbrio são uma estimativa aproximada das abundâncias médias ao longo do tempo;
- V. A interação predador-presa tem uma tendência inata para oscilar.



**Figura 5-2** – Soluções da Equação 5-1 e da Equação 5-2 em ordem ao tempo (em cima) e a abundância do predador em função da abundância da presa (em baixo). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico inferior.



**Figura 5-3** - Soluções da Equação 5-1 e da Equação 5-2 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 50 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam ao longo do tempo, produzindo as trajectórias fechadas representadas na figura (ver texto).

### Implementação em Stella do modelo de predação de Lotka-Volterra

$Predador(t) = Predador(t - dt) + (Crescimento\_do\_predador - Mortalidade\_do\_predador) * dt$   
**Equação recursiva para o predador**  
 INIT Predador = 100

**INFLOWS:**  
 Crescimento\_do\_predador =  $a*b*Presas*Predador$   
**OUTFLOWS:**  
 Mortalidade\_do\_predador =  $d*Predador$   
 $Presas(t) = Presas(t - dt) + (Natalidade - Mortalidade) * dt$

INIT Presas = 600

**INFLOWS:**  
 Natalidade =  $r*Presas$   
**OUTFLOWS:**  
 Mortalidade =  $a*Presas*Predador$   
 $a = 0.01$   
 $b = 0.02$   
 $d = 0.1$   
 $r = 0.5$

**Equação recursiva para a presa**

Software: Predacao\_Lotka-Volterra.stm

## Implementação em MatLab do modelo predador-presa de Lotka-Volterra

O modelo é baseado na função “LotkaVolterraPredacao” que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e os valores iniciais da abundância de ambas as espécies (n):

```
function ndot = LotkaVolterraPredacao(t,n)
global r a b d;
ndot(1,1) = r*n(1)-a*n(1)*n(2);
ndot(2,1) = a*b*n(1)*n(2)-d*n(2);
```

Esta função utiliza 4 parâmetros que devem ser definidos como globais a partir da linha de comando do MatLab e inicializados com os valores que se pretendem testar. A partir dos referidos parâmetros, a função calcula as derivadas das abundâncias para cada momento de tempo. A integração das derivadas e cálculos dos valores de abundância é efectuada por um dos métodos disponíveis no MatLab (ex: ode45). Para tal, executa-se a seguinte instrução a partir da linha de comando do MatLab:

```
>>global r a b d;
>>a = 0.01;
>>b = 0.02;
>>d = 0.1;
>>r = 0.5;
>>[time,n] = ode45('LotkaVolterraPredacao',[0 200],[600 ; 100]);
```

Neste exemplo, a função “LotkaVolterraPredacao” é invocada para valores de t entre 0 e 200, sendo os valores iniciais da presa e do predador iguais a 600 e a 100, respectivamente. As variáveis “time” e “n” armazenam os valores do tempo e de abundância da presa e do predador (ao longo do tempo), podendo ser utilizados para produzir os gráficos demonstrados anteriormente.

**Software: LotkaVolterraPredacao.m**

### 5.1.2 Modelo predador-presa com dependência da densidade

O modelo predador-presa pode incluir a capacidade de carga do meio para a presa, como forma de controlar o seu efectivo populacional, mesmo na ausência do predador:

Equação 5-3

$$\frac{dN1}{dt} = rN1_t \frac{K - N1_t}{K} - aN1_tN2_t$$

Equação 5-4

$$\frac{dN2}{dt} = abN1_tN2_t - dN2_t$$

Onde o significado dos parâmetros é o mesmo da Equação 5-1 e da Equação 5-2 e K é a capacidade de carga do meio (cf. - 4.2). Os pontos de equilíbrio das equações anteriores podem ser determinados igualando ambas a zero e resolvendo o sistema obtido. O MatLab permite resolver de forma prática o referido sistema conforme explicado na caixa seguinte.

```

>> syms r n1 n2 K a b d
>> dn1 = 'r*n1*(K-n1)/K-a*n1*n2';
>> dn2 = 'a*b*n1*n2-d*n2';
>> [n1,n2] = solve(dn1,dn2,'n1','n2')
n1 =
    [ 0]
    [ K]
    [ d/a/b]
n2 =
    [ 0]
    [ 0]
    [ r*(K*a*b-d)/a^2/K/b]

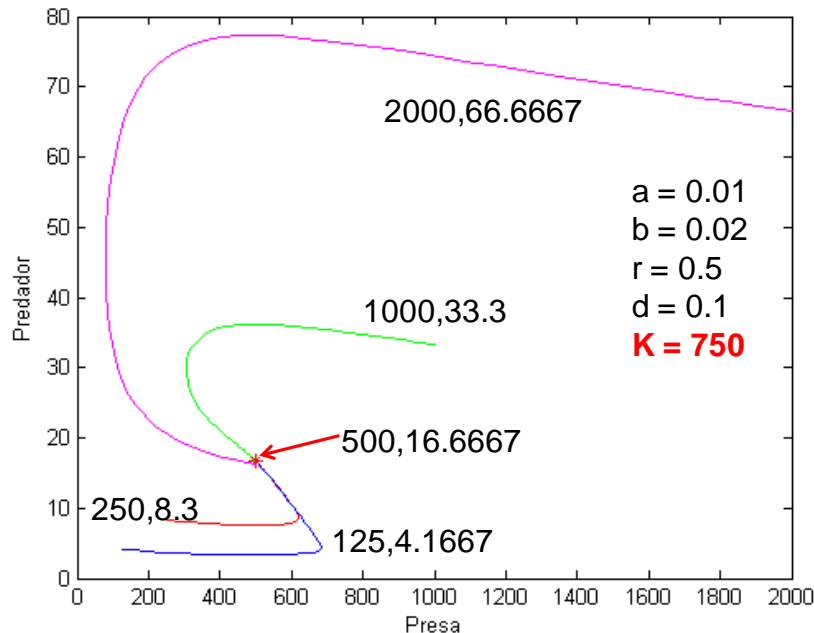
```

Há 3 situações de equilíbrio:

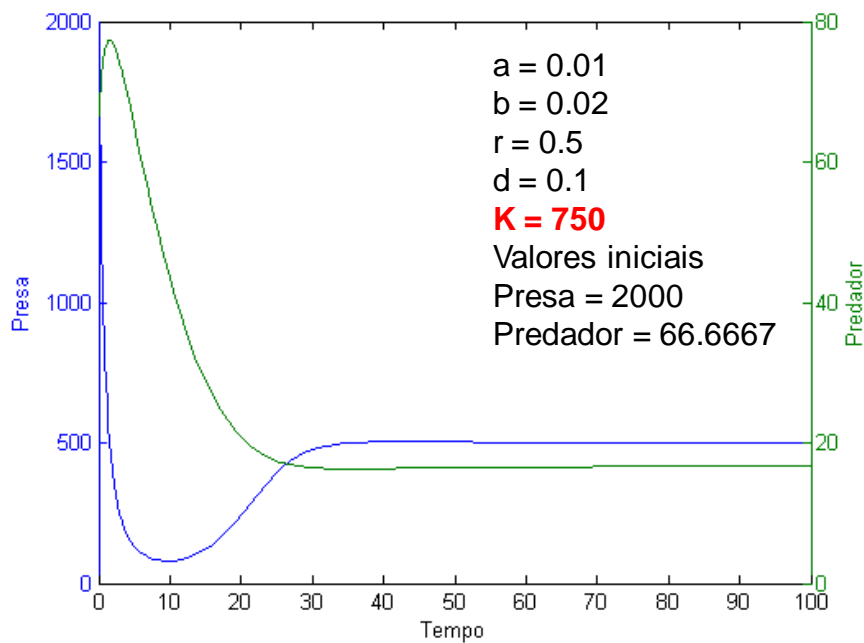
- I. Extinção da presa e do predador;
- II. Abundância da presa igual à capacidade de carga e o predador extinto;
- III. Coexistência de ambas as espécies.

A sobrevivência do predador depende de todos os parâmetros do modelo, inclusive de K. Assim, se a capacidade de carga for muito baixa para a presa, o predador não sobrevive.

Para  $a = 0.01$ ,  $b = 0.02$ ,  $r = 0.5$ ,  $d = 0.1$  e  $K = 750$ , os valores de  $n1$  (presa) e  $n2$  (predador) diferentes de zero que anulam as equações diferenciais anteriores são 500 e 16.6667.

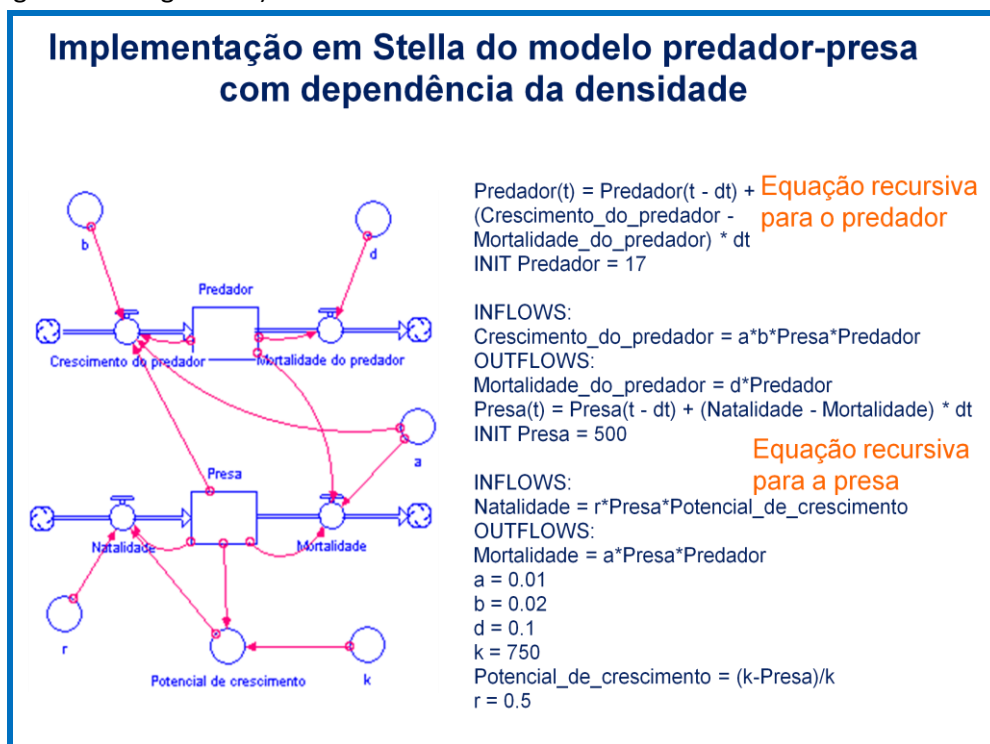


**Figura 5-4** - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 16.6667 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo rapidamente para os valores de equilíbrio (ver texto).

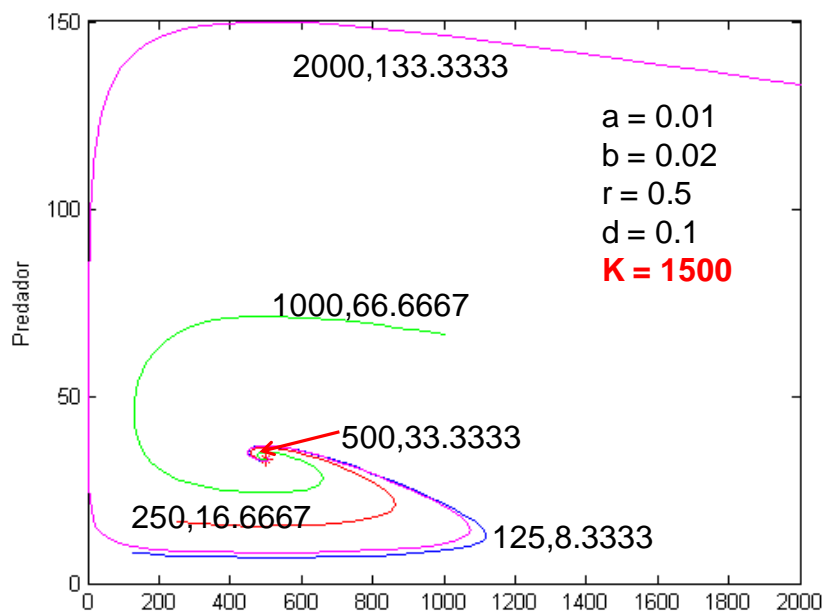


**Figura 5-5** - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 em ordem ao tempo. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico e são iguais aos utilizados para produzir a Figura 5-4.

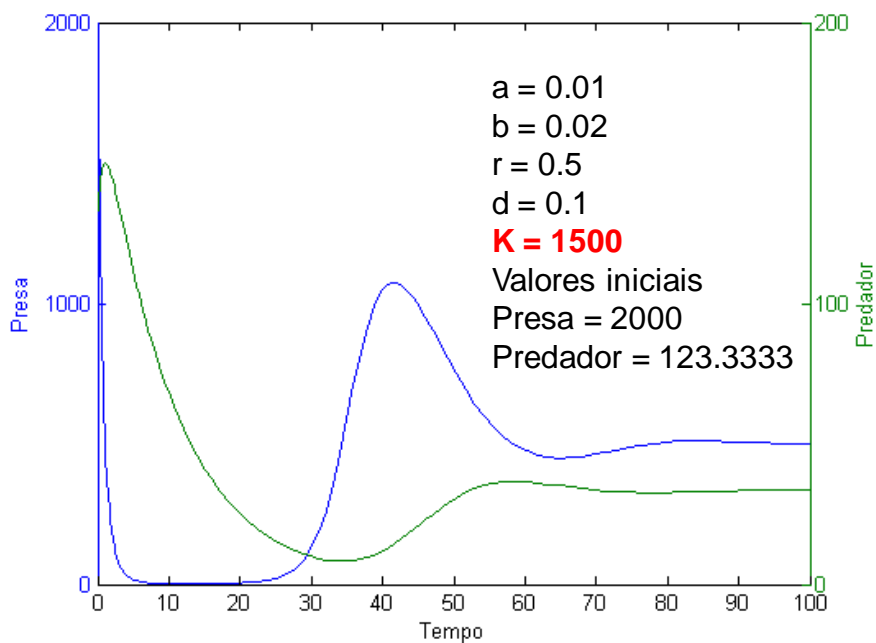
Neste modelo, a abundância da presa e do predador tendem para um equilíbrio estável quando K é relativamente pequeno. Aumentando o valor do K, as soluções aproximam-se do modelo de Lotka-Volterra e as oscilações na abundância da presa e do predador começam a ser mais evidentes, conforme se demonstra nas figuras seguintes para K = 1500 (Figura 5-6 e Figura 5-7) e para K = 40000 (Figura 5-8 e Figura 5-9).



Software: PredadorPresaCDependDensid.stm



**Figura 5-6** - Soluções da Equação 5 3 e da Equação 5 4 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 500 e 16.6667 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo depois para os valores de equilíbrio (ver texto).



**Figura 5-7** - Soluções da Equação 5-3 e da Equação 5-4 em ordem ao tempo, com algumas oscilações nas abundâncias da presa e do predador que acabam por estabilizar nos valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico.



## Implementação em MatLab do modelo predador-presa com dependência da densidade

O modelo é baseado na função "PredadorPresacDependDensid" que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e os valores iniciais da abundância de ambas as espécies (n):

```
function ndot = PredadorPresacDependDensid(t,n)
global r a b d K;
ndot(1,1) = r*n(1)*(K-n(1))/K-a*n(1)*n(2);
ndot(2,1) = a*b*n(1)*n(2)-d*n(2);
```

Esta função pode ser invocada de forma análoga à descrita anteriormente para o modelo de Lotka-Volterra, excepto que há mais um parâmetro a declarar e a inicializar. Neste exemplo, apresenta-se somente o comando de chamada da função.

```
>>global r a b d K;
>> a = 0.01;
>>b = 0.02;
>>d = 0.1;
>>r = 0.5;
>>K = 750;
>>[time,n] = ode45('PredadorPresacDependDensid',[0 200],[600 ; 100]);
```

Software: PredadorPresacDependDensid.m

### 5.1.3 Modelo predador-presa com dependência da densidade e com "saciedade"

O modelo anterior não impõe nenhum limite para a quantidade de presas que podem ser consumidas por unidade de tempo, em função do tempo necessário para a sua captura ou/e da saciedade do predador. Normalmente, assume-se que o consumo da presa é uma função assintótica da abundância da presa (dependência "Hollings type II"):

Equação 5-5

$$\frac{dN1}{dt} = rN1_t \frac{K - N1_t}{K} - C \frac{1 - e^{-aN1_t/c}}{N2_t}$$

Equação 5-6

$$\frac{dN2}{dt} = bC \frac{1 - e^{-aN1_t/c}}{N2_t} - dN2_t$$

Onde,

Os parâmetros são os descritos para os modelos predador-presa anteriores e C representa a taxa máxima de consumo da presa.

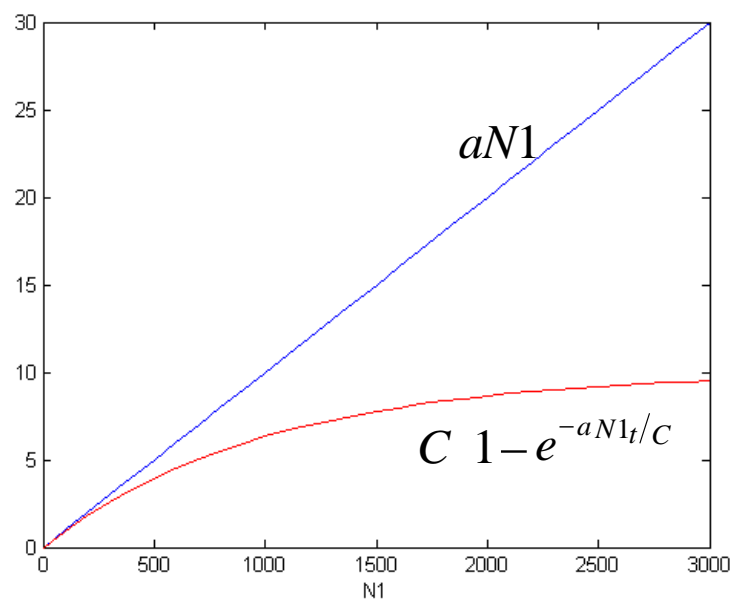
Na Figura 5-10 apresenta-se a resposta funcional do predador à abundância da presa no modelo de Lotka-Volterra e no modelo actual. Os pontos de equilíbrio das equações anteriores podem ser determinados conforme descrito anteriormente para o modelo de Lotka-Volterra:

```
>> syms r n1 n2 K a b d
>> dn1 = r*n1*(K-n1)/K-c*(1-exp(-a*n1/c))*n2 ' ;
>> dn2 = ' b*c*(1-exp(-a*n1/c))*n2-d*n2 ' ;
>> [n1,n2] = solve(dn1,dn2,'n1','n2')
n1 =
      [          0]
      [          K]
      [-log((b*c-d)/b/c)*c/a]
n2 =
      [          0]
      [          0]
      [-r*log((b*c-d)/b/c)*c*b*(K*a+log((b*c-d)/b/c)*c)/K/d/a^2]
```

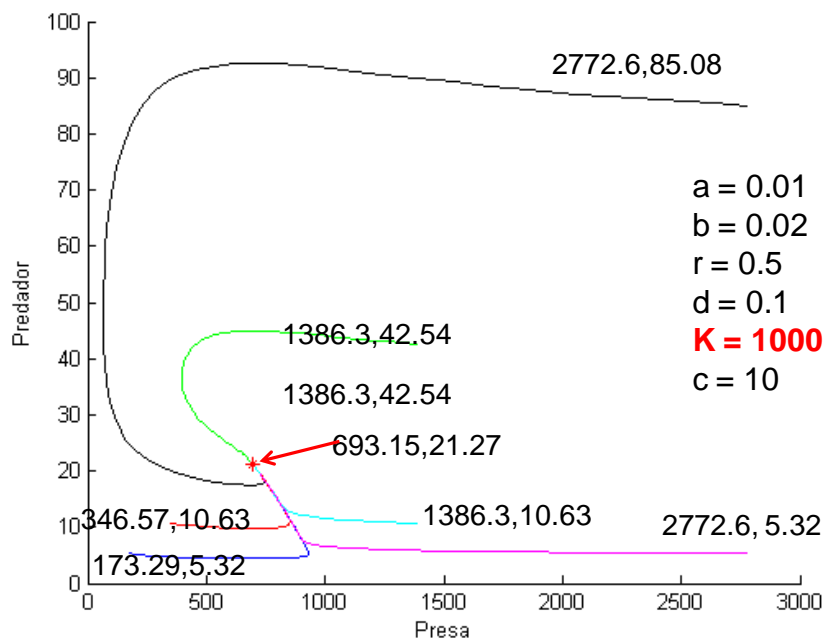
Há 3 situações de equilíbrio:

- I. Extinção da presa e do predador;
- II. Abundância da presa igual à capacidade de carga e o predador extinto;
- III. Coexistência de ambas as espécies.

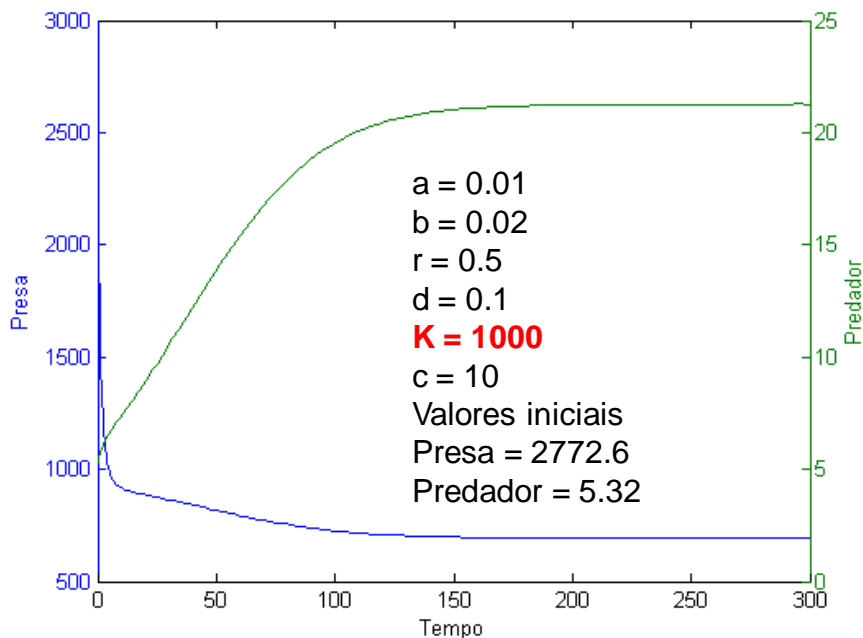
Tal como no modelo anterior, a abundância da presa e do predador tendem para um equilíbrio estável quando K é relativamente pequeno. Aumentando o valor do K, o modelo aproxima-se do modelo de Lotka-Volterra e as oscilações na abundância da presa e do predador começam a ser mais evidentes (Figura 5-11 a Figura 5-16).



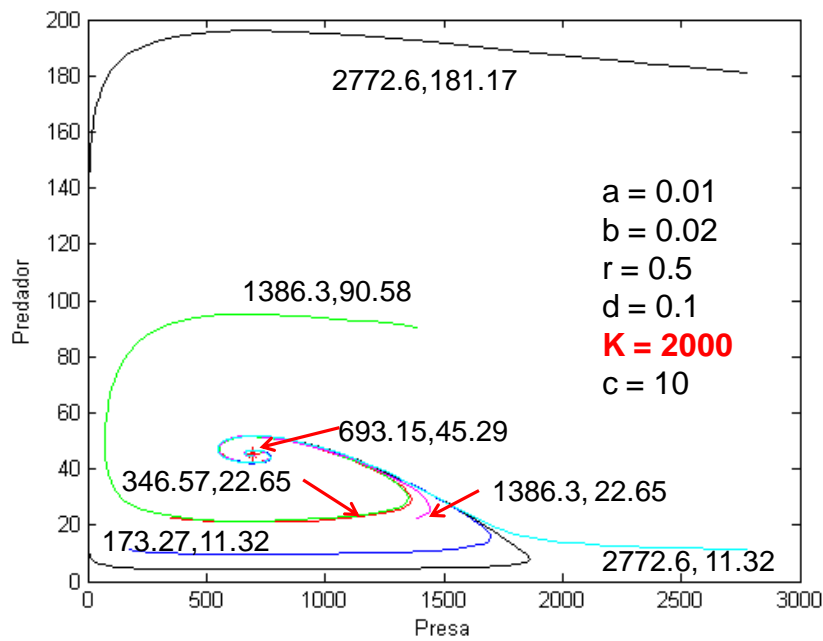
**Figura 5-10** – Resposta funcional à abundância da presa no modelo de Lotka-Volterra (linha azul) e no modelo com saturação por alimento (linha vermelha).



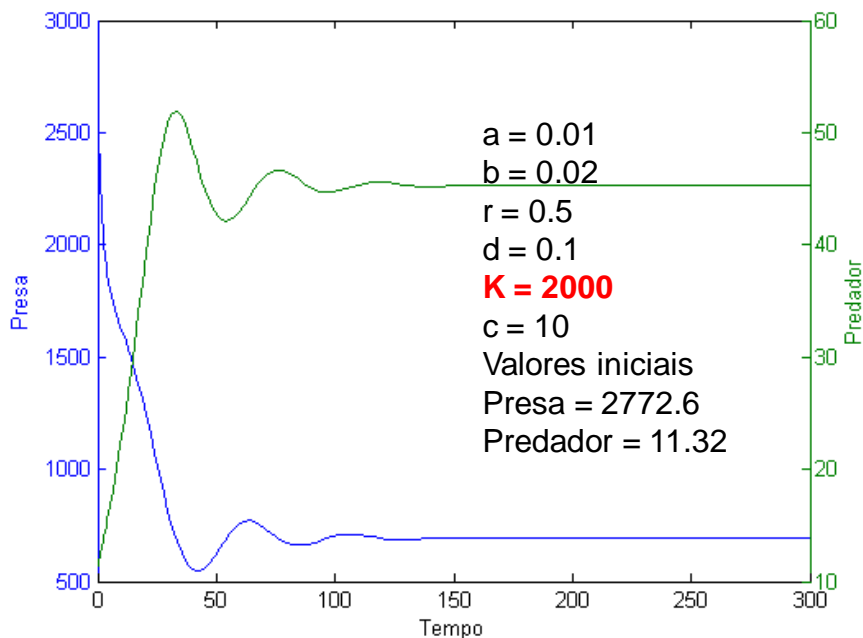
**Figura 5-11** - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 693.15 e 21.27 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo rapidamente para os valores de equilíbrio (ver texto).



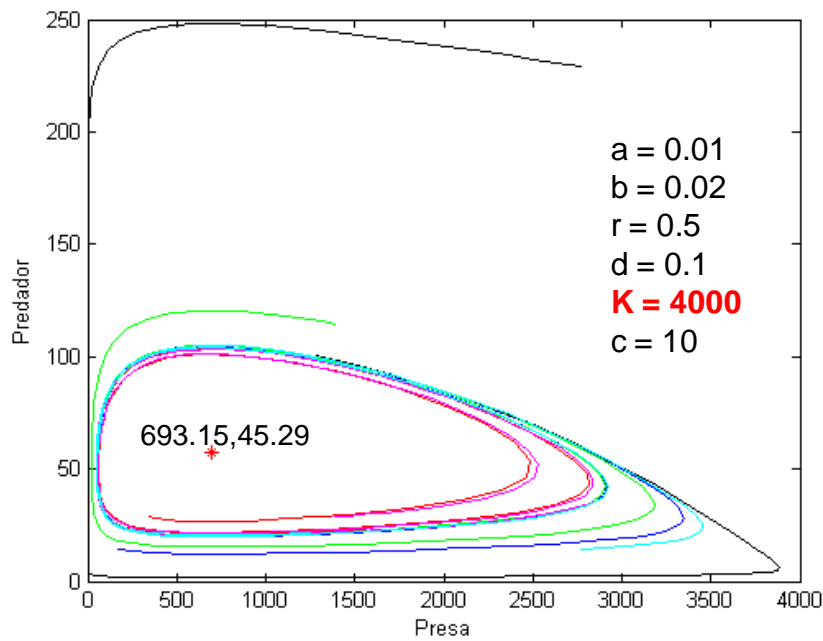
**Figura 5-12** - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 em ordem ao tempo. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico e são iguais aos utilizados para produzir a Figura 5-11.



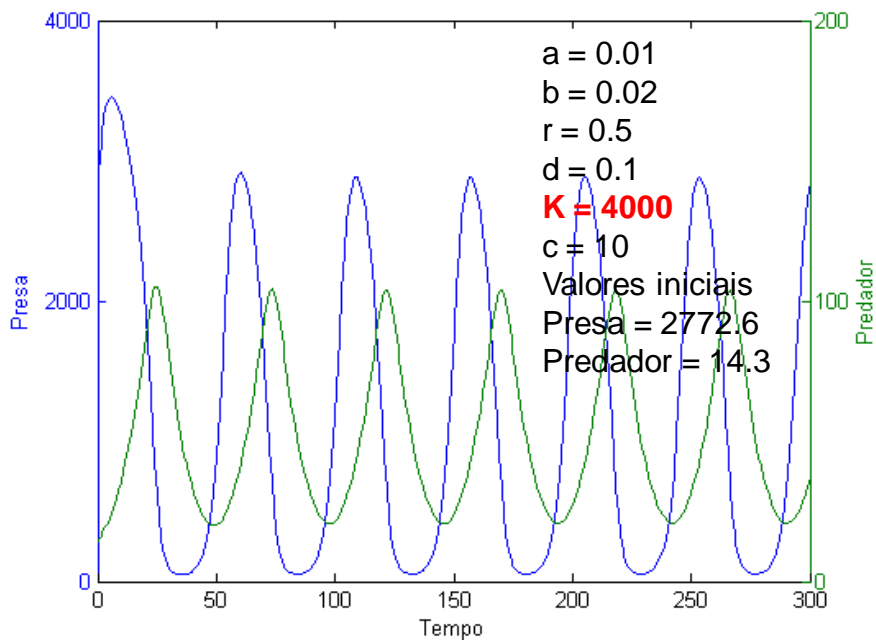
**Figura 5-13** - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 693.15 e 21.27 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam inicialmente convergindo depois para os valores de equilíbrio (ver texto).



**Figura 5-14** - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 em ordem ao tempo, com algumas oscilações nas abundâncias da presa e do predador que acabam por estabilizar nos valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico.

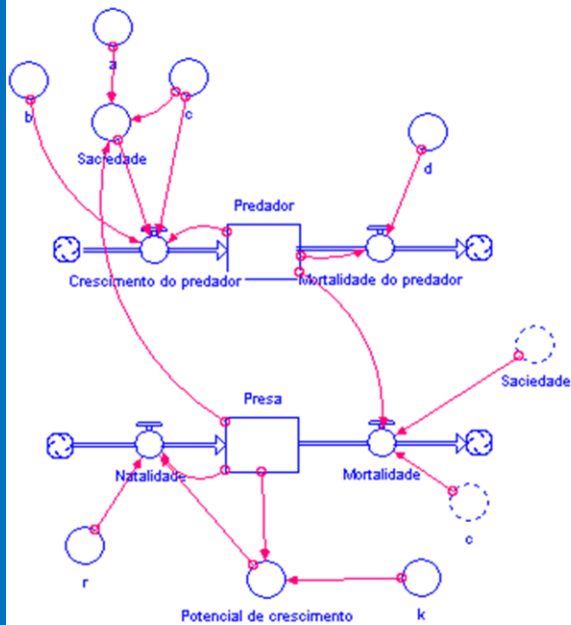


**Figura 5-15** - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 representando a abundância do predador em função da abundância da presa. Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico bem como os valores iniciais das abundâncias da presa e do predador. Quando os valores iniciais da presa e do predador são 693.15 e 21.27 indivíduos, respectivamente, a abundância de ambos permanece constante ao longo do tempo. Para outros valores iniciais, as abundâncias oscilam indefinidamente em torno dos valores de equilíbrio (ver texto).



**Figura 5-16** - Soluções da Equação 5-5 e da Equação 5-6 em ordem ao tempo, com oscilações nas abundâncias da presa e do predador em torno dos valores de equilíbrio (ver texto). Os valores dos parâmetros das equações apresentam-se no gráfico.

## Implementação em Stella do modelo predador-presa com saturação por alimento



$$\text{Predador}(t) = \text{Predador}(t - dt) + (\text{Crescimento\_do\_predador} - \text{Mortalidade\_do\_predador}) * dt$$
 INIT Predador = 14.3

INFLOWS:

$$\text{Crescimento\_do\_predador} = b * c * \text{Saciadeza} * \text{Predador}$$

OUTFLOWS:

$$\text{Mortalidade\_do\_predador} = d * \text{Predador}$$

$$\text{Presas}(t) = \text{Presas}(t - dt) + (\text{Natalidade} - \text{Mortalidade}) * dt$$

INIT Presas = 2772.6

INFLOWS:

$$\text{Natalidade} = r * \text{Presas} * \text{Potencial\_de\_crescimento}$$

OUTFLOWS:

$$\text{Mortalidade} = c * \text{Saciadeza} * \text{Predador}$$

a = 0.01

b = 0.02

c = 10

d = 0.1

k = 4000

$$\text{Potencial\_de\_crescimento} = (k - \text{Presas}) / k$$

r = 0.5

$$\text{Saciadeza} = (1 - \exp(-a * \text{Presas} / c))$$

Software: PredadorPresasSaciadeza.stm

## Implementação em MatLab do modelo predador-presa com saturação por alimento

O modelo é baseado na função "PredadorPresasSaciadeza" que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e os valores iniciais da abundância de ambas as espécies (n):

```

function ndot = PredadorPresasSaciadeza(t,n)
global r a b c d K;
ndot(1,1) = r*n(1)*(K-n(1))/K-c*(1-exp(-a*n(1)/c))*n(2);
ndot(2,1) = b*c*(1-exp(-a*n(1)/c))*n(2)-d*n(2);
  
```

Esta função pode ser invocada de forma análoga à descrita anteriormente para o modelo de Lotka-Volterra, excepto que há mais dois parâmetros a declarar e a inicializar.

```

>>global r a b d K;
>> a = 0.01;
>>b = 0.02;
>>c = 10;
>>d = 0.1;
>>r = 0.5;
>>K = 750;
>>[time,n] = ode45('PredadorPresasSaciadeza',[0 200],[600 ; 100]);
  
```

Software: PredadorPresasSaciadeza.m

## 5.2 Modelos de competição

Um dos modelos de competição inter-específica mais conhecidos é o modelo de competição de Lotka-Volterra (Equação 5-7 e Equação 5-8).

Equação 5-7

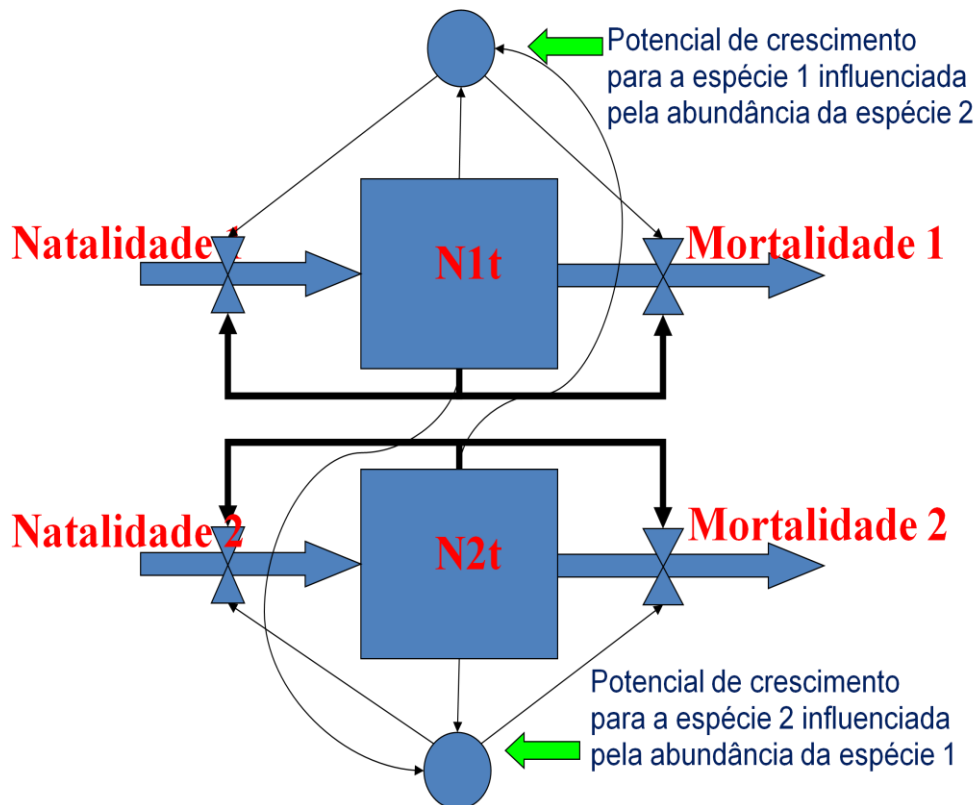
$$\frac{dN1}{dt} = a_1 - b_1 N1_t \left( \frac{K_1 - N1_t - \alpha N2_t}{K_1} \right)$$

Equação 5-8

$$\frac{dN2}{dt} = a_2 - b_2 N2_t \left( \frac{K_2 - N2_t - \beta N1_t}{K_2} \right)$$

Onde,

$N1$  e  $N2$  – abundância da Espécie 1 e da Espécie 2;  $a_1$  e  $a_2$  – taxa intrínseca de natalidade da espécie 1 e da espécie 2;  $b_1$  e  $b_2$  – taxa intrínseca de mortalidade da espécie 1 e da espécie 2;  $K_1$  e  $K_2$  – capacidade de carga do meio para a espécie 1 e para a espécie 2;  $\alpha$  - equivalência de indivíduos da espécie 2 em indivíduos da espécie 1;  $\beta$  - equivalência de indivíduos da espécie 1 em indivíduos da espécie 2.



**Figura 5-17** - Diagrama do modelo de competição de Lotka-Volterra demonstrando as retroações e inter-relações entre variáveis e fluxos.

Este modelo tem uma equação para cada competidor e assume que cada espécie tende a aumentar o seu efectivo segundo o modelo logístico. No entanto, na presença de competidores, a capacidade de carga do meio para cada espécie é atingida mais rapidamente, em função da presença dos competidores, traduzindo o número de indivíduos de cada espécie em “equivalentes” de outras espécies. Por exemplo, considere-se que há duas espécies em competição por alimento designadas por  $N1$  e por  $N2$  e que a espécie  $N1$  consome o dobro do alimento da espécie  $N2$ . Neste caso, o valor de  $\alpha$  será 0.5 e o de  $\beta$  será 2. A Figura 5-17 representa o modelo predador-presa sob a forma de um diagrama, ilustrando as retroacções e as interacções entre variáveis e fluxos. Os pontos de equilíbrio das equações anteriores podem ser determinados conforme descrito acima para o modelo predador-presa:

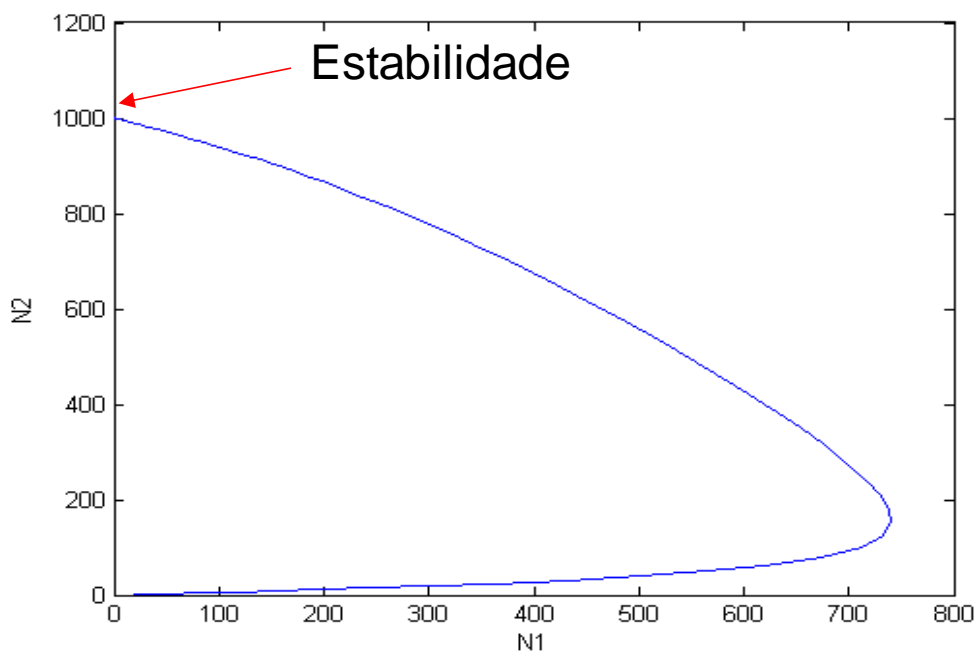
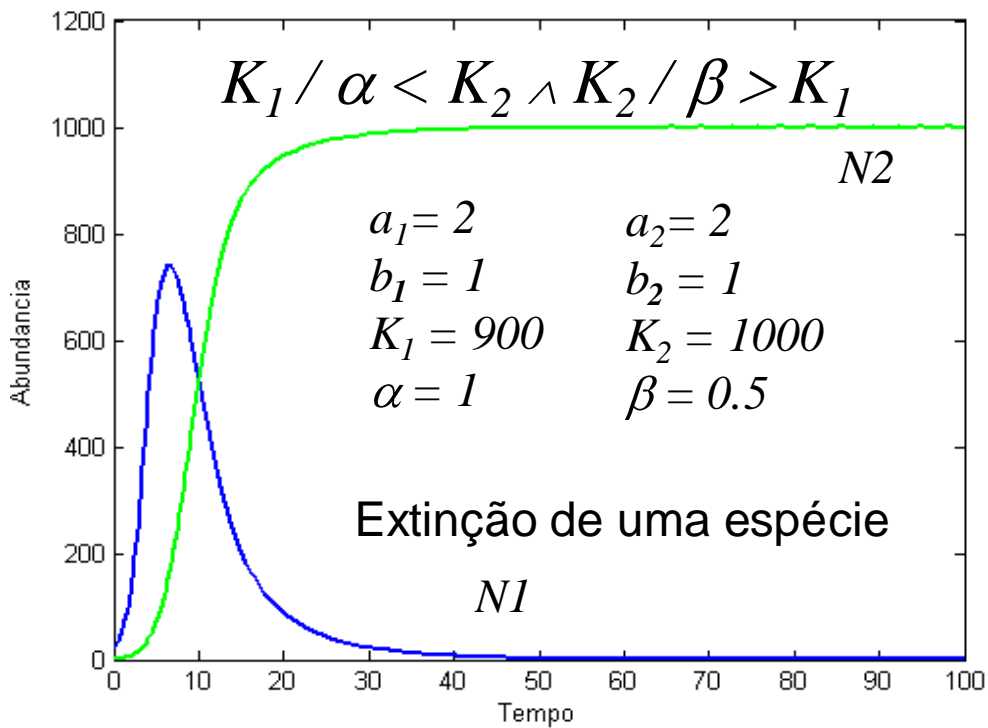
```

>> syms r1 r2 k1 alfa k2 beta n1 n2
>> dn1='r1*n1*(k1-n1-alfa*n2)/k1'
>> dn2 = 'r2*n2*(k2-n2-beta*n1)/k2'
>>[n1equi,n2equi] = solve(dn1,dn2,'n1','n2')
n1equi =
[ -(k1-alfa*k2)/(-1+alfa*beta)]
[ 0]
[ k1]
[ 0]
n2equi =
[ (-k2+beta*k1)/(-1+alfa*beta)]
[ k2]
[ 0]
[ 0]

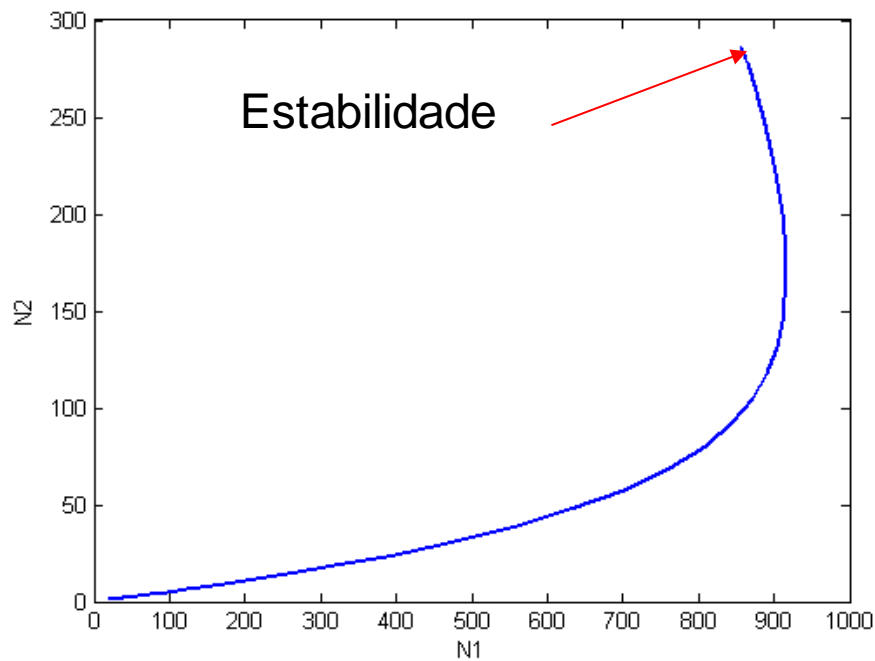
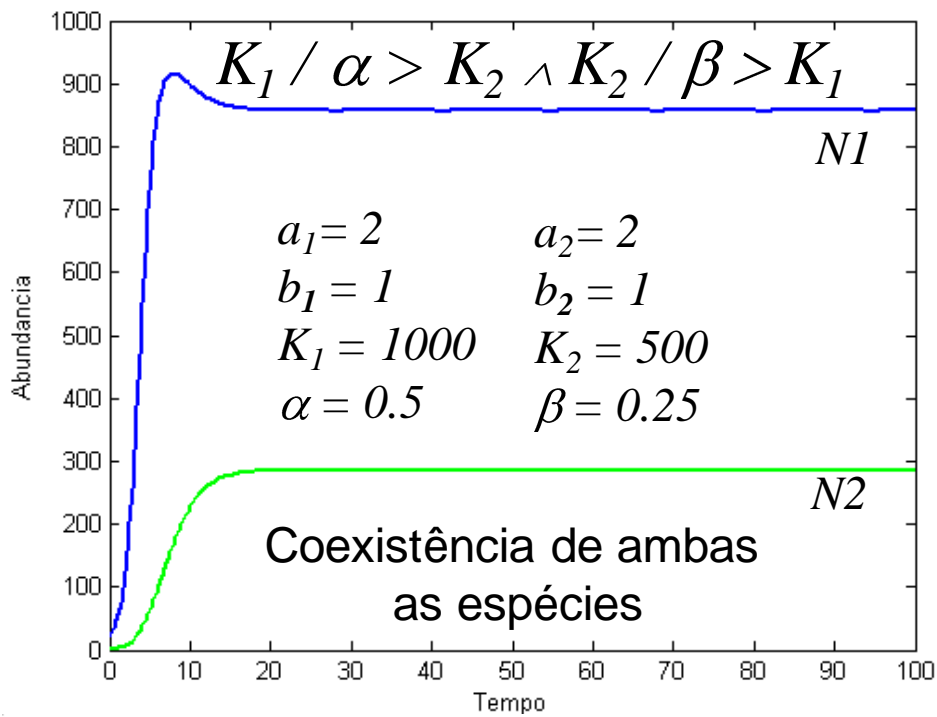
```

Há 4 situações de equilíbrio:

- I. Coexistência de ambas as espécies quando  $K1 / \alpha > K2$  e  $K2 / \beta > K1$  (Figura 5-19)
- II. Sobrevivência da espécie 1, com estabilização da respectiva abundância em  $K1$  e extinção da espécie 2 (ocorre quando  $K1 / \alpha > K2$  e  $K2 / \beta < K1$ );
- III. Sobrevivência da espécie 2, com estabilização da respectiva abundância em  $K2$  e extinção da espécie 1 (ocorre quando  $K1 / \alpha < K2$  e  $K2 / \beta > K1$ ) (Figura 5-18);
- IV. Extinção de ambas as espécies.

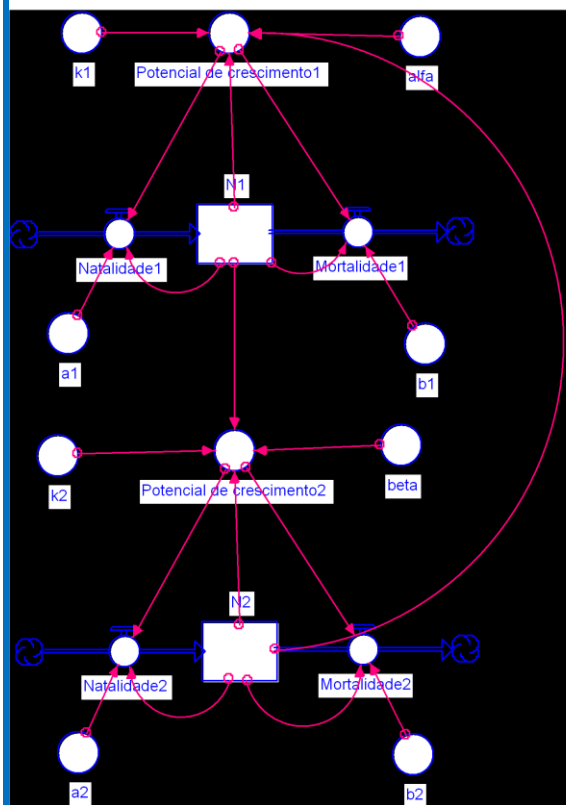


**Figura 5-18** – Solução do modelo de competição de Lotka-Volterra. No gráfico superior apresenta-se a abundância de ambos os competidores em ordem ao tempo e os valores dos parâmetros do modelo. No gráfico inferior apresenta-se a abundância da espécie 2 em função da abundância da espécie 1. Conforme se pode observar, o modelo prevê a extinção da espécie 1, estabilizando quando o efectivo desta atinge zero (ver texto).



**Figura 5-19** – Solução do Modelo de competição de Lotka-Volterra. No gráfico superior apresenta-se a abundância de ambos os competidores em ordem ao tempo e os valores dos parâmetros do modelo. No gráfico inferior apresenta-se a abundância da espécie 2 em função da abundância da espécie 1. Conforme se pode observar, o modelo prevê a sobrevivência de ambas as espécies, estabilizando num valor de abundância superior a zero para ambas (ver texto).

## Implementação em Stella do modelo de competição de Lotka-Volterra



$$N1(t) = N1(t - dt) + (Natalidade1 - Mortalidade1) * dt$$

INIT N1 = 1 **Equação recursiva**

INFLOWS:

$$Natalidade1 = a1 * N1 * Potencial\_de\_crescimento1$$

OUTFLOWS:

$$Mortalidade1 = b1 * N1 * Potencial\_de\_crescimento1$$

$$N2(t) = N2(t - dt) + (Natalidade2 - Mortalidade2) * dt$$

INIT N2 = 1 **Equação recursiva**

INFLOWS:

$$Natalidade2 = a2 * N2 * Potencial\_de\_crescimento2$$

OUTFLOWS:

$$Mortalidade2 = b2 * N2 * Potencial\_de\_crescimento2$$

$$a1 = 2 \{ \text{Taxa intrínseca de natalidade (t-1)} \}$$

$$a2 = 2 \{ \text{Taxa intrínseca de natalidade (t-1)} \}$$

$$alfa = 0.5 \{ \text{conversor de equivalentes de 2 em 1} \}$$

$$b1 = 1 \{ \text{Taxa intrínseca de mortalidade (t-1)} \}$$

$$b2 = 1 \{ \text{Taxa intrínseca de mortalidade (t-1)} \}$$

$$beta = 0.25 \{ \text{conversor de equivalentes de 1 em 2} \}$$

$$k1 = 1000 \{ \text{Capacidade de suporte do meio} \}$$

$$k2 = 500 \{ \text{Capacidade de suporte do meio} \}$$

$$Potencial\_de\_crescimento1 = (k1 - N1 - alfa * N2) / k1$$

$$Potencial\_de\_crescimento2 = (k2 - N2 - beta * N1) / k2$$

Software: Compet\_Lotka-Volterra.stm

## Implementação em MatLab do modelo de competição de Lotka-Volterra

O modelo é baseado na função "LotkaVolterraCompeticao" que necessita de dois argumentos: o intervalo de tempo para correr o modelo (t) e os valores iniciais da abundância de ambas as espécies (n):

```
function ndot = LotkaVolterraCompeticao(t,n)
global r1 r2 k1 alfa k2 beta;
ndot(1,1) = r1*n(1)*(k1-n(1)-alfa*n(2))/k1;
ndot(2,1) = r2*n(2)*(k2-n(2)-beta*n(1))/k2;
```

Esta função utiliza 5 parâmetros que devem ser definidos como globais a partir da linha de comando do MatLab e inicializados com os valores que se pretendem testar. A partir dos referidos parâmetros, a função calcula as derivadas das abundâncias para cada momento de tempo. A integração das derivadas e cálculos dos valores de abundância é efectuada por um dos métodos disponíveis no MatLab (ex: ode45). Para tal, executa-se a seguinte instrução a partir da linha de comando do MatLab:

```
>>global r1 k1 alfa r2 k2 beta;
>>[time,n] = ode45('LotkaVolterraCompeticao',[0 100],[20 ; 1]);
```

Neste exemplo, a função "LotkaVolterraCompeticao" é invocada para valores de t entre 0 e 100, sendo os valores iniciais dos competidores iguais a 20 e a 1, respectivamente. As variáveis "time" e "n" armazenam os valores do tempo e de abundância de ambas as espécies (ao longo do tempo), podendo ser utilizados para produzir os gráficos demonstrados anteriormente.

Software: LotkaVolterraCompeticao.m

### 5.3 Bibliografia

1. Krebs, C.J., 2001. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Benjamin Cummings, 5th ed.
2. Roughgarden, J., 1998. Primer of Ecological Theory. Chapter 6. Prentice Hall.

## 6 Modelos aplicados ao estudo dos ecossistemas

Neste capítulo apresentam-se diversos conceitos relativos à modelação de ecossistemas, com ênfase nos processos biogeoquímicos. Conforme será referido adiante, estes modelos podem integrar muitos dos modelos anteriores, desde o nível fisiológico ao nível da comunidade. A inclusão do transporte físico nos modelos de ecossistemas será também referida neste capítulo como forma de fazer a ligação com os modelos hidrodinâmicos.

Seguindo o esquema de classificação de Gertsev e Gertseva (2004), os modelos ecológicos podem ser classificados como homomórficos, uma vez que agrupam entidades biológicas, tais como diferentes espécies num mesmo grupo funcional, e se baseiam em hipóteses simplificadoras sobre os sistemas reais. Estes modelos podem ser divididos em estacionários e dependentes do tempo. Nos primeiros, assume-se que os valores das variáveis não mudam ao longo do tempo. Este tipo de descrição pode ser usado para analisar as propriedades das teias tróficas no estado estacionário. Os modelos podem ainda ser divididos em contínuos e em discretos, dependendo da forma como o tempo é representado, determinísticos e estocásticos, de acordo com o tipo de relações matemáticas utilizadas, analíticos e numéricos, de acordo com a forma como as equações são resolvidas.

Os modelos de ecossistemas são constituídos por variáveis de estado, que podem ser bióticas (diferentes espécies biológicas ou grupos funcionais) ou abióticas (por exemplo, as substâncias dissolvidas e em suspensão na água). Para construir um modelo é necessário definir as variáveis e em seguida, especificar as equações que regem a dinâmica de cada variável, incluindo a transferência de material entre elas (Taylor, 1993). A escolha das variáveis é guiada pelas questões a que se pretende responder com o modelo, o conhecimento disponível sobre o ecossistema e também a subjectividade dos modeladores, sobre a importância de diferentes processos e variáveis. Assim, os modelos de ecossistemas são geralmente representados como um sistema de equações diferenciais – uma equação para cada variável de estado. Existem várias revisões publicadas de diferentes tipos de modelos de ecossistemas aquáticos (Moll e Radach 2003).

Para ter em conta a heterogeneidade espacial, o ecossistema pode ser dividido em caixas ou células, cujo tamanho determina a resolução espacial do modelo. Assim, o sistema de equações diferenciais correspondente às variáveis de estado do modelo é replicado por cada um dos compartimentos físicos em que o ecossistema é dividido. Normalmente, o tamanho das caixas em modelos de ecossistemas costeiros tem uma escala de centenas a milhares de metros. Nos últimos anos, tem havido uma tendência crescente para acoplar modelos hidrodinâmicos com modelos ecológicos como forma de incorporar no mesmo sistema as retroacções entre os processos físicos e os processos biogeoquímicos (Pereira et al. 2006).

Os modelos de ecossistemas simulam os ciclos dos bioelementos com ênfase naqueles que são, frequentemente, factores limitantes da produção primária: o azoto e o fósforo. Nestes modelos, importa representar os processos que ocorrem na coluna de água e os que ocorrem nos sedimentos, bem como os fluxos de materiais entre a água e os sedimentos e entre a água e a atmosfera. As interacções entre diferentes ciclos são também de grande relevância (por exemplo, entre o ciclo

biogeoquímico do oxigénio e o do azoto). Importa ainda considerar as contribuições dos diferentes grupos de organismos para os ciclos biogeoquímicos.

Os primeiros modelos ecológicos consideravam habitualmente só um ciclo biogeoquímico e só um factor limitante como o azoto ou o fósforo (geralmente considerados os principais factores limitantes nos ecossistemas marinhos ou dulçaquícolas, respectivamente). Assim, os modelos clássicos “Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton” (NPZ) exprimiam todas as variáveis de estado (concentrações de nutrientes, de fitoplâncton e de zooplâncton) em unidades de concentração do nutriente considerado limitante (por exemplo e, no caso do azoto, ver Fasham et al. (1990)). Ao longo da década de 90, surgiram modelos ecológicos de elevada complexidade incorporando mais factores limitantes e ciclos biogeoquímicos (e.g. COHERENS (Luyten e tal., 1999); ERSEM (Baretta-Bekker et al., 1997; 1998)). Alguns autores desenvolveram modelos detalhados dos ciclos do azoto e do fósforo e das suas interacções com o ciclo do oxigénio (e.g. Chapelle, 1995; Chapelle et al., 2000). A diversidade de abordagens existente na bibliografia demonstra a falta de teorias consensuais sobre os processos biogeoquímicos.

Trabalhos relativamente recentes vieram pôr em causa os velhos paradigmas da limitação por fósforo ou azoto, sugerindo que a limitação conjunta por azoto e fósforo é mais frequente em todos os tipos de ecossistemas do que a limitação por um só destes elementos (Elser et al., 2007). Além disso, o papel limitante de outros factores químicos, tais como a sílica (no caso das diatomáceas) e o ferro, tem vindo a ser evidenciado por diversos autores (e.g. Vichi et al., 2007). A limitação por ferro foi a base das experiências IRONEX, conduzidas no início da década de 90 (Martin et al, 1994).

## **6.1 Sub-modelos para os ciclos biogeoquímicos do azoto, do fósforo, do carbono e do oxigénio**

Nos parágrafos seguintes serão descritos sub-modelos dos ciclos biogeoquímicos do azoto, do fósforo, do carbono e do oxigénio. No caso dos três primeiros, os sub-modelos apresentados incluem algumas das espécies químicas dissolvidas existentes na coluna de água e na água intersticial e as que se podem encontrar na forma particulada, quer em suspensão na água, quer depositadas nos sedimentos. As interacções sedimento-água-atmosfera também são consideradas. Em todos os casos, começa-se pela apresentação das equações diferenciais gerais, passando-se depois à apresentação dos detalhes relativos ao cálculo das diferentes parcelas das equações diferenciais, ou seja, dos fluxos que alteram as concentrações das espécies químicas que são as variáveis de estado dos modelos. Importa salientar que as espécies químicas consideradas são uma amostra das possíveis, longe de uma descrição completa dos ciclos biogeoquímicos em que as mesmas participam.

As concentrações das espécies químicas da coluna de água e da água intersticial exprimem-se em unidades de massa por unidade de volume ou moles por unidade de volume (geralmente  $\text{mg L}^{-1}$  para a matéria em suspensão e  $\mu\text{mol L}^{-1}$  para as espécies dissolvidas, genericamente,  $[\text{ML}^{-3}]$  (massa por unidade de volume) ou  $[\text{mols L}^{-3}]$ ). Assim, os fluxos exprimem-se em  $[\text{ML}^{-3}\text{T}^{-1}]$  ou  $[\text{molsL}^{-3}\text{T}^{-1}]$ . Por outro lado, a matéria particulada dos sedimentos exprime-se em unidades de massa por unidade de

massa de sedimento seco (habitualmente em  $\mu\text{g g}^{-1}$ , genericamente,  $[\text{MM}^{-1}]$ ). Deste modo, os fluxos que afectam as concentrações das espécies químicas na fase sólida devem ser calculados em  $[\text{MM}^{-1}\text{T}^{-1}]$ . Assim, os cálculos das transferências de massa entre a fase sólida e a fase líquida têm de incluir as necessárias conversões. Para converter um fluxo com dimensões de  $[\text{ML}^{-3}\text{T}^{-1}]$  num fluxo com dimensões  $[\text{MM}^{-1}\text{T}^{-1}]$  é necessário multiplicar o primeiro pela profundidade da coluna de água, obtendo-se dimensões de  $[\text{ML}^{-2}\text{T}^{-1}]$  e depois dividi-lo pela massa seca de sedimentos por unidade de área  $[\text{ML}^{-2}]$ , tendo o resultado dimensões de  $[\text{MM}^{-1}\text{T}^{-1}]$ . Por outro lado, quando se pretende fazer a conversão contrária, para calcular a transferência de uma espécie química dos sedimentos para a água intersticial, importa conhecer a razão entre a massa de sedimento e o volume de água intersticial  $[\text{ML}^{-3}]$  (este parâmetro é designado nas equações em que é usado por *SedWaterRatio*). Neste caso, o produto  $[\text{MM}^{-1}\text{T}^{-1}] [\text{ML}^{-3}]$  resulta nas dimensões  $[\text{ML}^{-3}\text{T}^{-1}]$ . Para converter concentrações molares em concentrações expressas em unidades de massa e vice-versa, recorre-se à massa molar dos diferentes elementos.

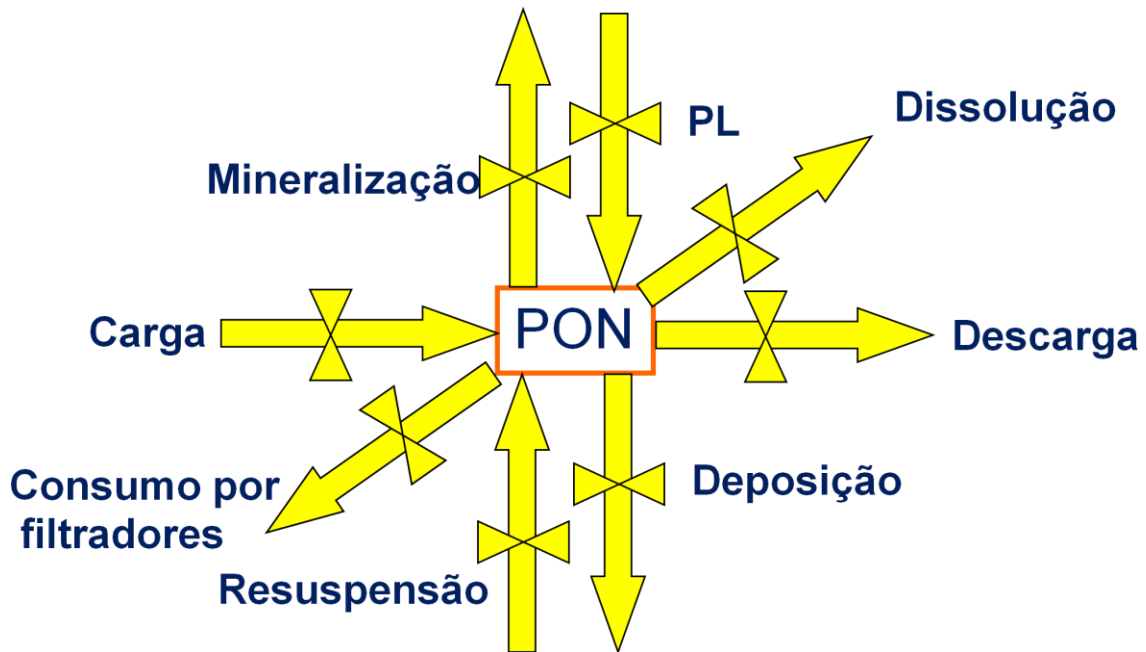
As abreviaturas das espécies químicas apresentadas neste capítulo são baseadas nas respectivas designações em inglês, de forma a facilitar a sua comparação com a literatura científica em língua inglesa. Por exemplo, *PON* corresponde a “Particulate Organic Nitrogen”. Os sufixos *w* e *s* (só usados nas equações) servem para indicar que se trata de uma variável da coluna de água ou dos sedimentos (tanto para substâncias na fase sólida como para substâncias dissolvidas na água intersticial), respectivamente.

### 6.1.1 Espécies químicas da coluna de água

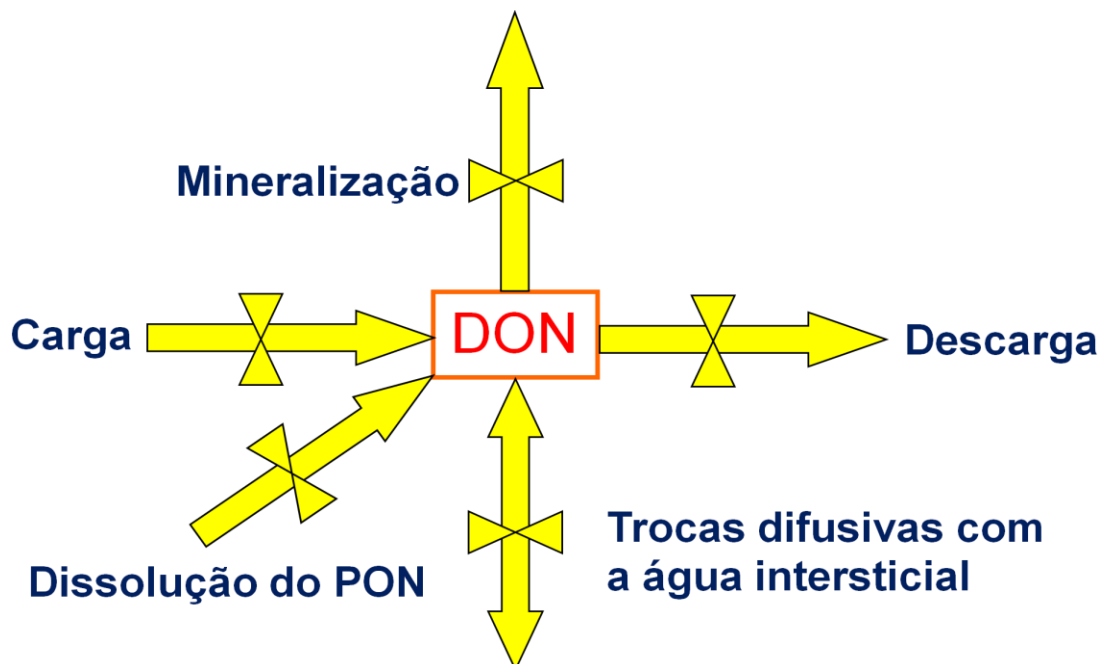
Há processos físicos que são comuns a todas as variáveis da coluna de água, sejam orgânicas, sejam inorgânicas, estejam na forma dissolvida ou na forma particulada: (i) tanto as formas particuladas como as dissolvidas são influenciadas directamente pelos caudais afluentes e efluentes; (ii) todas as formas particuladas estão sujeitas a processos de deposição e de resuspensão; (iii) todas as formas dissolvidas são afectadas pela difusão entre a coluna de água e a água intersticial; (iv) os gases dissolvidos são afectados pelas trocas com a atmosfera.

As formas particuladas incluem uma fracção detrítica e uma fracção viva constituída por plâncton. Tanto as formas particuladas como as formas dissolvidas podem ser caracterizadas em função dos teores de diversos elementos como o carbono, o azoto e o fósforo.

Na Figura 6-1 apresentam-se os fluxos que afectam o azoto orgânico particulado (*PON*). O *PON* inclui partículas detríticas e seres vivos, tais como o plâncton. Assim, a produção primária líquida (*PL*) contribui para o aumento da biomassa do plâncton o que implica aumento da concentração de *PON*. A mineralização é assegurada pela actividade microbiológica. Na Figura 6-2 apresenta-se um diagrama de um sub-modelo para descrever a variação da concentração do azoto orgânico dissolvido (*DON*), em função das entradas e saídas por advecção, da mineralização, da dissolução do *PON* e das trocas difusivas com a água intersticial. Parte da dissolução do *PON* pode resultar da decomposição das células de fitoplâncton.



**Figura 6-1** – Fluxos que afectam a concentração do azoto orgânico particulado (*PON*). A “carga” e a “descarga” correspondem às entradas e saídas de azoto particulado através de processos físicos de transporte (ex: advecção e difusão). A “mineralização” corresponde à transformação do azoto orgânico em formas inorgânicas. A “*PL*” corresponde à produção primária líquida, ou seja à produção de biomassa através da fotossíntese e da quimiossíntese que é acompanhada de consumo de azoto inorgânico e da sua incorporação em protoplasma. A “resuspensão” e a “deposição” correspondem às trocas sedimento-água. As partículas em suspensão podem ser consumidas por organismos filtradores, como os mexilhões, e parte das mesmas podem sofrer hidrólise e passar à forma dissolvida (ver texto).



**Figura 6-2**– Fluxos que afectam a concentração do azoto orgânico dissolvido (*DON*). A “carga” e a “descarga” correspondem às entradas e saídas de azoto através de processos físicos de transporte (ex: advecção e difusão). A “mineralização” corresponde à transformação do azoto orgânico em formas inorgânicas.

Importa salientar que os processos que descrevem a variação da concentração do carbono e do fósforo orgânico particulados (*POC* e *POP*, respectivamente) e do carbono e do fósforo orgânico dissolvidos (*DOC* e *DOP*, respectivamente) são os mesmos descritos para o *PON* e o *DON* (Equação 6-1 a Equação 6-6). A única excepção a considerar é a da contribuição da exudação dos produtores primários para o *DOC* (

Equação 6-4). Os compostos exudados são, sobretudo, hidratos de carbono, pelo que não devem afectar as concentrações de azoto e de fósforo orgânico dissolvido, de acordo com a formulação apresentada por Baretta-Bekker et al. (1997). O cálculo da exudação foi descrito anteriormente (cf. - 3.1.3). Alguns autores subdividem a matéria orgânica dissolvida numa fracção refractária e numa fracção lábil.

A Figura 6-3 sintetiza as interacções entre o *PON* o *DON* e o *DO*. A sedimentação foi discutida anteriormente para o fitoplâncton (cf. - 3.1.5). No caso de partículas detriticas, podem considerar-se taxas médias de deposição. Relativamente à resuspensão, pode a mesma ser calculada em função da tensão de corte junto ao fundo, que é por sua vez dependente da velocidade da corrente e do atrito (Duarte et al., 2003).

#### Equação 6-1

$$\frac{dPOC_w}{dt} = InputPOC_w - OutputPOC_w - DepPOC_w - BioSetPOC_w + ReSusPOCs - MinerPOC_w - DissPOC_w - ConsPOC_w + PLPOC_w$$

#### Equação 6-2

$$\frac{dPON_w}{dt} = InputPON_w - OutputPON_w - DepPON_w - BioSetPON_w - ReSusPONs - MinerPON_w - DissPON_w - ConsPON_w + PLPON_w$$

#### Equação 6-3

$$\frac{dPOP_w}{dt} = InputPOP_w - OutputPOP_w - DepPOP_w - BioSetPOP_w + ReSusPOPs - MinerPOP_w - DissPOP_w - ConsPOP_w + PLPOP_w$$

Onde,

*InputPOC<sub>w</sub>*, *InputPON<sub>w</sub>* e *InputPOP<sub>w</sub>* – Entradas e saídas de carbono, azoto e fósforo particulados através de processos físicos (advecção e difusão); *OutputPOC<sub>w</sub>*, *OutputPON<sub>w</sub>* e *OutputPOP<sub>w</sub>* – Saídas de carbono, azoto e fósforo particulados com o caudal através de processos físicos (advecção e difusão); *DepPOC<sub>w</sub>*, *DepPON<sub>w</sub>* e *DepPOP<sub>w</sub>* - Deposição de carbono, azoto e fósforo orgânicos na forma de detritos; *BioSetPOC<sub>w</sub>*, *BioSetPON<sub>w</sub>* e *BioSetPOP<sub>w</sub>* - Deposição de carbono, azoto e fósforo orgânico na forma de organismos; *ReSusPOCs*, *ReSusPONs* e *ReSusPOPs* – Resuspensão de carbono, azoto e fósforo orgânicos depositados nos sedimentos; *MinerPOC<sub>w</sub>*, *MinerPON<sub>w</sub>* e *MinerPOP<sub>w</sub>* – Mineralização do carbono, azoto e fósforo orgânicos particulados; *DissPOC<sub>w</sub>*, *DissPON<sub>w</sub>* e *DissPOP<sub>w</sub>* – Dissolução das espécies particuladas (cf. - Equação 3-35); *ConsPOC<sub>w</sub>*, *ConsPON<sub>w</sub>* e *ConsPOP<sub>w</sub>* – Consumo de partículas orgânicas por organismos filtradores; *PLPOC<sub>w</sub>*, *PLPON<sub>w</sub>* e *PLPOP<sub>w</sub>* – Produção primária líquida em unidades de carbono, azoto e fósforo.

Equação 6-4

$$\frac{dDOC_w}{dt} = InputDOC_w - OutputDOC_w - MinerDOC_w + \frac{DissoPOC_w}{C_{AtomicMass}} + PhytoExudDOC_w \pm SedWaterDiffusionDOC$$

Equação 6-5

$$\frac{dDON_w}{dt} = InputDON_w - OutputDON_w - MinerDON_w + \frac{DissoPON_w}{N_{AtomicMass}} \pm SedWaterDiffusionDON$$

Equação 6-6

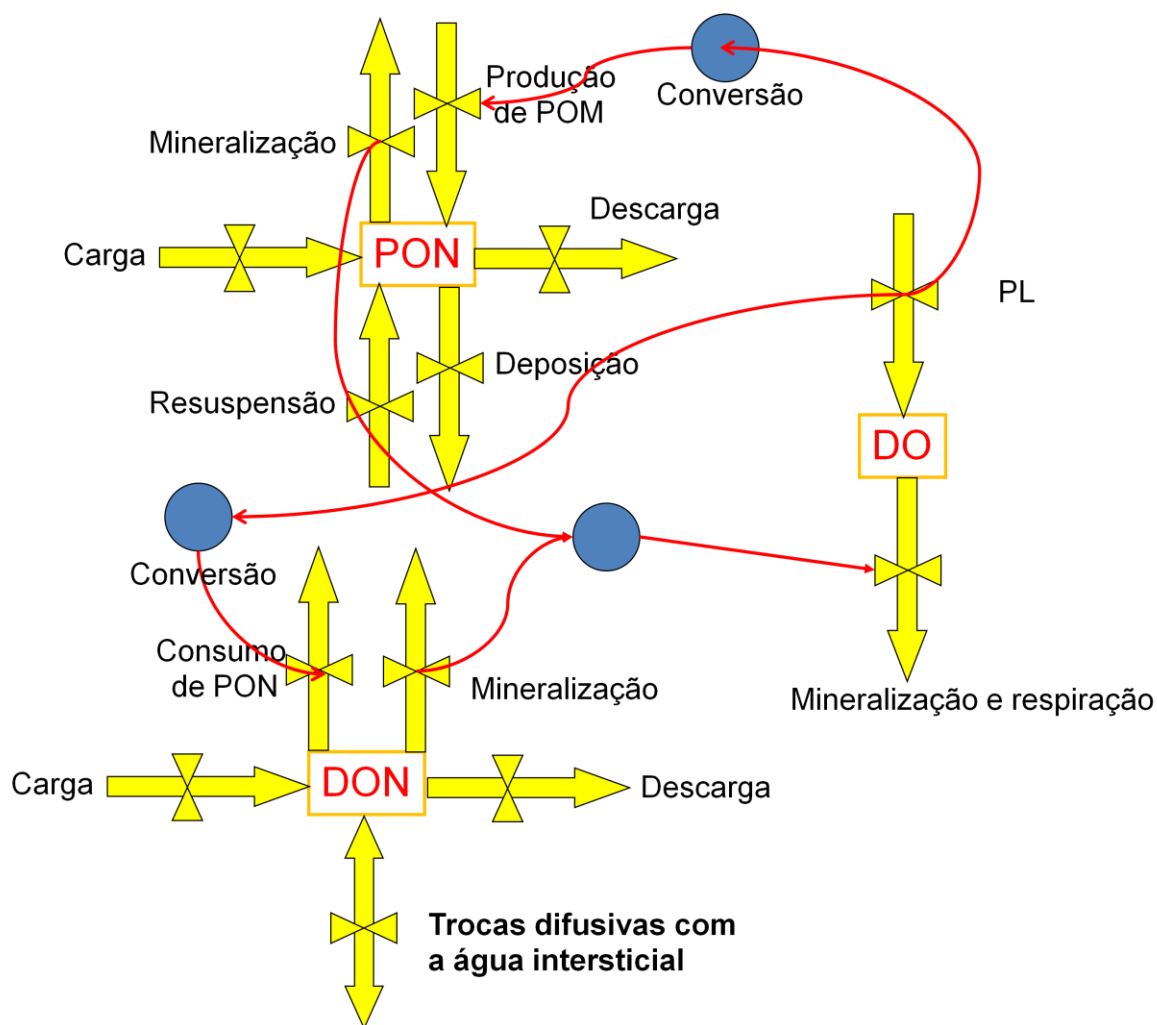
$$\frac{dDOP_w}{dt} = InputDOP_w - OutputDOP_w - MinerDOP_w + \frac{DissoPOP_w}{P_{AtomicMass}} \pm SedWaterDiffusionDOP$$

Onde,

*InputDOC<sub>w</sub>*, *InputDON<sub>w</sub>* e *InputDOP<sub>w</sub>* – Entradas de carbono, azoto e fósforo orgânicos dissolvidos através de processos físicos (advecção e difusão); *OutputDOC<sub>w</sub>*, *OutputDON<sub>w</sub>* e *OutputDOP<sub>w</sub>* – Saídas de carbono, azoto e fósforo orgânicos através dos mesmos processos físicos; *MinerDOC<sub>w</sub>*, *MinerDON<sub>w</sub>* e *MinerDOP<sub>w</sub>* – Mineralização do carbono, azoto e fósforo orgânicos dissolvidos; *C<sub>AtomicMass</sub>*, *N<sub>AtomicMass</sub>* e *P<sub>AtomicMass</sub>* – Massa atômica do carbono, do azoto e do fósforo em mg μmol<sup>-1</sup>; *PhytoExudDOC<sub>w</sub>* – Exudação de carbono, sob a forma de hidratos de carbono, pelos organismos autotróficos; *SedWaterDiffusionDOC*, *SedWaterDiffusionDON* e *SedWaterDiffusionDOP* - Difusão entre a água intersticial dos sedimentos e a água sobrenadante para o *DOC*, o *DON* e o *DOP*.

A mineralização da matéria orgânica leva à produção de formas inorgânicas de azoto (ex: amónia) e fósforo (fosfatos). A amónia é oxidada a nitrito e o nitrito a nitrato. Em condições subóxicas ou anóxicas, ocorre a desnitrificação, com redução do nitrato e produção de amónia e de azoto molecular (N<sub>2</sub>). Os balanços de massa da amónia e do nitrato na coluna de água são apresentados na Equação 6-7 e na Equação 6-8, o do fosfato apresenta-se na Equação 6-9. As parcelas relativas à mineralização do azoto e do fósforo, com sinais negativos nas equações relativas às espécies orgânicas surgem na Equação 6-7 e na Equação 6-9 como parcelas positivas.

A Figura 6-3 sintetiza as interações entre o *PON* o *DON* e o *DO*. A sedimentação foi discutida anteriormente para o fitoplâncton (cf. - 3.1.5). No caso de partículas detriticas, podem considerar-se taxas médias de deposição. Relativamente à resuspensão, pode a mesma ser calculada em função da tensão de corte junto ao fundo, que é por sua vez dependente da velocidade da corrente e do atrito (Duarte et al., 2003).



**Figura 6-3** – Síntese dos diagramas das figuras anteriores de forma a evidenciar as interações entre o PON o DON e de ambos com o oxigénio dissolvido.

**Equação 6-7**

$$\frac{dNH_{4w}}{dt} = InputNH_{4w} - OutputNH_{4w} + \frac{MinerPONw}{N_{AtomicMass}} + MinerDONw - NitrificationNH_{4w} + DeNitrificationNO_{3w} \pm SedWaterDiffusionNH_4 + ExcrNH_{4w} - UpTakeNH_{4w}$$

**Equação 6-8**

$$\frac{dNO_{3w}}{dt} = InputNO_{3w} - OutputNO_{3w} + NitrificationNH_{4w} - DenitrificationNO_{3w} \pm SedWaterDiffusionNO_3 - UpTakeNO_{3w}$$

Onde,

$InputNH_{4w}$  e  $InputNO_{3w}$  – Entradas de amónia e nitrato através de processos físicos (advecção e difusão);  $OutputNH_{4w}$  e  $OutputNO_{3w}$  – Saídas de amónia e nitrato através dos mesmos processos físicos;  $NitrificationNH_{4w}$  e  $DeNitrificationNO_{3w}$  – Nitrificação e desnitrificação, respectivamente;  $SedWaterDiffusionNH_4$  e  $SedWaterDiffusionNO_3$  – Difusão entre a água intersticial dos sedimentos e a água sobrenadante para a amónia e o nitrato;  $ExcrNH_{4w}$  – Excreção de amónia pelo biota;  $UpTakeNH_{4w}$  e  $UpTakeNO_{3w}$  – Consumo de amónia e de nitrato pelos produtores primários e pelas

bactérias heterotróficas (cf. - 3.1 e 3.2). Os restantes termos foram descritos nas equações anteriores.

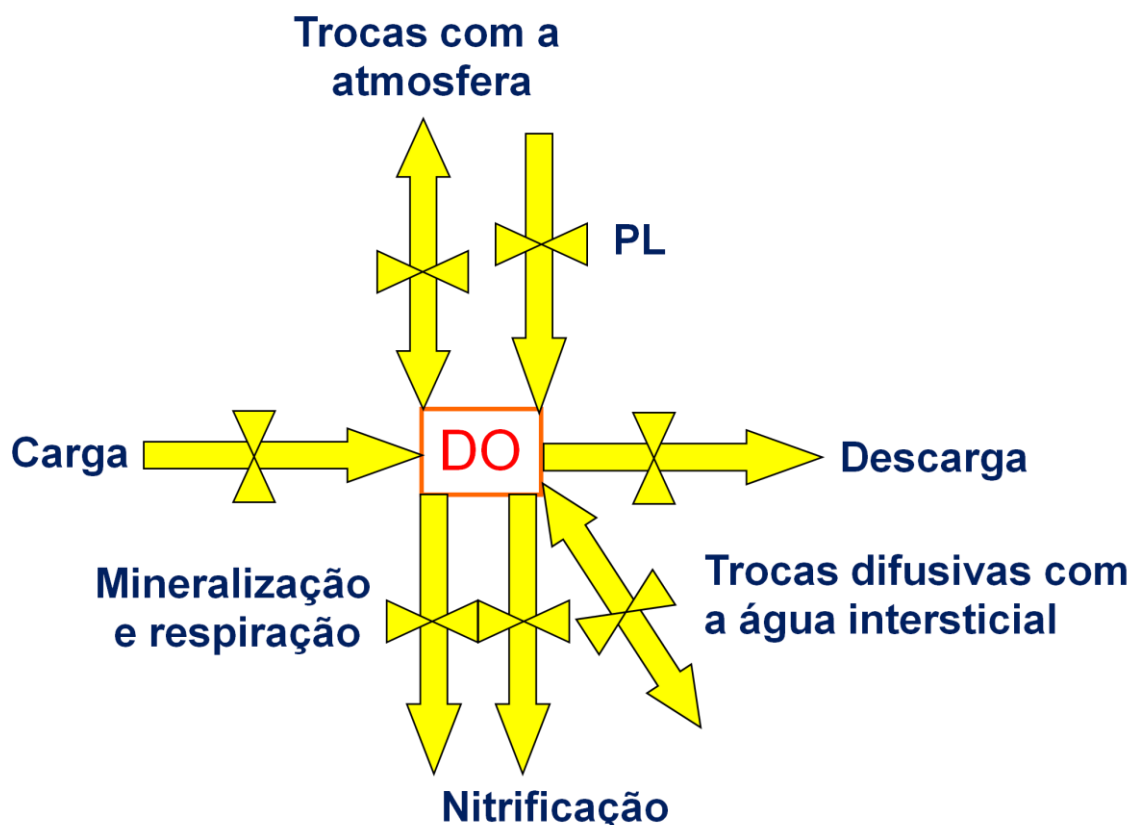
**Equação 6-9**

$$\frac{dPO_{4w}}{dt} = InputPO_{4w} - OutputPO_{4w} + \frac{MinerPOP_w}{P_{AtomicMass}} + MinerDOP_w \pm SedWaterDiffusionPO_4 - UpTakePO_{4w}$$

Onde,

*InputPO<sub>4w</sub>* e *OutputPO<sub>4w</sub>* – Entradas e saídas de fosfato através da advecção e da difusão;  
*SedWaterDiffusionPO<sub>4</sub>* – Difusão entre a água intersticial dos sedimentos e a água sobrenadante;  
*UpTakePO<sub>4w</sub>* – Consumo de fosfato pelos produtores primários e pelas bactérias heterotróficas (cf. - 3.1 e 3.2). Os restantes termos foram descritos nas equações anteriores.

A Figura 6-4 representa os processos que afectam a concentração do oxigénio dissolvido (DO). As “trocas com a atmosfera” são função da concentração e da solubilidade do oxigénio, da pressão atmosférica e da velocidade do vento (Chapelle, 1995). O DO é gasto em diversos processos anteriormente referidos tais como a mineralização e a nitrificação (Equação 6-10).



**Figura 6-4** - Fluxos que afectam a concentração do oxigénio dissolvido (DO). A “carga”, a “descarga” e as “trocas com a atmosfera” correspondem às entradas e saídas de oxigénio através de processos físicos. A “PL” corresponde à produção primária líquida, ou seja, à produção de oxigénio através da fotossíntese. A “mineralização e a respiração” correspondem à transformação da matéria orgânica em sais minerais e são acompanhadas de consumo de oxigénio (ver texto).

Equação 6-10

$$\frac{dDO_w}{dt} = InputDO_w - OutputDO_w \pm SedWaterDiffusionDO + Kar DO_{sat} - DO_w - RespDO_w + PLDO_w - MineralizationConsDO_w - NitrificationConsDO_w$$

*InputDO<sub>w</sub>* e *OutputDO<sub>w</sub>* – Entradas e saídas oxigénio através da advecção e da difusão; *SedWaterDiffusionDO* – Difusão entre a água intersticial dos sedimentos e a água sobrenadante ; *Kar* – Coeficiente de transferência de massa entre a água e a atmosfera; *DO<sub>sat</sub>* – Concentração de saturação (solubilidade do oxigénio em dadas condições de temperatura, salinidade e pressão atmosférica); *RespDO<sub>w</sub>* – Respiração dos organismos heterotróficos; *PLDO<sub>w</sub>*– Produção fotossintética líquida de oxigénio; *MineralizationConsDO<sub>w</sub>* e *NitrificationConsDO<sub>w</sub>* – Consumo de oxigénio pela mineralização e pela nitrificação, baseado na estequiometria das reacções respectivas (Chapelle, 1995).

### 6.1.2 Espécies químicas dos sedimentos e da água intersticial

As espécies químicas e os processos descritos para a coluna de água ocorrem também na água intersticial, embora em condições diferentes, pois os teores de matéria orgânica nos sedimentos e a circulação limitada da água que se encontra nos espaços entre as partículas de sedimento, tendem a contribuir para a existência de condições subóxicas ou anóxicas e com pH mais baixo do que na coluna de água.

Os processos que descrevem os balanços de massa para a matéria orgânica particulada sedimentada e para a matéria orgânica dissolvida na água intersticial são semelhantes aos apresentados anteriormente para a matéria orgânica particulada em suspensão e para a matéria orgânica dissolvida (cf. - Equação 6-1 a Equação 6-6), com excepção do transporte físico estar limitado às trocas difusivas verticais com a massa de água sobrenadante. Assim, as substâncias transportadas por processos de advecção e difusão horizontal afectam directamente as respectivas concentrações na coluna de água mas só podem afectar a concentração na água intersticial indirectamente, através da difusão água-sedimento. Os balanços de massa para a matéria orgânica particulada sedimentada e para a matéria orgânica dissolvida na água intersticial apresentam-se nas equações seguintes:

Equação 6-11

$$\frac{dPOC_s}{dt} = \frac{DepPOC_w + BioSetPOC_w}{SedMass} - ReSusPOC_s - MinerPOC_s - DissPOC_s - ConsPOC_s + PLPON_s$$

Equação 6-12

$$\frac{dPON_s}{dt} = \frac{DepPON_w + BioSetPON_w}{SedMass} - ReSusPON_s - MinerPON_s - DissPON_s - ConsPON_s + PLPON_s$$

Equação 6-13

$$\frac{dPOP_s}{dt} = \frac{DepPOP_w + BioSetPOP_w}{SedMass} - ReSusPOP_s - MinerPOP_s - DissPOP_s - ConsPOP_s + PLPOP_s$$

Z – Profundidade; *SedMass* – Massa de sedimento seco por unidade de área; *MinerPOCs*, *MinerPONs* e *MinerPOPs* – Mineralização do carbono, do azoto e do fósforo orgânico dos sedimentos; *DissPOCs*, *DissPONs* e *DissPOPs* – Dissolução das espécies particuladas (cf. - Equação 3-35); *ConsPOCs*, *ConsPONs* e *ConsPOPs* – Consumo de partículas orgânicas por organismos bênticos; *PLPOCs*, *PLPONs* e *PLPOPs* – Produção primária líquida bêntica em unidades de carbono, azoto e fósforo. Os restantes termos foram definidos nas equações anteriores.

Equação 6-14

$$\frac{dDOC_s}{dt} = -MinerDOC_s + \frac{DissPOCs.SedWaterRatio}{CAtomicMass} + PhytoBenthosExudDOCs \pm SedWaterDiffusionDOC$$

Equação 6-15

$$\frac{dDON_s}{dt} = -MinerDON_s + \frac{DissPONs.SedWaterRatio}{NAtomicMass} \pm SedWaterDiffusionDON$$

Equação 6-16

$$\frac{dDOP_s}{dt} = -MinerDOP_s + \frac{DissPOPs.SedWaterRatio}{PAtomicMass} \pm SedWaterDiffusionDOP$$

Onde,

*MinerDOCs*, *MinerDONs* e *MinerDOPs* – Mineralização do carbono, azoto e fósforo orgânicos dissolvidos na água intersticial; *SedWaterRatio* – Massa de sedimentos (g) que contem um litro de água intersticial; *CAtomicMass*, *NAtomicMass* e *PAtomicMass* – Massa atômica do carbono, do azoto e do fósforo em  $\mu\text{g } \mu\text{mol}^{-1}$ ; *PhytoBenthosExudDOCs* – Exudação de hidratos de carbono pelos organismos autotróficos. Os restantes termos foram definidos nas equações anteriores.

Os processos que descrevem os balanços de massa da amónia, do nitrato e do fosfato são semelhantes aos apresentados anteriormente para a coluna de água (cf. - Equação 6-7 a Equação 6-10), com excepção da ausência do transporte horizontal, já mencionada relativamente às espécies orgânicas, e dos processos de adsorção/desorção do fósforo inorgânico.

Equação 6-17

$$\frac{dNH_{4s}}{dt} = \frac{MinerPONs.SedWaterRatio}{NAtomicMass} + MinerDONs - NitrificationNH_{4s} + DeNitrificationNO_{3s} \pm SedWaterDiffusionNH_4 - RootUpTakeNH_{4s}$$

Equação 6-18

$$\frac{dNO_{3s}}{dt} = -DenitrificationNO_{3s} + NitrificationNH_{4s} \pm SedWaterDiffusionNO_3 - RootUpTakeNO_{3s}$$

*NitrificationNH<sub>4s</sub>* e *DeNitrificationNO<sub>3s</sub>* – Nitrificação e desnitrificação; *RootUpTakeNH<sub>4s</sub>* e *RootUpTakeNO<sub>3s</sub>* – Consumo de amónia e de nitrato através das raízes dos autotróficos.

Equação 6-19

$$\frac{dPO_{4s}}{dt} = \frac{MinerPOPs.SedWaterRatio}{PAtomicMass} \pm SedWaterDiffusionPO4 - SedimentAdsorPO4s + SedimentDesorPO4ads - RootUpTakePO4s$$

Equação 6-20

$$\frac{dPO_{4ads}}{dt} = \frac{SedimentAdsorPO4s - SedimentDesorPO4ads}{SedWaterRatio} PAtomicMass$$

*SedimentAdsorption* e *SedimentDesorption* – Adsorção e desorção do fosfato. *RootUpTakePO4s* – Consumo de fosfato através das raízes dos autotróficos. O sufixo “*ads*” refere-se às formas adsorbidas de fósforo inorgânico. Os restantes termos foram definidos nas equações anteriores.

Equação 6-21

$$\frac{dDOs}{dt} = \pm SedWaterDiffusionDO - RespDOs - MineralizationConsDOs - NitrificationConsDOs$$

*RespDOs* – Respiração do biota dos sedimentos para além dos processos de mineralização; *MineralizationConsDOs* e *NitrificationConsDOs* – Consumo de oxigénio pela mineralização e pela nitrificação. Os restantes termos foram definidos nas equações anteriores.

### 6.1.3 Mineralização, nitrificação, desnitrificação, adsorção/desorção do fósforo

A mineralização da matéria orgânica particulada e dissolvida pode ser calculada sem incluir os organismos decompositores (bactérias) como uma das variáveis de estado no modelo, ou seja, as bactérias podem ser consideradas de modo implícito, sendo a mineralização calculada somente em função da concentração de oxigénio dissolvido na água e da temperatura, conforme descrito em Chapelle (1995). No caso de serem consideradas as bactérias (e.g. Baretta-Bekker et al., 1997; Vichi et al., 2007), o termo de mineralização é calculado a partir da respiração das mesmas (Equação 3-29). Em qualquer caso, a mineralização é acompanhada de consumo do oxigénio necessário para oxidar a matéria orgânica.

Os processos de nitrificação/desnitrificação também podem ser calculados considerando as bactérias de modo implícito, conforme descrito em Chapelle (1995). Quando a biomassa das bactérias é uma das variáveis de estado do modelo, estes processos podem ser calculados em função da mesma, tal como descrito em Vichi et al. (2007) para a desnitrificação. Em qualquer caso, a nitrificação é uma parcela negativa no balanço da amónia e do oxigénio. A desnitrificação é uma parcela negativa na equação do nitrato. Tanto a nitrificação como a desnitrificação dependem da temperatura e da concentração de oxigénio. No entanto, enquanto a nitrificação é proporcional à concentração de oxigénio, a desnitrificação é inversamente proporcional à mesma (cf. - 6.1.3). As

equações que se seguem descrevem as taxas de mineralização, nitrificação e desnitrificação a partir de Chapelle (1995).

**Equação 6-22**

$$\text{MineralizationRate} = K_{\text{Min}} f_{\text{DO},t}$$

**Equação 6-23**

$$\text{NitrificationRate} = K_{\text{Nit}} f_{\text{DO},t}$$

**Equação 6-24**

$$\text{DeNitrificationRate} = K_{\text{DeNit}} f_{\text{DO},t}$$

A mineralização, a nitrificação e a desnitrificação calculam-se a partir do produto das taxas e das concentrações do substrato mineralizado, nitrificado ou desnitrificado. A dependência da temperatura é idêntica para os três processos:

**Equação 6-25**

$$f_{\text{DO},t} = \exp(kt.t)$$

A dependência do oxigênio é idêntica para a mineralização e para a nitrificação, diferindo no caso da desnitrificação que ocorre, preferencialmente, sob níveis baixos de *DO*. Para os dois primeiros processos, a referida dependência fica:

**Equação 6-26**

$$f_{\text{DO}} = \frac{[DO]}{K + [DO]}$$

No caso da desnitrificação:

**Equação 6-27**

$$f_{\text{DO}} = 1 - \frac{[DO]}{K + [DO]}$$

A taxa de adsorção do fosfato pode ser calculada pela Equação 6-28:

**Equação 6-28**

$$\text{SedimentAdsorptionPO4sRate} = \frac{K (1 - PO4_{\text{ads}})}{P_{\text{max}}}$$

Onde,

*K* é um parâmetro que depende da concentração de oxigênio na água intersticial – acima de um valor crítico de *DO*, *K* é maior, sendo menor abaixo desse valor, de modo a que a adsorção se dê mais intensamente quando a concentração de oxigênio é alta; *P<sub>max</sub>* – representa um valor máximo para a concentração de fosfato na forma adsorbida.

A taxa de desorção de fosfato pode calcular-se pela equação seguinte:

$$\text{SedimentDesorptionPO4sRate} = \frac{Kd.Pads}{P_{\max}}$$

Onde,

$Kd$  é uma constante de desorção.

## 6.2 Integração dos ciclos biogeoquímicos com os processos biológicos

Num modelo de um ecossistema importa considerar variáveis de estado químicas e biológicas e as equações diferenciais para cada variável devem integrar as parcelas que explicam as trocas de massa entre as diferentes variáveis de modo a ser respeitada a lei da conservação. Em diferentes ecossistemas, diferentes grupos de espécies assumem maior ou menor importância em função de um grande número de características e os modelos desses ecossistemas devem reflectir essas características.

Nos subcapítulos anteriores foram feitas várias referências às interações dos ciclos biogeoquímicos com os processos biológicos. Por exemplo, a produção primária líquida, a respiração, o consumo de nutrientes, a excreção, a nitrificação e a desnitrificação são alguns dos processos que surgem em várias equações e que estão relacionados com a abundância de diferentes tipos de organismos e com diversos factores ambientais, discutidos no capítulo 3 e neste capítulo. Estes processos são parte integrante dos ciclos biogeoquímicos. Por exemplo: (i) a produção primária e a respiração afectam a concentração de oxigénio na água; (ii) o consumo de nutrientes dissolvidos pelas bactérias e organismos fotossintéticos reduz as concentrações de nutrientes da água. Os processos relacionados com a dinâmica de populações e com as interações entre populações, discutidos nos capítulos 4 e 5, também contribuem para a biogeoquímica. Por exemplo, a maior ou menor abundância das diferentes espécies ou grupos de espécies reflecte-se na produção primária, na respiração, etc. e, por conseguinte, no funcionamento dos ecossistemas: (i) Biomassas muito elevadas de produtores primários levam a produções elevadas de oxigénio durante o dia e a consumos elevados durante a noite; (ii) a mortalidade provocada por predadores contribui para a reciclagem de nutrientes indirectamente, através da excreção dos predadores. Esta riqueza dinâmica está incluída nas equações apresentadas ao longo dos capítulos 3, 4, 5 e 6 e “emerge” quando as mesmas são reunidas para simular um ecossistema.

A Figura 6-5 representa o diagrama de um modelo da Ria Formosa no Algarve, descrito em Duarte et al. (2007), utilizando a simbologia conhecida como “Energy circuit language” (Odum, 1975). Este diagrama não representa todas as interações consideradas no modelo de modo a ser mais facilmente legível. No entanto, apesar de algumas simplificações, o número de variáveis representadas bem como as suas interações sugere uma complexidade relativamente elevada. As variáveis de estado estão representadas por pentágonos. Estes pentágonos podem encontrar-se dentro de outras figuras, em função do grupo funcional a que pertencem. Por exemplo, o símbolo que corresponde ao fitoplâncton representa um produtor primário e o símbolo hexagonal denominado *Ruditapes decussatus* representa um consumidor (amêijoas). O diagrama inclui outros produtores primários bênticos: macroalgas e fanerogâmicas. As variáveis incluídas em cada destes

grupos funcionais compreendem os teores em carbono, azoto e fósforo dos organismos representados. Os sedimentos, a água intersticial e a água sobrenadante incluem muitas das variáveis cujos balanços foram analisados nos subcapítulos anteriores. As setas indicam as interações entre os diversos grupos e variáveis.

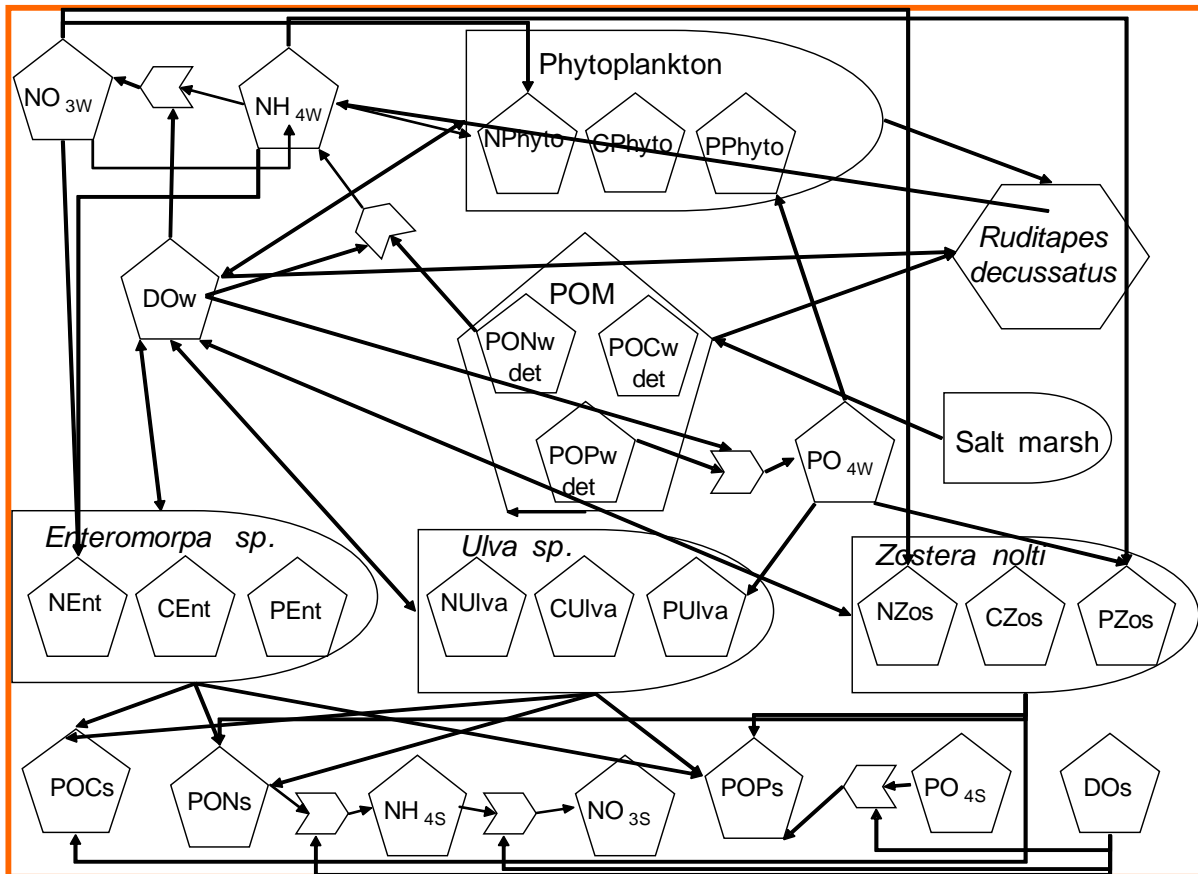
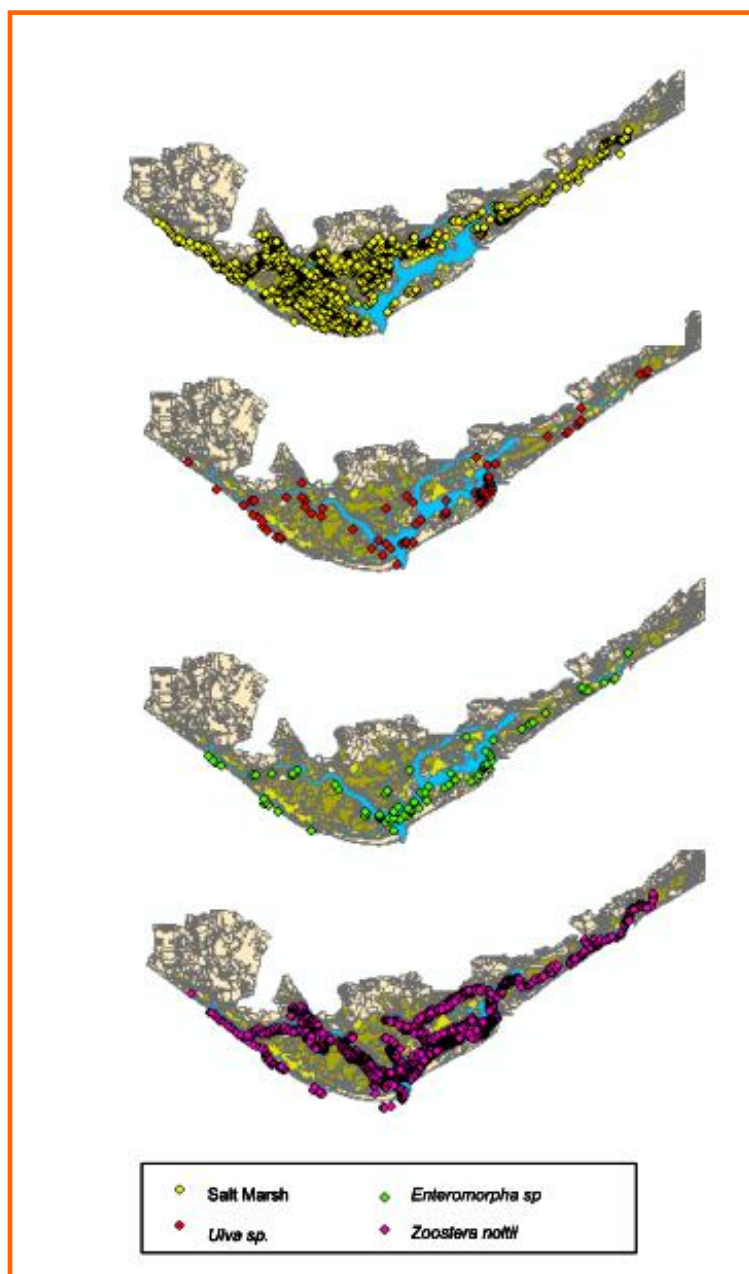


Figura 6-5 – Diagrama de um modelo ecológico da Ria Formosa (ver texto).

Um diagrama como o representado na Figura 6-5 pode corresponder a um modelo 0, 1, 2 ou 3D. O exemplo apresentado baseia-se num modelo 2D, resolvido em ordem à latitude e à longitude. Num modelo deste tipo, importa conhecer as áreas de distribuição de diferentes grupos funcionais. Por exemplo, as macroalgas e as fanerogâmicas tendem a ocupar áreas com determinadas características e não a distribuir-se de forma homogénea num ecossistema como a Ria Formosa, com toda a sua heterogeneidade biofísica: grandes áreas de espriado de maré, diferentes tipos de sedimentos, desde areia a vasa, canais com áreas importantes permanentemente submersas, áreas sob maior influência do mar, junto às barras, e áreas sob grande influência dos rios afluentes, etc. Assim, os Sistemas de Informação Geográfica (SIG) são um auxiliar importante quando se trata de caracterizar um ecossistema para definir as condições iniciais de um modelo. A Figura 6-6 representa algumas imagens de um SIG com as distribuições de diversos povoamentos de fanerogâmicas e de macroalgas na Ria Formosa. Estas distribuições foram usadas para definir as condições iniciais do modelo ecológico referido anteriormente (Duarte et al. 2007).



**Figura 6-6** – Distribuição de duas espécies de macroalgas, de sapal e de povoamentos de *Zostera* na Ria Formosa.

### 6.3 Integração da biogeoquímica com a hidrodinâmica

Nos modelos biogeoquímicos resolvidos em ordem a uma ou mais dimensões espaciais é necessário simular os processos de transporte das variáveis da coluna de água. A forma mais simples de simular o transporte é recorrer a campos de velocidade medidos ou obtidos com modelos hidrodinâmicos. A equação do transporte (Equação 6-30) permite calcular a variação da concentração de uma variável ( $S$ ) em ordem ao tempo em função da advecção, da dispersão e das fontes e sumidouros, exemplificados nos subcapítulos anteriores e que provocam variações locais nas concentrações das

diferentes variáveis (ver balanços de massa apresentados nos subcapítulos 6.1.1. e 6.1.2). A advecção depende das velocidades que podem ser medidas ou obtidas com um modelo hidrodinâmico.

Equação 6-30

$$\frac{\partial S}{\partial t} + \frac{\partial uS}{\partial x} + \frac{\partial vS}{\partial y} + \frac{\partial wS}{\partial z} = A_x \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} + A_y \frac{\partial^2 S}{\partial y^2} + A_z \frac{\partial^2 S}{\partial z^2} + \text{Fontes} - \text{Sumidouros}$$

Advecção
Dispersão

A forma mais “avançada” de considerar o transporte é “acoplando” um modelo hidrodinâmico ao modelo biogeoquímico. O problema de “acoplar” a hidrodinâmica e a biogeoquímica é o tempo de cálculo, que aumenta consideravelmente. Este aumento deve-se sobretudo à necessidade de usar pequenos passos temporais nos cálculos hidrodinâmicos. No entanto, esta tem vindo a ser a abordagem mais utilizada (Pereira et al., 2006), em função do aumento da capacidade de cálculo dos computadores e da importância de considerar no mesmo modelo as interações e retroações entre os processos físicos e os processos biogeoquímicos.

Os modelos hidrodinâmicos são baseados nas equações de Navier-Stokes e na equação da continuidade. Estas equações permitem calcular o campo de velocidades da corrente a uma, duas ou três dimensões, com base nas forças de gradiente de pressão, no atrito, na força de Coriolis e na turbulência. Estes modelos podem ser forçados pelos caudais afluentes ao domínio do modelo, pelas variações no nível da água nas fronteiras com o mar e pela tensão de corte provocada pelo vento. Existem diversos modelos hidrodinâmicos a que se podem acoplar processos biogeoquímicos e que se encontram referidos na bibliografia (Pereira et al., 2006).

## 6.4 Bibliografia

1. Baretta-Bekker, J. G., Baretta, J. W., Ebenhoh, W., 1997. Microbial dynamics in the marine ecosystem model ERSEM ii with decoupled carbon assimilation and nutrient uptake. *J. Sea Res.* 38: 195–211.
2. Baretta-Bekker, J. G., Baretta, J. W., Hansen, A.S., Riemann, B., 1998. An improved model of carbon and nutrient dynamics in the microbial food web in marine enclosures. *Aquatic Microbial Ecology* 14: 91-108.
3. Chapelle, A., 1995. A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon. *Ecological Modelling* 80: 131-147.
4. Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli. J.M., Souchu. P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling* 127: 161-181.
5. Duarte, P., Meneses, R., Hawkins, A.J.S., Zhu, M., Fang, J., Grant, J., 2003. Mathematical modelling to assess the carrying capacity for multi-species culture within coastal water. *Ecological Modelling* 168: 109-143.
6. Duarte, P., Azevedo, B., Ribeiro, C., Pereira, A., Falcão, M., Serpa, D.,Bandeira, R., Reia, J., 2007. Management oriented mathematical modelling of Ria Formosa (South Portugal). *Transition Water Monographs* 1: 13-51.
7. Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B. and Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10: 1135–1142.
8. Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W., Mckelvie, S. M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research* 48, 591-639.
9. Gertsev V.I., Gertseva V.V., 2004. Classification of mathematical models in ecology. *Ecological Modelling* 178: 329-334.
10. Luyten, P.J., Jones, J.E., Proctor, R., Tabor, A., Tette, P., Wild-Allen, K.(Eds.), 1999. COHERENS – A Coupled Hydrodynamic–Ecological Model for Regional and Shelf Seas. Users Documentation. Mumm Report, Management Unit of the Mathematical Models of the North Sea, p. 914.
11. Martin, J.H., Coale, K.H. , Johnson, K.S., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., Tanner, S.J., Hunter, C. N., Elrod, V.A., Nowicki, J.L., Coley, T.L., Barber, R.T., Lindley, S., Watson, A.J., Van Scoy, K., Law, C.S., Liddicoat, M.I., Ling, R., Stanton, T., Stockel, J., Collins, C., Anderson, A., Bidgare, R., Ondrusek, M., Latasa, M., Millero, F. J., Lee, K., Yao, W., Zhang, J.Z., Friederich, G., Sakamoto, C., Chavez, F. , Buck, K. , Kolber, Z., Greene, R., Falkowski, P., Chisholm, S.W., Hoge, F., Swift, R., Yungel, J., Turner, S., Nightingale, P., Hatton, A., Liss, P., Tindale, N.W. , 1994. Testing the Iron Hypothesis in Ecosystems of the Equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 371, 123-120.
12. Moll, A., Radach, G., 2003. Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system. Part 1: models and their results. *Progress in Oceanography* 57: 175-217.
13. Odum, H.T., 1975. An energy circuit language for ecological and social systems: its physical basis. In: B.C. Patten (Editor), *Systems analysis and simulation in Ecology*. Academic Press, London, Vol. II, pp. 139-211.

14. Pereira, A., Duarte, A., Norro, A., 2006. Different modelling tools of aquatic ecosystems: A proposal for a unified approach. *Ecological Informatics* 1: 407-421.
15. Taylor, A.H., 1993. Modelling climatic interactions of the marine biota. In: J. Willebrand and D.L.T. Anderson (Editors), *Modelling oceanic climate interactions*. NATO ASI Series, Series I: Global Environmental Change, Vol. I, Springer-Verlag, pp. 373-413.
16. Vichi, M., Pinardi, N., Masina, S., 2007. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory. *J. Mar. Sys.* 64: 89–109.

## 7 Modelos e Sistemas de Apoio à Decisão

Em muitos casos, os modelos ecológicos são utilizados para testar e/ou validar cenários hipotéticos de gestão de regiões específicas. Muitas vezes, o objectivo é otimizar a gestão de um recurso natural capaz de produzir bens e serviços de interesse para os seres humanos. A gestão dos ecossistemas implica considerar diversos cenários, bem como as suas implicações ambientais, económicas e sociais. A implementação de modelos de gestão que permitam considerar todos os aspectos acima referidos é um problema complexo que passa pela utilização integrada de diversas ferramentas – bases de dados, sistemas de informação geográfica (SIG), modelos ecológicos, análises sócio-económicas, etc. Importa ainda que os resultados destas “ferramentas” possam ser demonstrados de modo claro para facilitar a participação de todos os “stakeholders” nos processos de tomada de decisão relativos a diferentes opções de gestão.

Considerando, por um lado, a necessidade de gerir os recursos naturais de modo a compatibilizar diferentes usos dos mesmos de forma sustentável e, por outro lado, a complexidade de tal processo de gestão, importa desenvolver sistemas de apoio à decisão (SADs) que auxiliem os “stakeholders” a tomar decisões informadas. Os modelos matemáticos têm aqui um papel central, pois são a ferramenta adequada para analisar diversos cenários de gestão de um ecossistema. No entanto, nem todos os aspectos relativos à tomada de decisão têm uma natureza quantitativa, ou facilmente quantificável. Assim, importa integrar os modelos com outras ferramentas.

Um SAD é um processo e uma ferramenta para resolver problemas complexos que podem integrar aspectos quantitativos e aspectos qualitativos. A existência de objectivos múltiplos complica a tomada de decisão, especialmente, quando há conflitos entre alguns desses objectivos. Enquanto processo, um SAD é uma forma sistemática de orientar os decisores e os “stakeholders” no processo de tomada de decisão, considerando todos os objectivos a atingir e avaliando as opções disponíveis, de modo a escolher a solução que maximiza a satisfação de todos os objectivos. Habitualmente, um SAD usa um sistema de informação interactivo e iterativo, flexível e informatizado, para resolver um problema de gestão. Este sistema pode incorporar dados, modelos e opiniões dos diversos “stakeholders” (Fedra, 2006).

A gestão integrada da zona costeira (GIZC) é um bom exemplo da necessidade de utilização de SADs. A GIZC é um processo de gestão que utiliza uma abordagem integrada, em todos os aspectos da zona costeira, numa tentativa de alcançar a sustentabilidade. A GIZC implica a integração e a coordenação de diversas actividades sendo que algumas podem gerar externalidades para outras. Assim, o processo de tomada de decisão no âmbito de um programa de GIZC é complexo e requer o recurso a bases de dados, SIG, modelos matemáticos, etc. Os ecossistemas costeiros desempenham sempre um papel importante na vida dos seres humanos e têm uma grande complexidade física, química e biológica. Estes ecossistemas permitem uma grande variedade de actividades, tais como a pesca, a aquicultura, as actividades portuárias, o turismo, etc., garantem diversos serviços básicos para a humanidade, tais como a produção de alimentos, mas são também o destino final de muitos poluentes gerados pela agricultura e outras actividades humanas (Duarte et al., 2007). A GIZC tem vindo a assumir um papel cada vez mais relevante a nível internacional,

com especial ênfase para a União Europeia, conforme se pode confirmar pela Recomendação 2002/413/CE do Parlamento Europeu e do Conselho, de 30 de Maio de 2002, relativa à execução da Gestão Integrada da Zona Costeira na Europa (UE, 2000a), pela criação pela Comissão Europeia de um grupo de especialistas nesta matéria e pelos documentos produzidos pelo mesmo ao longo do período 2002 – 2009 (<http://ec.europa.eu/environment/iczm/home.htm>).

O objectivo deste capítulo é demonstrar a forma de integrar a modelação matemática com sistemas de análise dos resultados obtidos com os modelos, na simulação de diversos cenários de gestão de um ecossistema. O estudo de caso apresentado baseia-se em problemas de gestão de um ecossistema costeiro – a Ria Formosa no Algarve – tratados durante o projecto DITTY<sup>1</sup>. A primeira parte deste capítulo descreve uma aplicação da análise DPSIR (Drivers-Pressures-States-Impacts-Responses) à Ria Formosa de forma a demonstrar a complexidade inerente à gestão de um ecossistema costeiro e a justificar a importância de considerar diferentes cenários de gestão. A segunda parte explica como os resultados obtidos com um modelo, relativos a cada dos cenários considerados, podem ser comparados qualitativamente. A terceira parte descreve uma metodologia desenvolvida recentemente que procura oferecer uma solução genérica para a integração de modelos e algoritmos de análise multicriterial em SADs.

## 7.1 Análise DPSIR

De forma a demonstrar a complexidade inerente à gestão de um ecossistema costeiro apresenta-se na Tabela 7-1 uma análise DPSIR (Drivers-Pressures-States-Impacts-Responses) da Ria Formosa no Algarve. Esta análise foi levada a cabo durante o projecto DITTY. A metodologia DPSIR serve para caracterizar e gerir problemas ambientais. Um dos principais objectivos do projecto DITTY era o desenvolvimento de SADs para a gestão de lagoas costeiras europeias. O estudo de caso português foi a Ria Formosa no Algarve e contou com a participação de investigadores do Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR), da Universidade Fernando Pessoa (UFP) e de técnicos do Parque Natural da Ria Formosa, como “end-users” dos resultados do projecto.

Conforme se pode ver na Tabela 7-1, há diversos “**drivers**” ou funções de controlo que provocam **pressões** no ecossistema. Estas **pressões** alteram o **estado** do sistema lagunar provocando **impactes** que exigem diversas **respostas**. Por exemplo, a produção de bivalves gera pressões para acrescentar areia nas zonas de cultivo, para aumentar as áreas de produção e para alterar a densidade de bivalves. Estas pressões podem alterar o estado do ecossistema ao nível dos sedimentos, modificando a sua composição e a profundidade média das zonas de produção. Podem ainda ter efeitos ao nível dos bivalves, aumentando o seu número e a sua densidade e, como consequência, a sua mortalidade. Estas alterações no estado podem ter diversas consequências a nível da qualidade química da água e dos sedimentos, pois os bivalves filtradores aceleram os ciclos biogeoquímicos. Além disso, terão efeitos na produção de bivalves. Como resposta a estes impactes, importa gerir a produção de bivalves de forma sustentável, para evitar que alterações nas áreas e densidades de cultivo acabem por ter um efeito negativo na produção e/ou na qualidade da água, por exemplo. A gestão sustentável poderá passar por determinar quais as áreas de cultivo mais indicadas, quais as

---

<sup>1</sup> DITTY – Development of an Information Technology Tool for the Management of European Coastal Lagoons (Ref<sup>a</sup> EVK3-CT-2002-00084) (concluído em 2006).

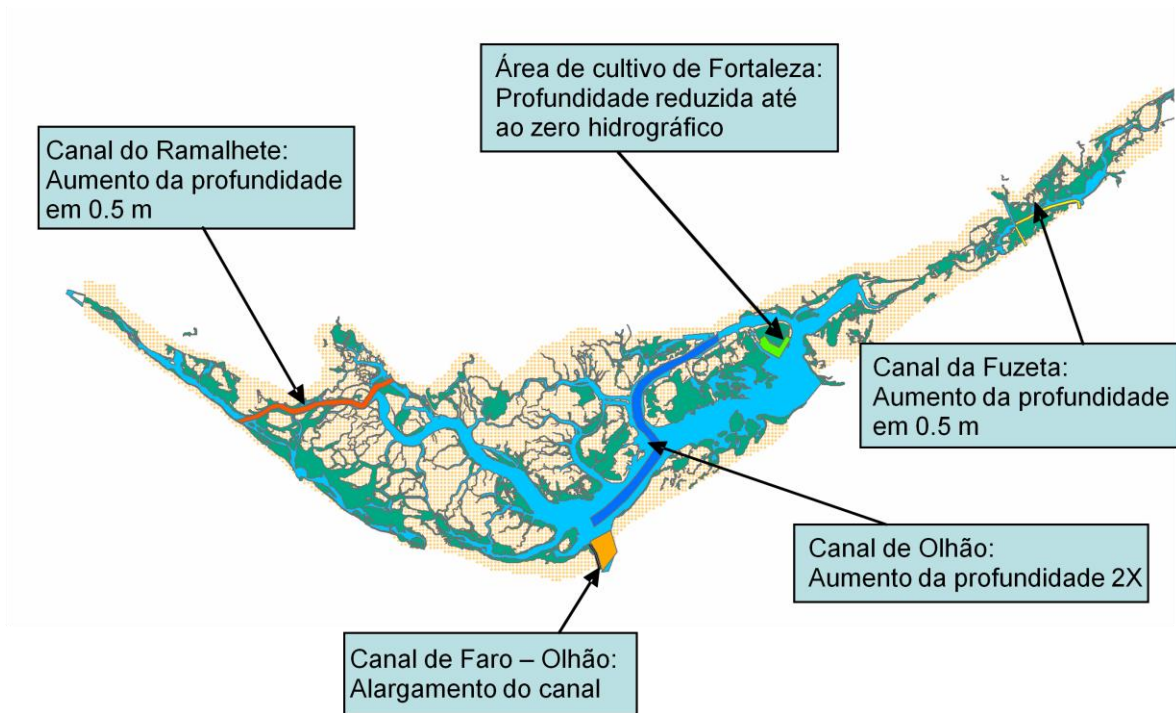
densidades de cultivo óptimas, etc. Em qualquer caso, só para este “**driver**” há várias opções possíveis de gestão. As actividades portuárias também são “**drivers**” que geram **pressões** no sentido de alterar/manter a batimetria para permitir a navegação nos canais de acesso ao porto de Faro-Olhão e que implicam a realização de operações de dragagem com diversos impactes ambientais. Importa salientar que alguns dos impactes dos “**drivers**” apresentados na Tabela 7-1 podem ter sinergias com os impactes de outros “**drivers**”. Por exemplo, a adição de areia nas zonas de cultivo para reduzir a quantidade de matéria orgânica dos sedimentos onde se produzem os bivalves e facilitar a faina dos aquicultores, acrescenta sedimentos que podem aumentar a necessidade de realizar dragagens. Por outro lado, as alterações na circulação da água resultantes de operações de dragagem, podem modificar a quantidade de alimento transportado pela mesma para a produção de bivalves. Deste modo, a quantificação dos impactes e a determinação de alternativas que possam minimizar os seus efeitos negativos é um problema de elevada complexidade que só pode ser resolvido com recurso à modelação matemática. Os modelos permitem não só quantificar parte dos impactes, como também testar iterativamente diversos cenários de gestão e produzir previsões que podem depois ser comparadas e classificadas qualitativamente em função dos objectivos que se perseguem para o ecossistema em causa.

A análise DPSIR é um bom ponto de partida para definir os cenários de gestão que se podem simular com um modelo ecológico. Os aspectos considerados relevantes para definir o estado do sistema relacionados com a qualidade química e biológica da água, com a produção aquícola, etc., podem ser usados para definir indicadores ambientais, sociais e económicos que sirvam para avaliar cada cenário. Ou seja, cada cenário simulado por um modelo ecológico produz resultados a nível dos diversos indicadores que permitem compará-lo qualitativamente com outros cenários utilizando métodos adequados. Deste modo, é possível ordenar os cenários em função da sua qualidade relativamente a todos os indicadores utilizados a fim de seleccionar aqueles que permitam um melhor compromisso entre os mesmos.

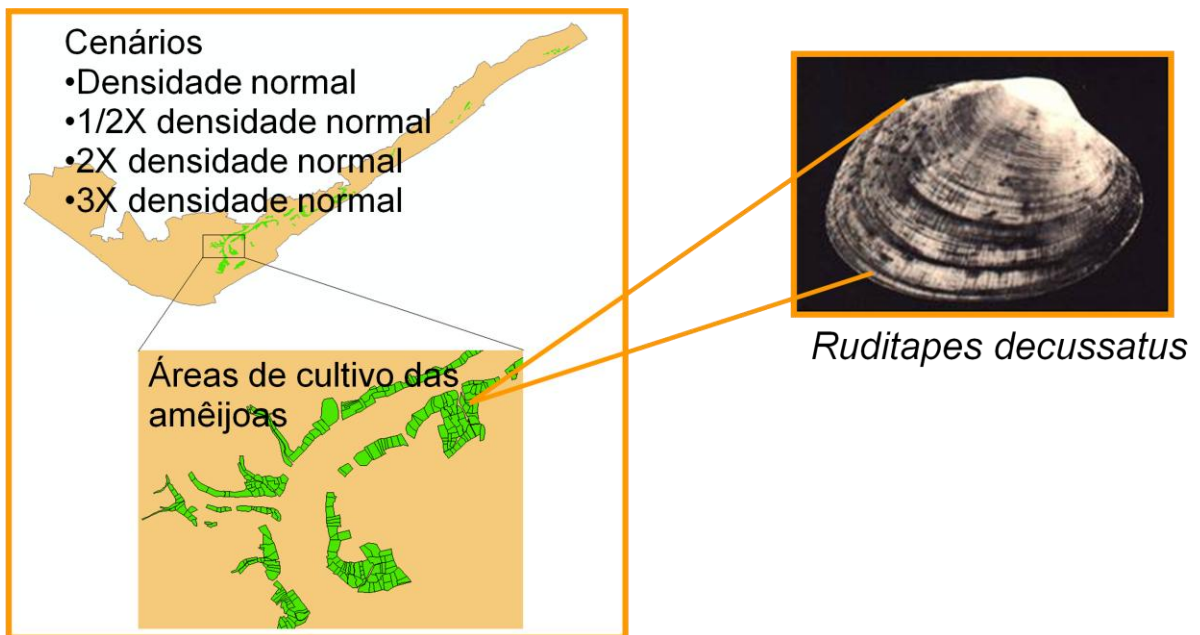
No projecto DITTY e após consultar os “stakeholders”, decidiu-se simular os cenários representados na Figura 7-1 e na Figura 7-2 para a Ria Formosa. A primeira representa diversos canais cuja dragagem estava a ser considerada até às profundidades indicadas na figura. Estas dragagens destinam-se a garantir a navegabilidade da Ria Formosa. A segunda representa as áreas de cultivo concessionadas da amêijoia *Ruditapes decussatus* e diversas densidades de cultivo a serem consideradas. Para simular os diferentes cenários recorreu-se a um modelo ecológico da Ria Formosa descrito em Duarte et al. (2007; 2008). Este modelo simula processos hidrodinâmicos e processos biogeoquímicos. Inclui variáveis para representar a hidrodinâmica, a qualidade química da água e dos sedimentos, e a biomassa de diversos grupos funcionais, incluindo fitoplâncton, macroalgas, fanerogâmicas e amêijoas. O modelo foi calibrado e validado com dados obtidos ao longo de diversos anos na Ria Formosa.

**Tabela 7-1** – Análise DPSIR da Ria Formosa no Algarve feita durante o projecto DITTY (ver texto).

<b>Driver</b>	<b>Pressure</b>	<b>State</b>	<b>Impact</b>	<b>Response</b>
Produção de bivalves	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Adição de areia às zonas intermareais</li> <li>• Alterações nas áreas concessionadas para a produção de bivalves</li> <li>• Alterações na densidade de bivalves</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nível dos sedimentos</li> <li>• Quantidade de bivalves e respectiva mortalidade</li> <li>• Qualidade química da água e dos sedimentos</li> </ul>	Alterações na: <ul style="list-style-type: none"> <li>• Batimetria</li> <li>• Qualidade química da água e dos sedimentos</li> <li>• Produção de bivalves</li> </ul>	Produção sustentável de bivalves sem exceder a capacidade de carga do ecossistema
Turismo	Construção de: <ul style="list-style-type: none"> <li>• Infraestruturas para o turismo</li> <li>• Canais de navegação</li> <li>• Aumento das descargas de águas residuais</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Área dos sapais</li> <li>• Qualidade química da água e dos sedimentos</li> </ul>	Alterações na/no/nos: <ul style="list-style-type: none"> <li>• Qualidade química da água e dos sedimentos</li> <li>• Produtividade do ecossistema</li> <li>• Ciclos biogeoquímicos</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Turismo sustentável (dentro da capacidade de carga do meio)</li> <li>• Melhorias na gestão e conservação das zonas de sapal</li> </ul>
Aumento da população (residente e não residente-turistas)	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Construção de infraestruturas</li> <li>• Aumento das descargas de águas residuais</li> <li>• Aumento da pressão sobre os sistemas dunares e os sapais</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Qualidade química e microbiológica da água e dos sedimentos</li> <li>• Estado da vegetação dunar e dos sapais</li> </ul>	Aumento da/do: <ul style="list-style-type: none"> <li>• Poluição</li> <li>• Eutrofização</li> <li>• Contaminação dos bivalves</li> <li>• Actividade marisqueira</li> <li>• Pesca desportiva</li> <li>• Pisoteio das dunas</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Melhoria dos níveis de tratamento das Estações de Tratamento de Águas Residuais</li> <li>• Interdição da produção de bivalves em áreas contaminadas</li> </ul>
Actividades portuárias	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Operações de dragagem</li> <li>• Tráfego marítimo</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Batimetria</li> <li>• Qualidade química da água e dos sedimentos</li> </ul>	Alterações no/na: <ul style="list-style-type: none"> <li>• Tempo de residência da água</li> <li>• Circulação hidrodinâmica</li> <li>• Qualidade química da água e dos sedimentos</li> </ul>	Optimização das áreas e profundidades dragadas de modo a causar o mínimo de impactes na qualidade química da água e dos sedimentos



**Figura 7-1** – Cenários relativos à realização de operações de dragagem, com indicação dos canais a serem dragados/alargados e da profundidade a atingir com a dragagem.



**Figura 7-2** – Cenários relativos a alterações nas densidades de cultivo das amêijoas nas áreas concessionadas na Ria Formosa. A densidade “normal” corresponde a cerca de 1 kg de amêijoas por m<sup>2</sup>.

## 7.2 Análise de cenários

Os cenários descritos no subcapítulo anterior (cf. - Figura 7-1 e Figura 7-2) foram comparados com um cenário padrão (o mesmo utilizado para calibrar e validar o modelo e correspondente à situação de referência do ecossistema usada para parametrizar o modelo). Esta comparação foi baseada nos resultados médios de um conjunto de variáveis obtidos com o modelo ecológico para os diversos cenários. As variáveis foram seleccionadas de modo a ser possível utilizar o sistema de classificação da qualidade da água e dos sedimentos desenvolvido pelo IFREMER (Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer) (e.g. Austoni et al., 2004). As tabelas seguintes adaptadas de Duarte et al. (2007) resumem as comparações entre os referidos cenários com base nos valores médios das variáveis consideradas.

**Tabela 7-2** – Classificação da qualidade da água, segundo o sistema do IFREMER, para diferentes cenários de dragagem (c.f. - Figura 7-1), a partir dos valores médios de diversas variáveis, previstos por um modelo ecológico da Ria Formosa (ver texto).

			Very good	Good	Discrete
Simulação standard	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	6.93		
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM			1.07
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.04		
	NO <sub>3</sub> -N	μM		7.34	
	NH <sub>4</sub> -N	μM		9.70	
	Chl-a	μgl <sup>-1</sup>	0.78		
Canal de Olhão	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	6.49		
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM			1.15
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.04		
	NO <sub>3</sub> -N	μM		9.19	
	NH <sub>4</sub> -N	μM			10.28
	Chl-a	μgl <sup>-1</sup>	0.74		
Canal do Ramalhete	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	6.98		
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM			1.14
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.06		
	NO <sub>3</sub> -N	μM		9.11	
	NH <sub>4</sub> -N	μM		9.85	
	Chl-a	μgl <sup>-1</sup>	0.77		

Os resultados apresentados na Tabela 7-2 e na Tabela 7-3 sugerem que a dragagem do canal de Olhão leva a uma pioria da qualidade da água, enquanto que a dragagem do canal de Ramalhete não parece afectar a qualidade da água e leva a uma melhoria da qualidade dos sedimentos. Relativamente aos cenários de cultivo de amêijoas, os resultados da Tabela 7-4 sugerem que qualquer aumento da densidade de amêijoas leva a uma pioria da qualidade da água nas zonas de cultivo.

**Tabela 7-3** - Classificação da qualidade dos sedimentos, segundo o sistema do IFREMER, para diferentes cenários de dragagem (c.f. - Figura 7-1), a partir dos valores médios de diversas variáveis, previstos por um modelo ecológico da Ria Formosa (ver texto).

			Very Good	Good
Simulação standard	OM	%	1.03	
	TN	g Kg <sup>-1</sup> (DW)		1.46
	TP	mg Kg <sup>-1</sup> (DW)	240.15	
Canal de Olhão	OM	%	1.07	
	TN	g Kg <sup>-1</sup> (DW)		1.06
	TP	mg Kg <sup>-1</sup> (DW)	204.37	
Canal do Ramalhete	OM	%	1.06	
	TN	g Kg <sup>-1</sup> (DW)	0.97	
	TP	mg Kg <sup>-1</sup> (DW)	194.47	

**Tabela 7-4** - Classificação da qualidade da água, segundo o sistema do IFREMER, para diferentes cenários de cultivo de amêijoas (c.f. - Figura 7-2), a partir dos valores médios de diversas variáveis, previstos por um modelo ecológico da Ria Formosa para as zonas de cultivo (ver texto).

			Very good	Good	Discrete	Sufficient	Bad
1/2X Densidade normal 0.5 kg (FW) m <sup>-2</sup>	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	2.60				
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM		0.76			
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.01				
	NO <sub>3</sub> -N	μM		8.22			
	NH <sub>4</sub> -N	μM		7.85			
	Chl-a	μg L <sup>-1</sup>	0.76				
Densidade normal 1 kg (FW) m <sup>-2</sup> (Standard simulation)	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	2.49				
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM		0.76			
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.01				
	NO <sub>3</sub> -N	μM			14.41		
	NH <sub>4</sub> -N	μM			11.87		
	Chl-a	μg L <sup>-1</sup>	0.61				
2X Densidade normal 2 kg (FW) m <sup>-2</sup>	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	1.79				
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM		0.76			
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.01				
	NO <sub>3</sub> -N	μM				24.11	
	NH <sub>4</sub> -N	μM				21.19	
	Chl-a	μg L <sup>-1</sup>	0.53				
3X Densidade normal 3 kg (FW) m <sup>-2</sup>	O <sub>2</sub>	Δ % Sat.	2.19				
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	μM		0.75			
	NO <sub>2</sub> -N	μM	0.01				
	NO <sub>3</sub> -N	μM				28.95	
	NH <sub>4</sub> -N	μM					34.73
	Chl-a	μg L <sup>-1</sup>	0.54				

A comparação dos diferentes cenários não deve ser baseada somente na qualidade química da água e dos sedimentos. Assim, importa considerar outros aspectos como, por exemplo, os aspectos económicos associados à melhoria da navegabilidade dos canais, ao aumento da produção de amêijoas, etc. Deste modo, a comparação dos cenários com vista à sua classificação qualitativa é um problema que pode envolver diversos critérios, ou seja, objectivos que se procura otimizar (por exemplo, interesses sócio-económicos e aspectos ligados à conservação da natureza). Alguns destes critérios podem ser estudados com modelos ecológicos. Um dos métodos de lidar com problemas que envolvem diversos critérios é a Avaliação Multicritério (AHP - Analytic Hierarchical Approach) (Saaty, 1980).

De modo a ilustrar a aplicação da Avaliação Multicritério à análise dos diferentes cenários de cultivo de amêijoa, apresenta-se de seguida um exemplo muito simples que considera somente três objectivos que se procura otimizar: um objectivo de qualidade da água, um objectivo de sustentabilidade ecológica e um objectivo económico. Para cada objectivo há apenas um indicador. O indicador de qualidade da água é baseado somente no pressuposto de que a mesma é inversamente proporcional à concentração de amónia. Importa salientar que a qualidade da água deve ser baseada em diversas variáveis, conforme ilustrado na tabela anterior, e que podem ser combinadas num ou em vários indicadores. No entanto, para tornar o exemplo mais simples optou-se por considerar somente uma variável. Seguiu-se a mesma abordagem para os restantes indicadores. Assim, o indicador de sustentabilidade ecológica é baseado na concentração de fitoplâncton assumindo que, quanto menor a mesma, menor a sustentabilidade ecológica. A ideia é a seguinte: quando se aumenta a densidade de cultivo de bivalves filtradores, aumenta o consumo de fitoplâncton podendo ficar comprometida a sobrevivência de outros organismos dependentes do mesmo. Relativamente ao indicador económico, considerou-se somente a produção de amêijoas. Nos parágrafos seguintes apresenta-se uma descrição sucinta da aplicação da AHP a este exemplo. Para mais detalhes sobre os cálculos efectuados consultar o ficheiro **AHP.xlsx**.

A AHP permite atribuir diferentes pesos aos diferentes indicadores e, por consequência, aos diferentes objectivos. Este é o principal elemento de subjectividade da AHP. As matrizes seguintes ilustram três situações possíveis em que, no primeiro caso ( $A_1$ ), se atribui a mesma importância a todos os indicadores, no segundo ( $A_2$ ), se atribui mais importância ao indicador de qualidade da água e, no terceiro caso ( $A_3$ ), se atribui mais importância ao indicador económico.

$A_1 = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Qual} \\ \text{água} \end{matrix} & \begin{matrix} \text{Sust} \\ \text{ecol} \end{matrix} & \text{Econ} \\ \begin{matrix} \text{Qual} \\ \text{água} \end{matrix} & 1 & 1 & 1 \\ \begin{matrix} \text{Sust} \\ \text{ecol} \end{matrix} & 1 & 1 & 1 \\ \text{Econ} & 1 & 1 & 1 \end{matrix}$	$A_2 = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Qual} \\ \text{água} \end{matrix} & \begin{matrix} \text{Sust} \\ \text{ecol} \end{matrix} & \text{Econ} \\ \begin{matrix} \text{Qual} \\ \text{água} \end{matrix} & 1 & 2 & 3 \\ \begin{matrix} \text{Sust} \\ \text{ecol} \end{matrix} & 1/2 & 1 & 2 \\ \text{Econ} & 1/3 & 1/2 & 1 \end{matrix}$	$A_3 = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Qual} \\ \text{água} \end{matrix} & \begin{matrix} \text{Sust} \\ \text{ecol} \end{matrix} & \text{Econ} \\ \begin{matrix} \text{Qual} \\ \text{água} \end{matrix} & 1 & 1/2 & 1/3 \\ \begin{matrix} \text{Sust} \\ \text{ecol} \end{matrix} & 2 & 1 & 1/2 \\ \text{Econ} & 3 & 2 & 1 \end{matrix}$
<p>Importância de cada indicador relativamente aos restantes</p>		

Quando se definem os pesos relativos de cada indicador, importa manter a consistência dos mesmos, ou seja, se o indicador X vale o dobro do indicador Y, então o indicador Y vale metade do indicador X. Esta condição parece trivial, mas pode ser difícil de garantir quando há muitos indicadores envolvidos e se torna complexo descrever as relações de importância directas e indirectas entre os mesmos.

O passo seguinte na AHP é a normalização das matrizes A através da seguinte equação:

Equação 7-1

$$a_{jk} = \frac{a_{jk}}{\sum_{l=1}^m a_{lk}}$$

Onde  $m$  é o número de linhas da matriz. Esta normalização implica que a soma dos elementos de cada coluna seja igual a um. De seguida, calcula-se o vector das ponderações a partir de:

Equação 7-2

$$W_j = \frac{\sum_{l=1}^m a_{jl}}{m}$$

Os valores de  $W$  correspondem aos pesos “médios” de cada indicador. Na Tabela 7-5 apresentam-se os resultados médios para cada indicador e para três cenários diferentes.

**Tabela 7-5** – Valores médios previstos pelo modelo para cada indicador e para três cenários de cultivo de amêijoas (ver texto).

	Amónia ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	Clorofila ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	Produção de amêijoas (kg (peso seco) $\text{m}^{-2}$ )
Densidade normal	11.4	0.33	1.4
2X densidade normal	17.7	0.29	2.2
3X densidade normal	24.7	0.27	3.0

Estes resultados têm de ser standardizados antes de serem comparados, pois estão expressos em unidades diferentes. Ou seja, os valores obtidos para cada indicador têm de ser convertidos numa pontuação comparável entre os diferentes indicadores. Para tal podem utilizam-se as seguintes equações (Agnétis et al., 2006):

Equação 7-3

(Esta equação é utilizada quando o valor do indicador é proporcional à qualidade e quando  $I_{i,j} > I_{h,j}$ . Se  $I_{i,j} \leq I_{h,j}$  o valor de  $b$  é o inverso do obtido na célula simétrica em relação à diagonal:  $b_{ih} = 1/b_{hi}$ )

$$b_{ih}^j = 8 \frac{I_{ij} - I_{hj}}{I_{i,max} - I_{j,min}} + 1$$

Equação 7-4

(Esta equação é utilizada quando o valor do indicador é inversamente proporcional à qualidade e quando  $I_{i,j} < I_{h,j}$ . Se  $I_{i,j} \geq I_{h,j}$  o valor de  $b$  é o inverso do obtido na célula simétrica em relação à diagonal:  $b_{ih} = 1/b_{hi}$ )

$$b_{ih}^j = 8 \frac{I_{hj} - I_{ij}}{I_{i,max} - I_{j,min}} + 1$$

As pontuações calculadas a partir da Tabela 7-5 apresentam-se na Tabela 7-6, na Tabela 7-7 e na Tabela 7-8. Cada das três matrizes correspondentes a estas tabelas (B1, B2 e B3) é sujeita ao mesmo tipo de normalização descrito acima para as matrizes A, obtendo-se assim três vectores que são reunidos numa matriz S (uma coluna por indicador) (Tabela 7-9).

**Tabela 7-6 – Matriz B1:** Pontuações relativas do indicador “Amónia” em cada dos três cenários, calculadas a partir da Equação 7-4. O resultado obtido com uma densidade normal é 9X melhor do que o obtido com 3X a densidade normal, pois levou a uma menor concentração de amónia.

	Densidade normal	2X densidade normal	3X densidade normal
Densidade normal	1.00	4.79	9.00
2X densidade normal	0.21	1.00	5.21
3X densidade normal	0.11	0.19	1.00

**Tabela 7-7 - Matriz B2:** Pontuações relativas do indicador “Clorofila” em cada dos três cenários, calculadas a partir da Equação 7-3. O resultado obtido com uma densidade normal é 9X melhor do que o obtido com 3X a densidade normal, pois levou a uma maior concentração de clorofila.

	Densidade normal	2X densidade normal	3X densidade normal
Densidade normal	1.00	6.33	9.00
2X densidade normal	0.16	1.00	3.67
3X densidade normal	0.11	0.27	1.00

**Tabela 7-8 - Matriz B3:** Pontuações relativas do indicador “Produção de amêijoas” em cada dos três cenários, calculadas a partir da Equação 7-3. O resultado obtido com uma densidade normal é 9X pior do que o obtido com 3X a densidade normal, pois levou a uma menor produção.

	Densidade normal	2X densidade normal	3X densidade normal
Densidade normal	1.00	0.20	0.11
2X densidade normal	5.00	1.00	0.20
3X densidade normal	9.00	5.00	1.00

**Tabela 7-9 – Matriz S:** Pontuação média normalizada de cada indicador em cada cenário.

	Amónia ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	Clorofila ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	Produção de amêijoas (kg (peso seco) $\text{m}^{-2}$ )
Densidade normal	0.72	0.76	0.06
2X densidade normal	0.22	0.17	0.22
3X densidade normal	0.06	0.07	0.72

Finalmente, a partir do produto da matriz S (Tabela 7-9) pela matriz W (Equação 7-2), calculam-se as pontuações globais de cada cenário:

$$\text{Equação 7-5}$$

$$v = S \cdot w$$

Considerando o exemplo aqui apresentado e a existência de três matrizes A, cada uma com pesos relativos para cada indicador, existirão três matrizes W e três resultados diferentes relativos às pontuações de cada cenário.

Na Tabela 7-10 apresentam-se os resultados da AHP para os três cenários de densidade de cultivo e considerando os pesos sintetizados nas três matrizes A. Importa salientar que os resultados para cada cenário correspondem à soma dos resultados obtidos para cada indicador, ponderados pela importância relativa atribuída ao indicador. Conforme se pode verificar, quando se atribui a todos os indicadores o mesmo peso (A1), o melhor cenário corresponde ao cultivo das amêijoas sob a densidade “normal” (cerca de 1 kg por m<sup>2</sup>). Quando se atribui mais peso ao indicador de qualidade da água, o resultado é semelhante. Somente quando se atribui mais peso ao indicador económico é que o resultado mais favorável corresponde ao cenário em que se triplica a densidade de cultivo.

**Tabela 7-10** – Resultados da AHP para cada cenário e considerando pesos iguais (A1) ou diferentes (A2 – mais peso para o indicador de qualidade da água e A3 – mais peso para indicador económico) para os indicadores. Apresentam-se a negrito os melhores resultados (ver texto).

	<b>A1</b>	<b>A2</b>	<b>A3</b>
<b>Densidade normal</b>	<b>0.513</b>	<b>0.622</b>	0.376
<b>2X densidade normal</b>	0.204	0.207	0.205
<b>3X densidade normal</b>	0.283	0.171	<b>0.419</b>

Em conclusão: dispondo de resultados de diversos indicadores, relativos a diferentes cenários de gestão, a AHP pode ser utilizada para classificar os cenários e apoiar assim os decisores na tomada de decisão. Os resultados da AHP podem incorporar alguma da subjectividade associada à tomada de decisão, pois permitem ponderar de forma variável os diversos indicadores, em função das diferentes sensibilidades dos “stakeholders”.

### 7.3 Conceptualização de um Sistema de Apoio à Decisão

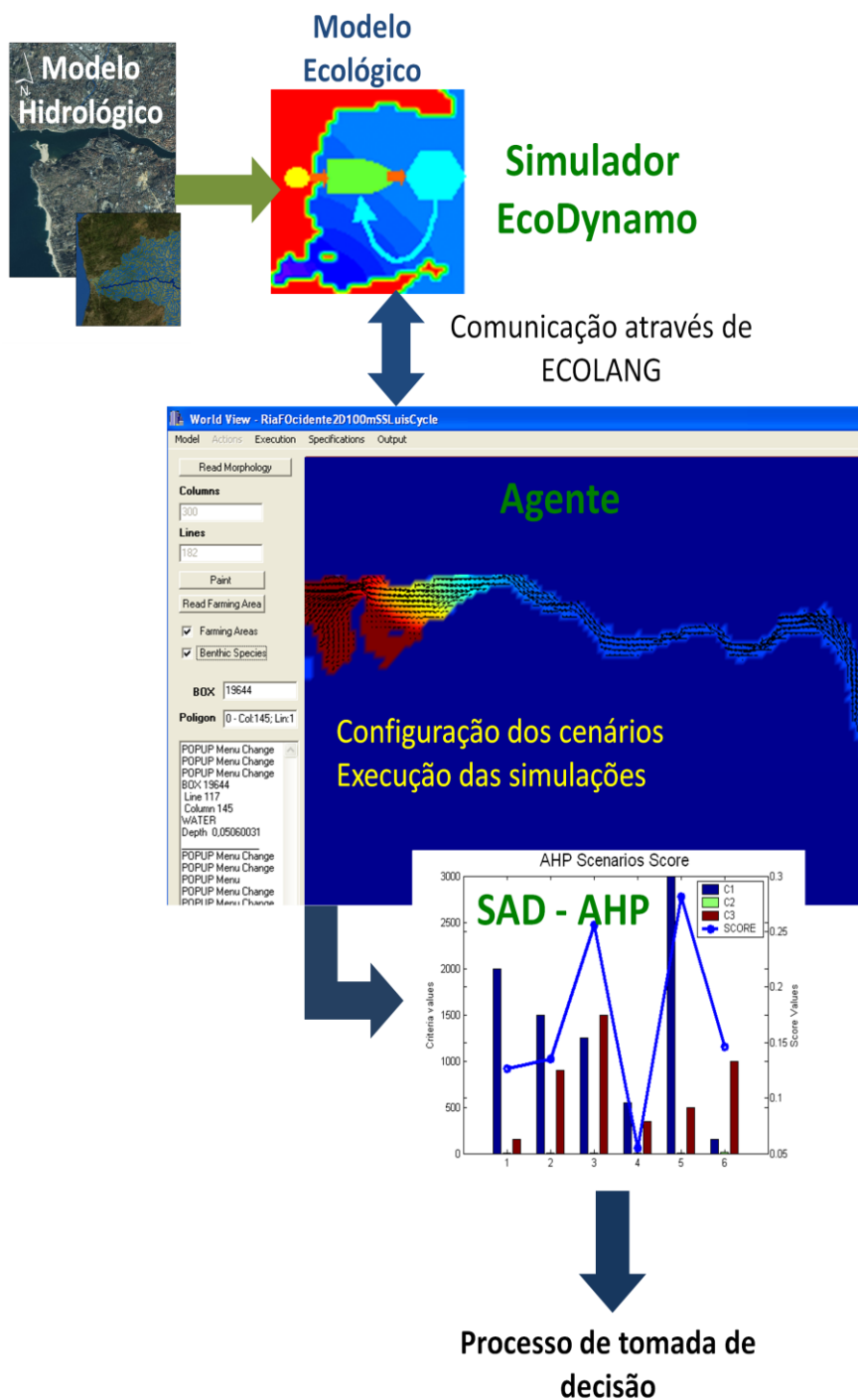
A evolução natural dos procedimentos descritos em 7.2 é a criação de um sistema integrado que permita configurar os diferentes cenários, executar as simulações e classificar as mesmas em função dos objectivos a atingir e de um conjunto de indicadores seleccionados. Numa fase mais avançada, o

processo pode ser automatizado, sendo o software capaz de procurar de forma autónoma otimizar os objectivos a atingir. A concepção de um sistema com tais capacidades parece implicar o recurso à inteligência artificial.

A Figura 7-3 apresenta um esquema geral de um sistema de apoio à decisão do tipo referido no parágrafo anterior – EcoSimNet (Pereira et al., 2009) - baseado nos seguintes elementos: (i) software de simulação; (ii) Agente. O simulador deve permitir avaliar os efeitos de diversos cenários de gestão de um ecossistema aquático, por exemplo, efeitos decorrentes da realização de operações de dragagem, de descargas de águas residuais, de alterações na configuração das margens, etc. O software de simulação pode e deve incluir um modelo hidrológico de bacia, tal como o SWAT (“Soil Water Assessment Tool”), com o objectivo de prever os caudais afluentes às zonas costeiras em função de diversas estratégias de gestão das bacias hidrográficas, bem como a qualidade da água afluente. Os resultados dos modelos de bacia servem assim para forçar os modelos das zonas costeiras, como o EcoDynamo (Duarte et al., 2007, 2008). O Agente permite configurar o simulador, em função dos cenários que se pretende simular, utilizando uma linguagem de comunicação denominada ECOLANG (Pereira et al., 2005). Além disso, permite guardar os resultados de diversas simulações e avaliá-los com base no AHP. Este software tem autonomia suficiente para procurar otimizar soluções de gestão com base em métodos heurísticos.

A arquitectura do “Agente” baseia-se no conceito dos “agentes inteligentes” (Norvig & Russel, 1995). Um agente pode ser definido como software especializado na realização de um conjunto de objectivos, executando tarefas para outros utilizadores ou outros agentes. O SAD inclui diversas facilidades gráficas que permitem ao utilizador configurar o modelo para simular diferentes cenários de gestão. Os resultados das simulações são analisados e classificados com a metodologia AHP (Saaty, 1980), usando uma rotina em MatLab desenvolvida na Universidade de Siena (Siena, 2006).

O “Agente” pode ainda ser configurado para otimizar algum aspecto do sistema em estudo, em função de um conjunto de indicadores. Por exemplo, se for necessário escolher um local do estuário do Douro onde realizar uma descarga de uma ETAR, podem ser definidos indicadores de qualidade da água que importa otimizar. Assim, os melhores locais para efectuar a descarga serão aqueles onde a mesma tiver um efeito menor na qualidade, conforme medida pelos indicadores referidos (ex: concentração de amónia, concentração de coliformes, etc.). Deste modo, o Agente configura o EcoDynamo para simular a descarga num determinado ponto, memoriza os resultados obtidos, reconfigura o modelo com outro local de descarga e repete a simulação. Ao longo do processo, vai “procurando” os melhores cenários usando os algoritmos de Arrefecimento Simulado e Algoritmos Genéticos (Pereira et al., 2009). O sistema foi desenhado de modo a poder trabalhar em rede, envolvendo um grande número de computadores para realizar um grande número de simulações.



**Figura 7-3** - Esquema das ferramentas de apoio à decisão. O “Agente” é o principal interface, permitindo configurar as simulações a realizar com o simulador, em função dos cenários a avaliar. A comunicação entre o “Agente” e o simulador é assegurada através da linguagem “ECOLANG”. O modelo hidrológico permite gerar as condições de forçamento do modelo ecológico do estuário, a nível de caudais descarregados e qualidade da respectiva água. Os resultados do modelo ecológico para os diferentes cenários simulados podem ser comparados em função de indicadores ambientais, económicos, etc., através de um algoritmo multicritério incluído no “Agente” (AHP). Os resultados obtidos podem servir para apoiar os “stakeholders” no processo de tomada de decisão.

## 7.4 Bibliografia

1. Agnetis, A., Basobi, R., Caballero, K., Casini, M. , Chesi, G. , Ciaschetti, G. , Detti, P. , Federici, M., Focardi, S. , Franchi, E., Garulli, A., Mocenni, C., Paoletti, S., Pranzo, M., Tiribocchi, A., Torsello, L., Vercelli, A., Verdesca, D., Vicino, A., 2006. Development of a Decision Support System for the Management of Southern European Lagoons, DITTY WP8 Draft Report (2006.04.27), Centre for Complex Systems Studies, University of Siena, Italy. Available at: <http://csc.unisi.it/ditty/Internal%20reports/TR2006-1.pdf>.
2. Austoni M, Viaroli P, Giodani G, Zaldívar JM, 2004. Intercomparison among the test sites of the DITTY project using the IFREMER classification scheme for coastal lagoons. Institute for Environment and Sustainability, Island and Waters Unit. Available at <http://www.dittyproject.org/Reports.asp>.
3. Duarte, P., Azevedo, B., Ribeiro, C., Pereira, A., Falcão, M., Serpa, D., Bandeira, R., Reia, J., 2007. Management oriented mathematical modelling of Ria Formosa (South Portugal). *Transitional Water Monographs* 1, 13–51.
4. Duarte, P., Azevedo, B., Guerreiro, M., Ribeiro, C., Bandeira, R., Pereira, A., Falcão, M., Serpa, D., Reia, J., 2008. Biogeochemical Modelling of Ria Formosa (South Portugal). *Hydrobiology* 611: 115-132.
5. Fedra, K., 2006. DITTY DSS Evaluation Report, DSS State-of-the-art Report. DITTY PROJECT.
6. Norvig, P. and S.J. Russel 2003. *Artificial Intelligence: a modern approach*. Prentice Hall, 2nd edition.
7. Pereira, A., Duarte, P., Reis, L.P., 2005. ECOLANG – A communication language for simulations of complex ecological systems, p. 493-500. In: I. Merkurjev, R. Zobel & E. Kerckhoffs (eds.), *Proceedings of the 19th European Conference on Modelling and Simulation*.
8. Pereira, A., Reis, L.P., Duarte, P., 2009. EcoSimNet: a Framework for Ecological Simulations, p. 219-225. In: J. Otamendi, A. Bargiela, J.L. Montes & L.M.D. Pedrera (eds.), *Proceedings of the 23rd European Conference on Modelling and Simulation*, Madrid, Spain, June 2009. ISBN: 978-0-9553018-8-9 / ISBN: 978-0-9553018-9-6 (CD).
9. Saaty, T.L. 1980. *The Analytic Hierarchy Process*. McGraw-Hill, New York.