

# ECOSSISTEMAS E MODELAGEM ECOLÓGICA

ANGELINI, R.

NUPELIA - UEM - Av. Colombo, 5790 Bloco H90, Maringá, PR, 87020-900

E-mail: rondri@wnet.com.br

**RESUMO: Ecossistemas e modelagem ecológica.** A modelagem matemática em Ecologia evoluiu através de diferentes níveis hierárquicos: população, comunidade e ecossistema. Os primeiros modelos aplicados às populações foram o de Malthus de 1798 e o de crescimento logístico de 1828, elaborado por Verhulst. Este último foi muito estudado na década de 20 (século XX). Nessa mesma época, Lotka e Volterra desenvolveram o modelo de presa-predador. Em 1934, Gause fez importantes experimentos de laboratório utilizando estes modelos como hipótese de trabalho. Um ano depois Tansley cunharia o termo ecossistema, cujo conceito desenvolveu-se rapidamente nos anos 50, devido ao advento da teoria de análise de sistemas elaborada por von Bertalanffy. Em 1969 Odum atribuiu 24 características quantificáveis aos ecossistemas, permitindo aferir seus estágios de maturidade. Na década de 80 e até os dias de hoje, funções emergentes como ascendência e exergia, tentam sintetizar as informações sobre fluxos de energia e biomassa em relação a um estado de clímax teórico. A quantificação de ecossistemas é auxiliada com o uso de programas como o Stella e Ecopath. Este último é usado exclusivamente em ecossistemas aquáticos. Modelos ecossistêmicos podem servir como hipótese para trabalhos interdisciplinares e como ferramentas de manejo do ambiente.

**Palavras-chave:** Modelos ecológicos; ecossistemas; teoria de sistemas; Stella; Ecopath.

**ABSTRACT: Ecosystem and ecological modeling.** The ecological modeling was developed through hierarchical organization's level: population, community and ecosystem. The initial models applied to population were Malthus' model in 1798 and the growth logistic model from Verhulst created in 1828. The last equation was very used in the 20<sup>th</sup> (sec. XX). The same time Lotka and Volterra elaborated the predator-prey model, which was applied by George Gause in 1934 as hypothesis to important laboratory experiments. Only one year after, Tansley established the ecosystem concept, that it was expanded by system analysis elaborated by von Bertalanffy in 1950. In 1969 Odum described 24 quantifiable attributes to ecosystems, in order to qualify its maturity. Since 80 age, information about the fluxes and biomass are synthesized in goal functions like ascendancy and exergy, showing the state of ecosystem's evolution. In the last years, the ecosystem's quantification has been done through software like Stella and Ecopath. The last one is used just to aquatic environments. Ecosystem models can be used as hypothesis to interdisciplinary subject and to support ecosystem management practices.

**Key-words:** Ecological modeling; ecosystem; system analysis; Stella; Ecopath.

## ECOSSISTEMA

Proposto em 1935 pelo ecólogo britânico A.G. Tansley, o termo ecossistema está baseado em conceitos mais antigos como o "superorganismo" de Clements (1916) e ainda a obra pioneira de Steven Forbes "O Lago com um Microcosmo" (1887). Estes conceitos têm como idéia principal a unidade entre os organismos (Odum, 1985). Além dessa, outras características fundamentais de um ecossistema são: i) limites (espaço-temporais); ii) fatores e componentes que se influenciam mutuamente; iii) sistemas abertos, com entradas (exemplo: luz solar) e saídas (exemplo: respiração e emigração); e iv) capacidade de resistir e/ou adaptar-se a distúrbios.

Em 1987, 645 membros da Sociedade Britânica de Ecologia classificaram o conceito de Ecossistema como o mais importante para a Ecologia. Ainda, entre os dez primeiros conceitos neste "ranking", figuravam: fluxo de energia, conservação de recursos, ciclagem de materiais e fragilidade de ecossistemas. Todos eles de estreito relacionamento com o ecossistema (Cherret, 1989).

Muitos autores admitem que os ecossistemas evoluem e desenvolvem-se. Odum (1969) descreveu 24 atributos para determinar o estágio de amadurecimento dos ecossistemas. Com o aperfeiçoamento das análises de redes tróficas, outras formas de pensamento sobre amadurecimento de ecossistemas surgiram (Wulff, et al. 1989; Higashi & Burns, 1991; Ulanowicz, 1986). Com essas redes tróficas é possível quantificar o estágio de evolução de um ecossistema, através das chamadas propriedades emergentes, que não podem ser determinadas quando estudamos os compartimentos em separado. As propriedades emergentes só adquirem sentido, isto é, só "emergem" quando os componentes estão interligados. A quantificação destas propriedades é feita pelas funções meta ("goal function") como a ascendência e a exergia que serão discutidas ainda nesse texto.

Propriedades emergentes e redes tróficas são apenas duas das maneiras de se analisar os ecossistemas. Odum (1985) e Jørgensen (1994) definem três diferentes conceitos para explicar o funcionamento dos ecossistemas:

- i) Conceito individualístico (Gleasoniano): as populações respondem independentemente ao ambiente externo;
- ii) Conceito de superorganismo (Clementsiano): o ecossistema é um organismo de alta ordem (super-organismo). Este conceito é criticado, pois diferente de um organismo, um ecossistema pode ser desmontado sem ser destruído. Além disso, os efeitos indiretos de um componente para outro são tão ou mais importantes que os diretos (Patten, 1991; apud: Higashi & Burns, 1991). Enquanto que nos organismos predominam as relações diretas;
- iii) Teoria Hierárquica (Allen & Starr, 1982): os sistemas de alto nível tem propriedades emergentes que não ocorrem em componentes de organização hierárquica inferior.

Müller (1997) descreve outros enfoques no estudo ecossistêmico, como a cibernética, a teoria de controle, de informação, a termodinâmica, teoria hierárquica e auto-organização. Em geral os autores concordam com a necessidade da integração destes conceitos tendo em vista as suas sobreposições e no mínimo um pilar teórico comum: a análise de sistemas.

## ANÁLISE DE SISTEMAS E MODELOS

Dada a complexidade dos ecossistemas, usa-se a análise de sistemas para a sua compreensão, pois ela permite que fenômenos complexos sejam reduzidos em partes elementares, possibilitando a aplicação de métodos quantitativos (von Bertalanffy, 1977).

Kingsland (1985) sugere ter sido Lotka (modelo presa-predador) o primeiro a mencionar a abordagem sistêmica. Como químico, Lotka afirmava não ter sentido, estudar o hidrogênio, depois o oxigênio e daí concluir sobre a água. O entendimento desta se faz estudando o comportamento da molécula toda.

A análise de sistemas, descrita por von Bertalanffy em 1950-1953, é contemporânea do próprio desenvolvimento do conceito de ecossistemas e funcionou, num primeiro momento, como forma de estruturação do pensamento. Em seu atual estágio, consiste basicamente na aplicação de métodos quantitativos nestes sistemas. Este método é a modelagem matemática. Segundo Starfield & Bleloch (1986) um modelo matemático é qualquer representação de um sistema ou processo, mas é a modelagem matemática que vem se transformando no instrumento mais eficaz da previsão de mudanças em ecossistemas.

Os modelos são construídos para organizar a compreensão dos sistemas e idéias; avaliar os dados observados; fornecer o entendimento das ligações entre os componentes; definir os problemas; fazer previsões.

Pode-se classificar os modelos em:

- a) Modelos icônicos (imagens, ícones): reproduzem a aparência do objeto a ser modelado, fornecendo uma descrição apenas qualitativa, porém que sintetiza o todo. Exemplo: maquetes, mapas, diagramas de blocos, entre outros.
- b) Modelos analógicos: simulam uma situação real. Possuem grau de abstração média e são usados principalmente em engenharia. Exemplo: pequenos modelos de avião postos à prova em túneis de vento.
- c) Modelos matemáticos: o grau de abstração é máximo e representam princípios que (supostamente) regem a realidade.

Os modelos diferenciam-se pelas seguintes características:

<b>Finalidade</b>	uso para pesquisa	e/ou	uso para manejo
<b>Variabilidade</b>	Estocástico	e/ou	determinístico
<b>Concepção</b>	Reducionista	e/ou	holístico
<b>Tempo</b>	Estático	e/ou	dinâmico
<b>Parâmetros</b>	Fixos	e/ou	variáveis
<b>Função</b>	Linear	e/ou	não-linear
<b>Solução de equações</b>	Analítica	e/ou	métodos numéricos

## BREVE HISTÓRICO DE MODELOS EM ECOLOGIA

Em Ecologia, quando se procura determinar o sistema a ser modelado pode-se pensar em três níveis hierárquicos: população, comunidade e ecossistema. Foi seguindo esta hierarquia que a modelagem ecológica caminhou. Assim, o primeiro modelo matemático emprestado a Ecologia foi o modelo de Malthus (1798) para prever o crescimento populacional. Ele é baseado numa equação diferencial muito simples:

$$dN_t / dt = r * N_t \quad \text{para } t=0 \text{ e } N_t=N_0 \quad (1)$$

com a solução analítica:

$$N_t = N_0 * \lambda^t \quad (2)$$

onde:

$N_t$  = número de indivíduos da população no instante  $t$ ;

$N_0$  = número inicial de indivíduos da população;

$\lambda = e^r$  = razão finita de aumento populacional;

$r$  = razão intrínseca ( $r = b - d$ , onde:  $b$  é a taxa de nascimento e  $d$  é a taxa de mortalidade).

Esta equação é também conhecida como a equação de crescimento geométrico. Para Malthus a população humana cresceria de forma geométrica enquanto os alimentos de maneira aritmética, isto é, através da equação de uma reta.

Além do modelo em si, a importância das idéias de Malthus, publicadas no livro *Ensaio sobre a população* (1798), reside na decisiva influência exercida sobre Charles Darwin em sua busca do mecanismo da evolução das espécies. Desta forma, a população crescendo em escala geométrica (equação 2), iria inevitavelmente superar uma oferta de alimentos que só pode aumentar em escala aritmética. Daí, que só os mais aptos é que sobreviveriam e deixariam mais descendentes.

Como as populações não crescem indefinidamente seguindo o modelo malthusiano, a equação 1 foi modificada por Verhulst (1838, apud: Hutchinson, 1978):

$$dN_t / dt = r * N_t * (1 - N_t/K) \text{ para } t=0 \text{ e } N_t=N_0. \quad (3)$$

cuja solução analítica é dada por:

$$N_t = K / (1 + ((K - N_0)/N_0) * e^{-rt}) \quad (4)$$

conhecida como equação logística.

O parâmetro K é a assíntota da curva e representa o número máximo de indivíduos que a população pode conter, devido as imposições do ambiente como escassez de espaço e/ou alimento. Este parâmetro é chamado capacidade de suporte.

Outro modelo muito famoso em ecologia é o modelo de presa-predador que foi independentemente formulado por Lotka (1925) e Volterra (1926, 1931). As equações deste modelo descrevem mudanças oscilatórias em duas populações que interagem:

$$dN_1 / dt = r_1 * N_1 - (k_1 * N_1 * N_2) \quad (5)$$

$$dN_2 / dt = k_2 * N_1 * N_2 - (d_2 * N_2) \quad (6)$$

onde:

$N_1$  - número de presas;

$N_2$  - número de predadores;

$r_1$  = razão intrínseca de aumento de presas;

$d_2$  = coeficiente de mortalidade dos predadores;

$k_1$  e  $k_2$  = constantes.

Estas equações ficaram conhecidas na literatura como equações de Lotka e Volterra. Desta forma, a modelagem ecológica "sobe" no nível hierárquico, para poder tentar explicar o comportamento de uma comunidade e não mais de uma população ou espécie. O modelo de Lotka e Volterra tem servido de inspiração para muitos trabalhos mas, com exceção de experimentos de laboratório (Gause, 1934) sua validade, é quase sempre criticada pelos estudiosos da área (Hall, 1988).

De fato, o uso de quaisquer modelos matemáticos aplicados à ecologia, sempre foi motivo de ceticismo. É interessante notar que o pensamento dos ecólogos na década de 20, era que o uso dos modelos poderia, além de ser uma nova ferramenta analítica, conferir à ecologia um certo grau de status. A ecologia atingiria, então, o mesmo grau de exatidão das ciências físicas. A equação de Verhulst, por exemplo, foi fervorosamente defendida por Raymond Pearl que estava particularmente interessado em encontrar uma "lei" (não apenas uma teoria) de crescimento das populações (Kingsland, 1985).

Porém com o aumento do número de trabalhos e de críticas, principalmente de entomologistas econômicos que tentavam aplicar os modelos à realidade, o entusiasmo inicial se arrefeceu. Além disso outros problemas foram aparecendo. Kingsland (1985) mostra que o biólogo Eric Ponder apontou para o fato que os matemáticos teorizavam demais e que um "simples sistema de equações diferenciais nunca descreveria problemas complexos e altamente desconhecidos. Neste momento [1934] necessitamos de mais medidas de campo e menos teorias, mais análises experimentais de fenômenos e menos integrações de equações." Porém Georgii F. Gause demonstrou que os modelos não necessariamente teriam que prever os fenômenos e/ou processos com precisão.

Este cientista russo, iniciou seus trabalhos em laboratório baseado nos modelos da curva logística e de presa-predador. Sua descoberta do "princípio de exclusão competitiva", no início conhecido como "postulado de Gause", mostrou que os modelos "apenas" serviriam para descobrir princípios e construir teorias gerais que guiariam certos tipos de pesquisas (como guiou as dele).

Na década de 60, Howard T. Odum, usou modelos de circuitos elétricos para explicar diversos fenômenos ecológicos. O talento deste pesquisador ainda incluiu o homem nestes sistemas, permitindo a análise de problemas econômicos em modelos ecológicos. Sem dúvida a linguagem energética criada por H. Odum, junto com as idéias ecossistêmicas de seu irmão Eugene, são a base da moderna modelagem (Odum, 1960, 1962, 1967, 1969 e 1971).

O desenvolvimento histórico da modelagem, bem como a representação gráfica dos modelos e conceitos aqui mencionados, estão resumidos na Fig. 1.

É claro que ainda são elaborados modelos em todos os níveis de organização, mas a modelagem de ecossistemas vem ganhando mais espaço, devido principalmente à crescente necessidade de respostas imediatas face a problemas globais que não podem ser analisados, explicados ou preditos sem uma ferramenta holística, que seja hábil para o trabalho com fenômenos complexos.

Independente do tipo, a confecção de um modelo inclui freqüentemente as seguintes fases:

- 1- Reconhecer e delimitar o sistema de interesse expressando-o, inicialmente sob forma verbal e, posteriormente, criando o diagrama conceitual para visualizar as interações entre os componentes;
- 2- Escolher a estrutura quantitativa geral, selecionando as formas funcionais das equações e a unidade básica de tempo, codificando-as no computador para a realização das simulações. Estas estruturas podem ser: equações diferenciais ou de diferença; matriz algébrica; modelos de compartimentos;
- 3- Observar a validade do modelo a fim de confirmar se este é adequado para satisfazer os objetivos propostos. Esta fase compreende:
  - a) análise de sensibilidade: mede-se a sensibilidade dos parâmetros, isto é, em que medida os parâmetros modificam os resultados do modelo e, conseqüentemente, do ecossistema;
  - b) verificação - calibração: descobre-se que valores minimizam a diferença entre os dados observados e os calculados pelo modelo;
  - c) validação: é o teste que o modelador fará para saber se os parâmetros encontrados na calibração são válidos para outros períodos do mesmo sistema.

Na verdade estas fases são muito parecidas com o próprio desenrolar de trabalhos científicos. Desta forma, aproveitando as dicas de Umberto Eco (1991) em seu livro *Como se faz uma tese*, pode-se traçar um paralelo (Tab. 1). É importante notar que estas fases nem sempre desenvolvem-se como o descrito. Muitas vezes elas interagem devido a novas descobertas e problemas que vão surgindo à medida que o trabalho (ou o modelo) vai sendo construído.

No Brasil o uso de modelos matemáticos em ambientes aquáticos ainda é incipiente. À parte alguns trabalhos que incorporam o modelo de crescimento individual de Von Bertalanffy (1934), que é muito usado para crescimento de espécies de peixes (ver Sparre et al., 1989), poucos são os trabalhos com modelagem: Coutinho & Yoneshigue (1988); Valentin & Coutinho (1990); Richey, et al. (1990); Muricy (1990); Koutsoukos & Hart (1991); Collart (1991); Begossi (1992); Bidone, et al. (1993); Valentin (1993); Pereira et al. (1994); Bonilha (1995); Angelini & Petrere (1996).

Num levantamento sobre os trabalhos publicados em 100 volumes da "Ecological Modelling", Jørgensen (1997) mostra que pesquisadores brasileiros publicaram apenas 9 trabalhos nesta conceituada revista (0,5% do total), para o período de 1975 à 1996. Com isso o país conseguiu uma das piores médias de trabalhos publicados por habitante neste assunto (a 32ª em 35 países).

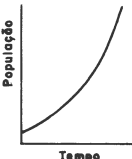
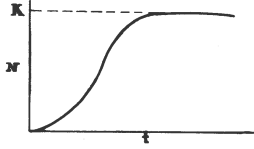
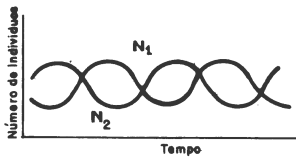
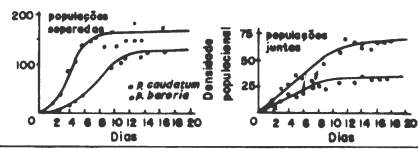
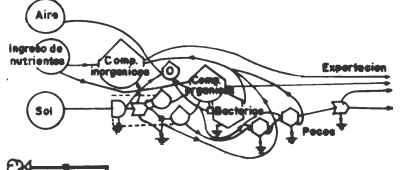
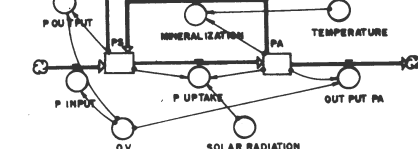
Nível Hierárquico	MODELO	AUTOR	DATA
População		Malthus	1798
		Verhulst	1838
Comunidades		Lotka & Volterra	1925, 1926
		Gause	1934
Ecossistemas		H. Odum & E. Odum	1960-1998
		Jørgensen	1975-1998

Figura 1: Desenvolvimento histórico de modelos em ecologia.

Tabela 1: Paralelo entre a confecção de um trabalho científico e a construção de um modelo.

Elaborar uma tese significa... (Eco, 1991)	Construir um modelo é... (Grant, 1986 e Jørgensen, 1994)
Identificar um tema preciso; elaborar o teste de hipóteses.	Delimitar o sistema de interesse de acordo com o objetivo; identificar os componentes.
Recolher a documentação já existente sobre o tema.	Reconhecer os fenômenos do sistema com base em outros trabalhos e modelos.
Por em ordem a documentação; "desenhar" o experimento e/ou a coleta dos dados.	Escolher a estrutura quantitativa geral.
Reexaminar em primeira mão o tema - analisar os dados.	Observar a validade do modelo e modificar se for o caso.
Dar forma orgânica as reflexões; (dados de acordo com a teoria?).	Analisar e interpretar os resultados da simulação.
Empenhar-se para que o leitor compreenda o trabalho e possa retomar o tema por conta própria.	Empenhar-se para que o modelo possa ser generalizado para outros ecossistemas.

Os principais entraves para um melhor desempenho brasileiro são: i) falha na formação universitária, incluindo aqui uma certa "matematicofobia" (nas palavras de Bodenheimer, 1935 apud: Kingsland, 1985) que os pesquisadores formados em ciências biológicas possuem; e ii) escassez de dados e/ou conhecimentos básicos biológico e ecológico dos ecossistemas brasileiros (falta de pesquisa em longa duração).

## FERRAMENTAS PARA CONFECÇÃO DE MODELOS DE ECOSSISTEMAS

Duas ferramentas computacionais vem recebendo destaque na elaboração de modelos em ecossistemas: ECOPATH e STELLA. Na parte seguinte veremos suas vantagens, limitações e aplicações.

### ECOPATH - PARA MODELOS EM ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS

O programa ECOPATH combina o trabalho desenvolvido por Polovina (1984), para estimar a biomassa e o consumo de vários elementos de um ecossistema aquático, com a teoria de Ulanowicz (1986) para análises de fluxos entre os elementos do ecossistema. Esta união foi proposta por Pauly et al. (1987) e permite a construção de modelos "steady-state", isto é, em estado de equilíbrio, dos ecossistemas aquáticos. Este programa desenvolvido pelo ICLARM (International Center of Living Aquatic Resources Management) vem ganhando inovações a cada ano. Seu uso em todo o mundo, produz informações eficazes para comparações das redes tróficas ("network analysis") que inclui análises de ciclos, de fluxos, e de estoques pesqueiros.

A equação básica do modelo ECOPATH é a de um sistema balanceado, isto é, sob condições de equilíbrio. Polovina (1984) afirma que existem condições de equilíbrio num sistema quando "a biomassa média anual para cada espécie (ou grupo de) não varia de ano para ano" ou ainda se a soma das interações entre os componentes for maior, que as interações do sistema com o meio externo (Christensen & Pauly, 1991). Num sistema, em equilíbrio, o consumo de um predador (grupo) gera a mortalidade por predação de sua presa. Isto é expresso como:

$$\text{Consumo} = \text{Produção} + \text{Respiração} + \text{Comida não-assimilada}$$

onde:

$$\text{Produção} = \text{Acumulação de biomassa} + \text{Perda para sistemas adjacentes} + \text{Mortalidade por predação} + \text{Captura pela pesca (quando houver pesca)}$$

Essa equação de balanceamento pode ser matematicamente escrita como:

$$B_i * P_{Bi} * E_{Ei} - \sum_j (B_j * Q_{Bj} * DC_{ji}) - EX_i = 0 \quad (7)$$

onde:

$B_i$  - biomassa da presa (  $i$  );

$P_{Bi}$  - produção / biomassa da presa (  $i$  );

$E_{Ei}$  - eficiência ecotrófica da presa (  $i$  );

$B_j$  - biomassa do predador (  $j$  );

$Q_{Bj}$  - consumo / biomassa do predador (  $j$  );

$DC_{ji}$  - fração da presa (  $i$  ) na dieta do predador (  $j$  );

$EX_i$  - export da presa (  $i$  ).

Assim, um sistema com  $n$  grupos (compartimentos) terá  $n$  equações lineares que são resolvidas usando o "método generalizado de inversas" (Mackay, 1981). Os dados requeridos pelo ECOPATH podem ser resumidos da seguinte forma:

- a) Estimativa da produção primária;
- b) Estimativa dos detritos em suspensão;
- c) Estimativa dos detritos que entram no sistema;
- d) Número de espécies (grupos) a serem considerados: os compartimentos podem ter mais de uma espécie desde que entre estas haja similaridades em seus modos de vida, isto é, mesmo habitat, dieta e características históricas similares (Polovina, 1984). A identificação destes componentes e suas formações depende do objetivo do pesquisador, bem como da qualidade das informações que ele possui do sistema. Para cada compartimento é conveniente os seguintes valores:
- e) Biomassa ( $B_i$ );
- f) Export ( $EX_i$ ), isto é, biomassa retirada das populações exploradas ou biomassa de espécies migradoras para outro ambiente;
- g) Taxa  $PBi$  - produção por biomassa - usualmente Mortalidade Natural ou Total: podem ser calculadas pelo programa ELEFAN (Pauly & David, 1981) ou pela relação empírica de Pauly (1980);
- h) Taxa  $QBi$  - consumo por biomassa: pode ser calculada pelo modelo de Palomares & Pauly (1989); experimentos de laboratório (Mann, 1978) e pelo uso do programa MAXIMS (Jarre-Teichmann et al., 1992).
- i)  $DC_{ij}$  - composição da dieta, isto é, o quanto um grupo se alimenta do outro.

Na verdade, como o programa faz a ligação dos diferentes compartimentos, através da composição da dieta, ele estimará qualquer parâmetro desconhecido de outros compartimentos. Para um detalhamento maior ver Christensen & Pauly (1991, 1993) e Angelini (1995). O principal resultado do ECOPATH é exemplificado na Fig. 2.

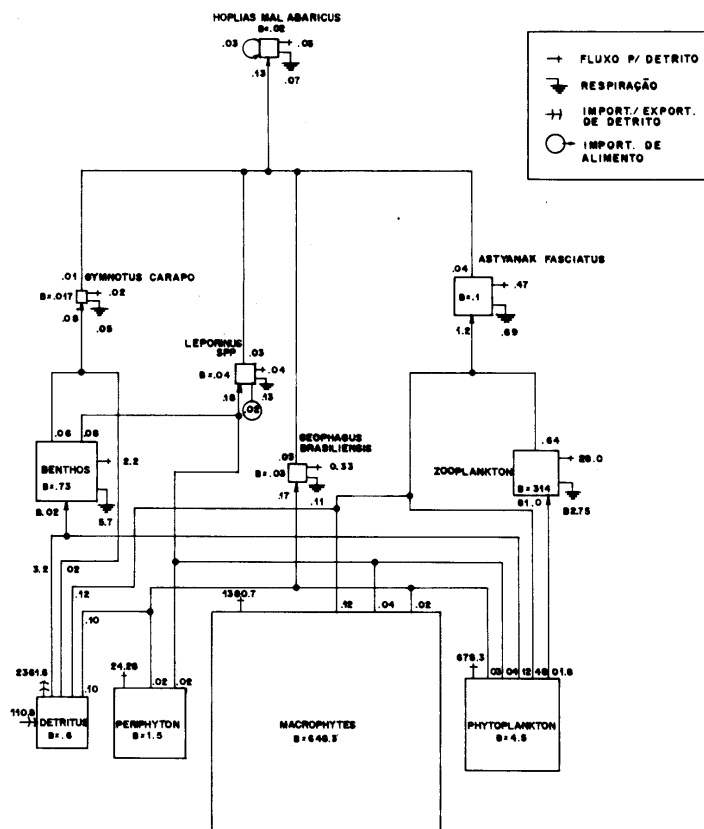


Figura 2: Modelo BROA, construído com o ECOPATH, para a Represa do Broa (SP). Fonte: Angelini & Petreire (1996).



## A ASCENDÊNCIA COMO FUNÇÃO META

O ECOPATH também calcula duas "funções meta": ascendência e "overhead". Elas são baseadas na teoria de Ulanowicz (1986). Este autor acredita que o amadurecimento do sistema é decorrente do aumento do fluxo de energia e das interações existentes. A ascendência foi desenvolvida com o intuito de determinar a maturidade de um ecossistema. Assim, um ecossistema evolui quando aumenta sua ascendência. Esta evolução tem um limite denominado capacidade de desenvolvimento. A diferença entre esta capacidade e a ascendência é chamada de "overhead", e quantifica a reserva de energia que o sistema possui para suportar perturbações.

Por sua vez, Christensen (1995) fez um "ranking" de maturidade para 41 ecossistemas do mundo, usando vários parâmetros e atributos de maturidade. Desta forma, esse autor encontrou que a maturidade tem uma forte correlação negativa com a ascendência e, então, forte correlação positiva com o "overhead". Assim, um ecossistema evolui quando aumenta sua energia de reserva ("overhead"), contrariando o postulando primeiro de Ulanowicz. A impressão que se tem é que Ulanowicz acertou nos cálculos, mas errou nas interpretações.

## STELLA - PARA MODELOS DINÂMICOS

Constanza (1987) diz que a computação permite a construção de grandes modelos de simulação, apesar da programação ser encarada como atividade tediosa que requer muito tempo. Porém este mesmo autor afirma que o STELLA (Structured Thinking Experimental Learning Laboratory with Animation) pode ser usado como ferramenta pelos biólogos pois não requer grandes conhecimentos de métodos matemáticos. Desta forma o esforço de modelagem em sistemas ecológicos deve se concentrar sobre a ecologia e não sobre a matemática ou computação. Kurtz (1989) acredita que o STELLA pode tornar-se uma grande ferramenta no ensino de análise de sistemas e modelagem dentro de diversas áreas. Ele foi desenvolvido em 1987 e é um pacote ideal para iniciantes em dinâmica de sistemas (Radford, 1988).

A construção do modelo consiste em desenhá-lo na tela (Fig. 3), com as variáveis de estado (retângulos), que são as variáveis de nosso interesse, e com as variáveis forçantes (círculos), que influenciam as variáveis de estado. Depois se escreve uma equação para cada interrelação entre os componentes. Juntas, as equações descreverão toda a dinâmica e o comportamento do modelo. É interessante notar ainda, que as equações não precisam ser resolvidas analiticamente. O usuário entra com a forma diferencial das equações e escolhe um método numérico para resolvê-las. Este programa vem sendo amplamente usado pelos pesquisadores-modeladores (Jørgensen, 1988a, 1992a; Thébault & Salençon, 1993; Wu et al., 1993; Valentin & Coutinho, 1990; Asmus, 1990; Bruce & Ruth, 1994; Hakanson & Peters, 1995).

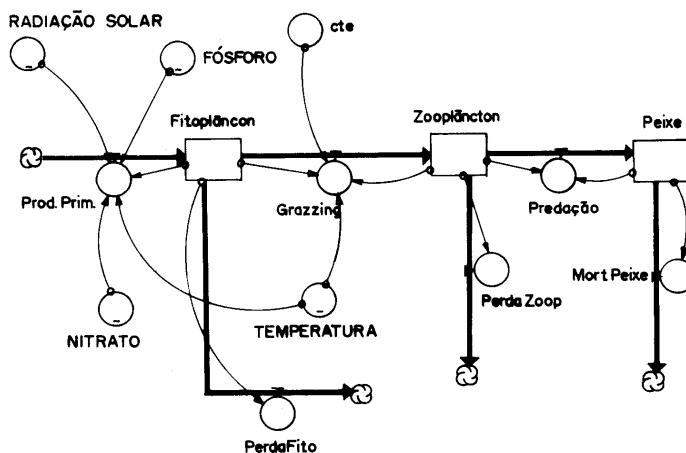


Figura 3: Modelo ELLOBO construído no programa STELLA, para a Represa do Broa (SP). Fonte: Angelini (1995).

## A EXERGIA COMO FUNÇÃO META

Muitos modelos dinâmicos tem procurado medir o ajuste das espécies nos ecossistemas, para saber quais as mais adaptadas e que suportariam mudanças e/ou impactos futuros. Esta quantificação da teoria darwiniana da seleção natural é realizada através de uma função meta denominada exergia. A exergia pode ser definida como a quantidade de energia livre (entropia) que o sistema está pronto para transferir ao ambiente circundante. Alguns trabalhos recentes tem mostrado que a exergia é alterada por fatores externos e pelo modo como os organismos respondem frente a essas mudanças. Para uma visão mais detalhada (incluindo a própria quantificação) o leitor pode usar as seguintes referências: Jørgensen (1988b, 1992a, 1992b, 1992c, 1994); Salomonsen (1992) e Patten (1995). Christensen (1994, 1995) sugeriu alterações no cálculo da exergia, tendo encontrando ainda, forte correlações positivas com a ascendência.

### CASO ESTUDADO: A REPRESA DO BROA (SP)

A represa do Lobo, conhecida como Broa, foi construída em 1936. Localiza-se na região centro-leste do Estado de São Paulo, entre os municípios de Brotas e Itirapina (SP) (Fig. 4). Tem pequenas dimensões (superfície: 6,0 Km<sup>2</sup>, profundidade média: 3 m) e devido à sua proximidade com São Carlos, onde existem dois grupos acadêmicos de Ecologia (Universidade Federal de São Carlos - UFSCar e Universidade de São Paulo - USP), a represa é um dos ecossistemas aquáticos com maior volume de publicações científicas do Brasil.

Utilizando os "softwares" já descritos aqui, foram construídos dois modelos para a represa: modelo BROA (com o Ecopath) e modelo ELLOBO (com o Stella).

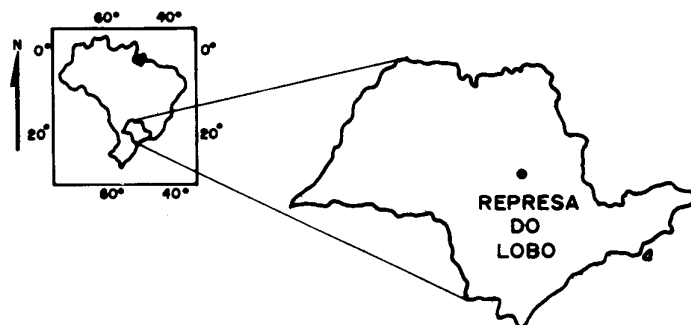


Figura 4: Localização do Reservatório do Broa (SP).

### MODELO BROA (ECOPATH)

Foi reunido o maior número possível de trabalhos sobre a represa (entre teses, dissertações e publicações) e os valores dos parâmetros de entrada (equação 7) foram calculados e calibrados, à partir dos procedimentos indicados anteriormente.

A Tab. 2 mostra as fontes de cada compartimento. Na falta de alguma informação específica sobre a biota da represa, eram usados trabalhos realizados em outros ecossistemas.

Tabela 2: Compartimentos do modelo BROA e respectivos trabalhos onde as informações foram obtidas (Fonte: Angelini & Petrere, 1996)

<b>Compartimentos</b>	<b>Fonte</b>
Fitoplâncton	Tundisi (1977); Tundisi et al. (1977); Oliveira (1993)
Perifiton	Soares (1981)
Macrófitas	Barbieri (1984) e Silveira-Menezes (1984)
Benthos	Strixino (1973); C6 (1979)
Zooplâncton	Matsumura-Tundisi et al. (1989); Rocha & Matsumura-Tundisi (1984); Angelini et al. (1996)
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Barbieri (1974,1975); Lizama & Vazzoler (1993)
<i>Leporinus spp</i>	Barbieri & Garavello (1981); Barbieri & Barbieri (1991); Lizama & Vazzoler (1993)
<i>Gymnotus carapo</i>	Barbieri (1981); Barbieri & Barbieri (1983)
<i>Astyanax fasciatus</i>	Barbosa (1982); Barbosa & Matsumura-Tundisi (1984)
<i>Hoplias malabaricus</i>	Barbieri, et al. (1982); Lizama & Vazzoler (1993)

A despeito das coletas terem ocorrido em anos diferentes, os trabalhos da Tab. 2 subsidiaram o modelo (Fig. 2) evidenciando as seguintes características: i) o fitoplâncton é o produtor primário mais importante para a cadeia trófica; ii) a ciclagem de nutrientes é baixa e está ocorrendo um acúmulo de detritos na represa, provenientes principalmente das macrófitas; iii) a energia dos produtores primários é subutilizada pelo sistema, pois a produção primária total é 40 vezes maior que a respiração total; iv) a represa do Broa é um ecossistema em desenvolvimento e possui grande energia de reserva (overhead), que está concentrada no nível trófico I, mostrando ser este sistema capaz de suportar distúrbios imprevistos, como por exemplo, ser invadida por espécies de peixes exóticas, principalmente por detritívoras e/ou herbívoras (nível trófico I).

O modelo pode ser enriquecido se novas coletas ocorrerem simultaneamente e se outros compartimentos forem explorados, como por exemplo o bacterioplâncton, cuja importância no fluxo de energia tem sido melhor compreendida.

### **MODELO ELLOBO (STELLA)**

O modelo ELLOBO (Fig. 3) tem três variáveis de estado: biomassas de fitoplâncton (estimada por valores de clorofila a); zooplankton (*Argyrodioptamus furcatus*); e lambari (*Astyanax fasciatus*). O modelo é muito simples: a biomassa entra no sistema através do crescimento fitoplanctônico, que é predado por zooplâncton, que por sua vez serve de alimento para o peixe. A biomassa sai do sistema via mortalidade.

Esses fluxos são influenciados pelas variáveis forçantes: temperatura, nitrato, f6sforo e radiação solar. Com a exceção da biomassa do lambari, as variáveis foram coletadas a cada quinze dias no mesmo ano (Rietzler, dados não publicados).

Diferentes equações (J6rgensen, 1994) foram testadas nas relações do modelo, e as escolhidas foram aquelas que reduziram a diferença entre os valores observados e calculados para fito e zooplâncton.

As principais conclusões foram: i) a temperatura é o principal fator na dinâmica fitoplanctônica e conseqüentemente na evolução do ecossistema como um todo; ii) é fundamental um componente aleatório na predação de zooplâncton sobre fitoplâncton, mostrando a inexistência de um padrão conhecido de comportamento para esses compartimentos; iii) a exergia foi usada para mostrar a flexibilidade do ecossistema e auxiliou no ajuste dos valores dos parâmetros.

O modelo pode ser melhorado: a) com coleta de dados em menores espaços de tempo (diária ou semanalmente); b) com informações mais detalhadas sobre predação; e c) com a utilização de equações que descrevam a ciclagem de nutrientes, oriundos principalmente da mortalidade das variáveis de estado.

## CONCLUINDO

Embora o reservatório do Broa seja considerado um dos ecossistemas brasileiros com maior volume de trabalhos científicos, nos dois modelos apresentados aqui, muitas informações ficaram faltando. Isto evidencia a diferença entre estudos interdisciplinares e multidisciplinares. Nestes últimos, apesar da boa qualidade entre os diferentes trabalhos, pode não haver ligação orgânica entre eles, impossibilitando respostas holísticas sobre o sistema em questão.

O uso do modelo matemático como hipótese de trabalho, é fundamental para a implantação de estudos interdisciplinares. Com base no modelo, é possível fazer um delineamento experimental cuja coleta de dados seja **equilibrada**<sup>1</sup> entre os compartimentos (todos os compartimentos têm mesma importância) e **objetiva** na busca dos valores dos parâmetros necessários ao modelo.

## COMENTÁRIO FINAL

Assim como a teoria de ecossistemas contribui com o desenvolvimento dos modelos matemáticos, parece óbvio que estes também têm enriquecido a teoria. Conseqüentemente tornou-se quase impossível traçar uma linha divisória entre a teoria e modelagem, principalmente depois do surgimento das funções meta. Apesar dos avanços da visão ecossistêmica, as idéias dela originadas, tem sido questionadas e já foram caracterizadas como "Odumania" (Mansson & McGlade, 1993).

Os principais problemas apontados pelos críticos dizem respeito a generalizações dos modelos como: 1) na identificação dos componentes, pois geralmente o número de espécies é grande mesmo em sistemas considerados simples (Um lago não é um microcosmo); 2) na agregação dos componentes funcionalmente similares numa "caixa preta"; e conseqüentemente na descrição imprecisa e incompleta das interrelações, podendo acarretar noções tendenciosas do sistema (Rigler & Peters, 1991).

É interessante notar entretanto a analogia feita por Ulanowicz (in: Christensen & Pauly, 1993). Para ele, o atual estágio do estudo dos ecossistemas guarda semelhança com o estágio da medicina na época de Leonardo da Vinci, faltando maior aprofundamento da "fisiologia" dos ecossistemas.

## AGRADECIMENTOS

Este estudo é parte da dissertação de mestrado do autor sob a orientação do Prof. Dr. Miguel Petreire Jr (UNESP -Rio Claro) na EESC - CHREA - USP - São Carlos (SP). Os Profs. Drs. F. H. Chaudry e M. L. Asmus fizeram valiosas sugestões. O autor ainda agradece à essencial revisão do editor deste livro, M. Pompêo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angelini, R. 1995. *Análise do ecossistema da represa do Broa (SP), através de um modelo estático (ECOPATH II) e de um modelo de simulação (STELLA II)*. Dissertação de Mestrado. EESC - USP - São Carlos.
- Angelini, R.; Abuabara, M.A.P. & Rietzler, A.C. 1996. Application of de Bernardi & Di Cola model in a *Argyrodiaptomus furcatus* (zooplankton - copepod) from Broa Reservoir (São Carlos, SP-Brazil). *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia*, 54: 69-75.
- Angelini, R. & Petreire, M. 1996. The Ecosystem of the Broa Reservoir (Brazil), modeled using the ECOPATH II. *NAGA*, 19(2): 36-41.
- Asmus, M.L. 1990. *Ecological modelling of the north inlet marsh-estuarine system, South Carolina*. Ph.D. Dissertation. University of South Carolina.
- Allen, T.F.H & Starr, T.B., 1982. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, 310 pp.

<sup>1</sup> Palavras em negrito conforme manuscrito original (Nota do Editor).

- Barbieri, G. 1974. *Crescimento do Geophagus brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1824) na Represa do Lobo*. Dissertação de Mestrado. IB - USP - São Paulo. 111 p.
- Barbieri, G. 1975. *Sobre o crescimento relativo do Geophagus brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1824) na Represa do Lobo*, Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. IB- USP - São Paulo. 135p.
- Barbieri, G. & Barbieri, M.C. 1983. Growth and first sexual maturation size of *Gymnotus carapo* (Linnaeus, 1758) in the Lobo reservoir (state of São Paulo, Brazil) (Pisces. Gymnotidae). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 16(2): 195-201.
- Barbieri, G. & Garavello, J. C. 1981. Sobre a Dinâmica da reprodução e da nutrição de *Leporinus friderici* (Bloch, 1794) na represa do Lobo, Brotas-Itirapina (SP), (Pisces, Anostomidae). *An. Sem. Reg Ecol.*, II: 347-387. São Carlos.
- Barbieri, G.; Verani, J.R.; Barbieri, M.C. 1982. Dinâmica quantitativa da nutrição de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974), na represa do Lobo (Brotas - Itirapina, SP). (Pisces, Erythrinidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 42 (2): 295-302.
- Barbieri, G. & Barbieri, M.C. 1991. Biologia reprodutiva de fêmeas de *Leporinus octofasciatus* Steindachner, 1917 (Characiformes, Anostomidae) da Represa do Lobo, São Paulo. Notas Preliminares. *An. Sem. Reg Ecol.*, VI: 293-301. São Carlos.
- Barbieri, M.C., 1981. *Contribuição ao estudo da biologia de Gymnotus carapo (Linnaeus, 1-58) na Represa do Lobo, Estado de São Paulo (Pisces, Ostariophys. Gymnotidae)*. Tese de Doutorado. Depto. de Ciências Biológicas. UFSCar. São Carlos. 220p
- Barbieri, R. 1984. *Estudo da composição química de algumas espécies de macrófitas aquáticas e suas implicações no metabolismo da represa do Lobo (Broa), SP*. Dissertação de Mestrado. São Carlos - Depto. de Ciências Biológicas. UFSCar. 225p.
- Barbosa, P .M. 1982. *Predação dos organismos zooplancônicos pelo Astyanax fasciatus Cuvier, 1819 (Osteichthyes, Characidae) na represa do Lobo (Broa) São Carlos*. Dissertação de Mestrado. Depto. de Biociências. UFSCar.
- Barbosa, P.M. & Matsumura-Tundisi, T. 1984. Consumption of zooplanktonic organisms by *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819 (Osteichthyes, Characidae) in Lobo (Broa) Reservoir, São Carlos, SP, Brazil. *Hydrobiologia* 113,171-181.
- Begossi, A. 1992. The use of the optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies: A case from Sepetiba Bay (RJ, State - Brazil). *Human Ecology*. 20 (4): 463-475.
- Bidone, E.D.; Fernandes, H.M.; Silva-Filho, E.V ; Dos Santos, L.F.T. 1993. Statistical modelling of heavy metal partitioning among their geochemical carriers in sediments of the Ribeira Bay (RJ) - Brazil. *A Critical Analysis. Environmental Technology*. 14(3): 271-276.
- Bonilha, L.E.C. 1995. Modelo ecológico da coluna d'Água do estuário da Lagoa Dos Patos (RS-Brasil) melp: Uma abordagem sistêmica e intergada. Dissertação de Mestrado (FURG - Rio Grande - RS).
- Bruce, H. & Ruth, M. 1994. *Dynamic modeling (Windows version)*. Springer-Verlag. NY.
- Cherret, J.M. (ed). 1989. *Ecological concepts*. Ed. Blackwell Scientific Publications. 380p.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling* 77. 3-32.
- Christensen, V. 1994. On the behavior of some proposed goal functions for ecosystem development. *Ecological Modelling* 75/76: 37-49.
- Christensen, V. & Pauly, D.,1991 *A Guide to the ECOPATH II software system (version 2.0)*. International Center for Living Aquatic resources Management. Manila, Philippines.
- Christensen, V. & Pauly, D (Eds). 1993. *Trophic models of aquatic ecosystems*. Editora da ICLARM. 390p.
- Clements, F.E. 1916. *Plant sucession: analysis of development of vegetation*. Publs Carnegie Instn, 242, Washington, D. C.
- Có, L.M. 1979. *Distribuição de oligochaeta na represa do Lobo, estado de São Paulo, Brasil*. Dissertação de Mestrado. São Carlos - Depto. de Ciências Biológicas. UFSCar. 169p.
- Collart, O.O. 1991. Tucuruí dam and the populations of the prawn macrobrachium amazonicum in the lower Tocantins (Para, Brazil): A four year study. *Arch. Hydrobiol.* 122(2): 213-228.
- Constanza, R. 1987. Simulation modeling on the Macintosh using STELLA. *BioScience*, 37(2), p 129-132.

- Coutinho, R. & Yoneshigue, Y. 1988. Diurnal variation in photosynthesis vs. irradiance curves from "sun" and "shade" plants of *Pterocladia capillacea* (Gmelin) Bornet et Thuret (Geliciaceae: Rhodophyta) from Cabo Frio, RJ. Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 118 (3): 217-228.
- Eco, U. 1991. *Como se faz uma tese*. Ed. Perspectiva. 170p.
- Forbes, S. A. 1887. The lake as a microcosm. Bull. Sci. Ass. Peoria. Illinois, 77-87. In: Real, L A & Brown, J.H. (eds). *Foundations of Ecology*, 1991. Chicago Press. 903p.
- Gause, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Willians & Wilkins, Baltimore. USA.
- Grant, W.E. 1986. *Systems analysis and simulation in wildlife and fisheries sciences*. Wiley, N.Y. Hall, C.A.S. 1988. An assessment of several of the historically most influential theoretical models used in ecology and of the data provided in theory support. *Ecol. Modelling* 43 (4-31).
- Hakanson, L. & Peters, R.H. 1995. *Predictive limnology: methods for predictive modelling* SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Higashi. M. & Burns, T. P.(eds). 1991. *Theoretical studies of ecosystems. The network perspective*. Cambridge Univ. Press. 364p.
- Hutchinson, G.E. 1978. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Edição espanhola: 1981, Ed. Blume, Barcelona. 497pp.
- Jarre-Teichmann, A.; Palomares, M.L.; Soriano, M.; Gayanilo, F.C.Jr. and Pauly, D. 1992. *A user's manual for MAXIMS (version 1.0): A computer program for estimating the food consumption of fishes from diel stomach contents data and population parameters*. ICLARM software. Manila, Philippines. 28p.
- Jørgensen, S.E. 1997. Ecological modelling by "ecological modelling". *Ecol. Modelling* 100: 5-10
- Jørgensen, S.E. 1994. *Fundamentals of ecological modelling 2* ed. Elsevier - Amsterdan. 628p.
- Jørgensen, S.E. 1992a. Exergy and ecology. *Ecol. Modelling* 63: 185-214.
- Jørgensen, S.E. 1992b. The shifts in species composition and ecological modelling in hydrobiology. *Hydrobiologia*, 239: 115-129.
- Jørgensen, S.E. 1992c. Parameters, ecological constraints and exergy. *Ecol. Modelling* 62: 163-170
- Jørgensen, S.E. 1988a. Modelling as a tool in environmental management of lakes and reservoirs. In: *Limnologia e manejo de represas*. Série monografias em Limnologia. (Ed.) J.G.Tundisi (Vol I, Tomo 2). USP/CRHEA.
- Jørgensen, S.E. 1988b. Use of models as experimental tool to show that structural changes are accompanied by increased exergy. *Ecol. Modelling* 41: 117-126.
- Kingsland, S.E. 1985. *Modeling Nature*. Ed. Chicago. 267pp.
- Koutsoukos, E.A.M.; Hart, M.B. 1991. Cretaceous foraminiferal morphogroup distribution patterns, paleocommunities and trophic structures: A case study from the Sergipe Basin, Brazil. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh Earth Studies*. 81 (3): 221-246.
- Kurtz, A.C.S. 1989. STELLA no modelamento de equações diferenciais. *Caderno de Ensino de Física*, 6(3): 211-223. Florianópolis.
- Lizama, M.de L.A.P. & Vazzoler, A.E.A. de M. 1993. Crescimento em peixes do Brasil: uma síntese comentada. *Revista UNIMAR*, 15 (suplemento): 141-173.
- Lotka, A.J. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins. Reprinted with corrections and bibliography as *Elements of Mathematical Biology*. NY 1956.
- Mackay, A. 1981. *The generalized inverse*. Pratical Co-prating, September 108-110.
- Malthus, T. R. 1798. *An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of Mrs. Godwin, M Condorcet and Others Writers*. J. Johnson, V IX, London, U.K.
- Mann, K.H. 1978. Estimating the food consumption of fish in nature. p 250- 273. In: S. D. Gerking. (Ed.): *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 322pp.
- Mansson, B.A. & McGlade, J.M. 1994. Ecology, thermodynamics and H.T. Odum's conjectures. *Oecologia*, 93: 582-596.
- Matsumura-Tundisi, T.; Rietzler, A.C. & Tundisi, J.G. 1989. Biomass (dry weight and carbon content) of plankton crustacea from Broa reservoir (São Carlos, S.P.- Brazil) and its fluctuation across one year. *Hydrobiologia*. 179:229-236.

- Müller, F. 1997. State-of-art in ecosystem theory. *Ecol. Modelling* 100: 135-161
- Muricy, G. 1990. Sponges as pollution biomonitors at Arraial do Cabo, Southeastern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.*, 49 (2): 347-354.
- Odum, E.P. 1985. *Ecologia*; trad. Cristopher J. Tribe - Ed. Guanabara (RJ).
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. WB Saunders Co, Philadelphia. 574p.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 104: 262-270.
- Odum, H.T. 1960. Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem. *Amer. Sci.*, 48: 1-8.
- Odum, H.T. 1971. *Environment, power and society*. John Wiley & Sons, Inc. NY. 331 pp.
- Odum, H.T. 1967. Biological circuits and marine system of Texas. In: Olson, T.A. & Burgess, F.J. (eds.) *Pollution and Marine Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. (Interscience), NY pp. 99-157.
- Odum, H.T. 1962. Ecological tools and their use - Man and the ecosystem. In: Waggoner, P.E. & Ovington, J.D. (eds.) *Proceedings of the Lockwood conference on the suburban forest and ecology*, The Connecticut Agricultural Experiment Station Bulletin 652, pp. 57-75.
- Oliveira, M.D. 1993. *Produção primária e estrutura da comunidade fitoplanctônica no reservatório do Lobo (SP): uma comparação entre fatores ecológicos na represa e seus principais tributários*. Dissertação de Mestrado. USP/EESC/SHS/CRHEA. 178p.
- Palomares, M.L. & Pauly, D. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 40: 259-273.
- Patten, B.C. 1991. Network ecology: indirect determination of the life-environment relationship in ecosystem stems. In: M. Higgashi & T.P. Burns (eds.). *Theoretical studies of ecosystems: The network perspective*. Cambridge University Press, pp 288-351.
- Patten, B.C. 1995. Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy, power, ascendancy, and indirect effects. *Ecol. Modelling* 79: 75-84.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM*, 39(3): 175-192.
- Pauly, D. & David, N. 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length frequency data. *Meeresforsch.*, 28(4): 205-211.
- Pauly, D., Soriano, M. & Palomares, M.L. 1987. On improving the construction, parametrization and interpretation of "steady-state" multispecies models. *9th Shrimp and Finfish Fisheries Management - Workshop*, 7-9 December 1987, Kuwait. ICLARM Contr. 627. International - Center for Living Aquatic Resources Management. Manila, Philippines.
- Pereira, A., Tassin, B., Jørgensen, S.E. 1994. A model for decomposition of the drowned vegetation in an Amazonia Reservoir. *Ecol. Modelling* 75/76: 447- 458.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3:1-11.
- Radford, P. 1988. Simple simulation on a desk-top computer. *NERC Computing* p 21-26. EUA.
- Richey, J.E.; Mertes, L.A.K.; Dunne, T.; Victoria, R.L.; Forsberg, B.R.; Tancredi, A.C.N.S.; Oliveira, E. 1990. Sources and Routing of Amazon River Flood Wave. *Global Biogeochemical Cycles*, 3 (3):191-204.
- Rigler, F.H. & Peters, R.H. 1991. *Science and limnology*. Publisher: Ecology Institute. Germany. 239p.
- Rocha, O. & Matsumura-Tundisi, T. 1984. Biomass and production of *Argyrodiaptomus furcatus*, a tropical calanoid copepod in Broa Reservoir, southern Brazil. *Hydrobiologia*. 113, 307-311.
- Salomonsen, J. 1992. Examination of properties of exergy, power and ascendancy along a eutrophication gradient. *Ecol. Modelling* 62: 171-181.
- Soares, M.G.M. 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do Igarapé do Porto, Aripuanã, M.T. *Acta Amazônica*. 9(2):325-352.
- Sparre, P.; Ursin.; Venema, S.C. 1989. *Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1*. Manual. FAO - Fisheries Technical Paper. Rome. 337p.
- Starfield, A.M. & Bleloch, 1986. *Building models for conservation and wildlife management*. Macmillan Publishing Company. N. Y and Collier Macmillan Publishers. London.
- Strixino, G.B.M.A. 1973. *Sobre a ecologia dos macroinvertebrados do fundo na represa do Lobo*. Tese de Doutorado. São Paulo, USP-Depto de Biologia. 188p.

- Thébault, J.M. & Salençon, M-J. 1993. Simulation model of a mesotrophic reservoir (Lac de Pareloup, France): biological model. *Ecol. Modelling* 65: 1-30.
- Tundisi, J.G. 1977. Produção primária, "standing-stock", fracionamento do fitoplâncton e fatores ecológicos em ecossistema lacustre artificial (represa do Broa, São Carlos). *Tese de Livre-Docência*. Depto. de Biologia - Ribeirão Preto - USP. 409p.
- Tundisi, J.G.; Tundisi, T.M.; Rocha, O.; Gentil, J.G.; Nakamoto, N. 1977. Primary production, "standing-Stock" of phytoplankton and ecological factors in a shallow tropical reservoir (Represa do Broa, São Carlos, Brasil). *Sem. Médio Ambiente y Represas*. (1) 138-172. Montivideo, Uruguai.
- Ulanowicz, R.E. 1986. *Growth and Development: Ecosystem Phenomenology* Springer Verlag. NY. 203 pp.
- Valentin, J.L. 1993. Modelling of the vertical distribution of marine primary biomass in the Cabo Frio upwelling region. *Cienc. Cult.*, 44(2-3): 178-183.
- Valentin, J.L. & Coutinho, R. 1990. Modelling maximum chlorophyll in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: a preliminary approach. *Ecol. Modelling* 52: 103-113.
- Verhulst, P.F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondences Mathématiques et Physiques*, 10: 113-121.
- Volterra, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118: 558-60.
- Volterra, V. 1931. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Ed. Marcel Brelot. Paris.
- von Bertalanffy, L. 1934. Untersuchgen uber die gesetzchkeiten des wachstms. 1. Allgemie grundlagen dertheorie. Roux'Arch. Entwicklungsmech. *Org.* 131: 613-653.
- von Bertalanffy, L. 1977. *Teoria geral dos sistemas*. Ed. Vozes (RJ). 351 pp.
- Wu, J.; Vankat, J.L. & Barlas Y 1993. Effects of patch connectivity and arrangement on animal metapopulation dynamics: a simulation study. *Ecol. Modelling* 65 221-254.
- Wulff, F.; Field, J.G. & Mann, K.H. (eds). 1989. *Coastal and estuarine studies. Network analysis in marine ecology - methods and applications*. Ed. Springer-Verlag. 284p.