

SIMULAÇÕES DA DINÂMICA, REGULAÇÃO POPULACIONAL E
RECRUTAMENTO DE CIRRÍPEDES E BIVALVES MARINHOS BENTÔNICOS

Mariana Alves de **GUIMARAENS**¹
 Dinair Cristina Pinheiro da **COSTA**¹
 Michel Iskin da Silveira **COSTA**²
 José Roberto Botelho de **SOUZA**³
 Ana Maria da Fonte **ALVES**³

1 Universidade de Pernambuco, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia, Rua Arnóbio Marques 310, Santo Amaro, Recife – PE, 50100-130, Brasil.

Fax/Fone: (21) 2285-3471

E - mail: mguimaraens@hotmail.com

2 Laboratório Nacional de Computação Científica (LNCC), Avenida Getúlio Vargas, 333, Quitandinha, 25651-075, Petrópolis - RJ.

3 Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Rua Professor Moraes Rego, S/N, Cidade Universitária, 50670-420, Recife - PE.

Recebido em: 06/04/2007

Aceito em: 12/11/2007

RESUMO

Os modelos de simulação do recrutamento usados na análise de sensibilidade foram baseados no modelo logístico, ao qual adicionaram-se funções de mortalidade e extração. A função de crescimento incluiu valores diários de recrutamento como *input* para o modelo e a taxa de mortalidade diária. A série de dados que representa os valores diários de recrutamento, a taxa de mortalidade, a capacidade de suporte (K) e a condição inicial foram modificadas para calibrar o modelo e avaliar a capacidade de recuperação da população. Os parâmetros também foram mudados um de cada vez + e - 10% para avaliar a estabilidade dos diferentes cenários usando o modelo que assume o recrutamento diário e mortalidade, além das simulações com a densidade de diferentes classes do ciclo de vida, como variáveis de estado. Os resultados foram comparados com a simulação-padrão usando a seguinte equação: $100/(n * Smed) * SOMA([S1-S2])$, onde *n* é o número de dias da simulação; *Smed* é a média dos valores da simulação-padrão; *S1* são os valores da simulação-padrão e *S2* os valores de cada experimento de sensibilidade. Simulações básicas experimentais resultaram de populações de cracas que oscilaram entre 900 e 400 indivíduos em 100 cm². Simulações posteriores resultaram em valores abaixo de 500 indivíduos e decréscimo populacional seguido de recuperação. Experimentos preliminares com mudanças de + e - 10% nos valores dos parâmetros mostraram variações de menos de 10 %, indicando uma estabilidade do sistema. No entanto, a diminuição em 10% do valor da taxa de mortalidade pode causar a desestabilização do sistema, evidenciada por uma variabilidade maior que 90% entre os valores das simulações-padrão e os experimentos de sensibilidade.

Outros cenários com os modelos de recrutamento para cracas e bivalves modificados foram avaliados, representando o quantitativo de recrutas no sistema, como dados de entrada e a estabilidade da população de adultos. Para a população de bivalves as análises de sensibilidade mostraram uma variação de menos de 20% da população adulta quando comparadas à simulação original. Estes cenários avaliaram a inclusão de taxas de extração nos modelos e diferentes fases do ciclo de vida, resultando em valores de populações de adultos da mesma ordem de grandeza de dados de campo, indicando possibilidades de manejo através do controle de taxas de recrutamento, taxas de mortalidade e níveis de condições iniciais de invertebrados dos modelos.

Palavras-chave: Invertebrados Bentônicos, Análises de Sensibilidade, Recuperação Populacional e Estabilidade do Sistema.

Population Dynamics Simulation and Recruitment Regulation of Marine Benthic Barnacles and Bivalves

ABSTRACT

The simulation models used for the sensitivity analyses were based on the logistic model, mortality and extraction functions were added to the model. The growth function includes daily recruitment values as inputs to the model. Recruitment daily values, mortality rate, K (carrying capacity) and initial condition were changed to calibrate the model and evaluate the recovery capacity of the population. In addition parameters were changed one at a time + and - 10% to evaluate the stability of the population models. The results were compared with the baseline runs using the following equation: $100/(n * Savg) * SUM([S1-S2])$. Where n is the number of simulation days, $Savg$ is the average of the baseline run values. $S1$ are the baseline run values and $S2$ are the values of each sensitivity experiment. Basic simulation experiments allowed values of invertebrates that oscillated between 900 and 400 individuals in 100 cm². Further simulations showed values below 500 individuals and population crashes followed by values that showed recovery. Preliminary experiments with + and - 10% parameters values changes showed variations of less than 10 %, attesting the stability of the system. However the decrease of the mortality rate can cause the system to crash, leading to variability greater than 90% between baseline runs and systematic sensitivity experiments results. Different scenarios were analyzed to evaluate population variability indirectly related to environmental factors, and by including harvest rates in the model together with different life stage classes, which allowed results with order of magnitude comparable to field measurements, sensitivity analyses of the stage class model showed variation of less than 20 % of the bivalve adult population when compared to the original run. These results may indicate some population management actions through control of recruitment values, mortality rates and levels of invertebrate initial conditions of the model.

Key Words: Benthic Invertebrates, Sensitivity Analyses, Population Recovery and Model Stability.

INTRODUÇÃO

Através dos experimentos de campo e modelagem, a importância relativa dos efeitos *bottom-up* (recrutamento e eutroficação) e *top-down* (predação) sobre as populações de invertebrados e algas tem sido avaliada (EHRHARDT et al., 2001; TANAKA & MAGALHÃES, 2002; BIBER et al., 2004; FREIDENBURG et al., 2007). O efeito *bottom-up* dos nutrientes sobre o crescimento algal e a conseqüente competição com os invertebrados será avaliada de forma implícita nos modelos aqui propostos. Além das perturbações naturais, os impactos humanos desestruturam as comunidades bentônicas próximas a centros urbanos e áreas turísticas. Os processos de eutroficação artificial alteram comunidades, que muitas vezes dominadas por invertebrados bentônicos podem se tornar dominadas por macroalgas (SCHIEL, 2004; VINUEZA et al., 2006), podendo alterar o efeito do recrutamento na manutenção de populações adultas.

Outro tipo de impacto é a ação direta humana, com o pisoteio dos recifes e costões rochosos, bem como com a coleta de organismos, o que pode contribuir para a estrutura em mosaico das comunidades, afetando o processo natural de sucessão ecológica, ou seja, aquela que permite o retorno da comunidade ao estágio próximo do original após uma perturbação artificial e/ou natural (SAUER-MACHADO et al., 1992; TANAKA & MAGALHÃES, 2002). Os modelos apresentados neste trabalho incluem o efeito da variação na série de entrada no sistema populacional (recrutamento) e de parâmetros do modelo como taxa de mortalidade e capacidade de suporte, além da condição inicial. As alterações nestas variáveis refletem indiretamente cenários que podem representar alterações ambientais (eutrofização, extração de organismos, ação de ondas, dessecação). Cenários incluindo as taxas de extração e simulações de estágios de desenvolvimento de invertebrados são incluídos no trabalho para avaliar a estabilidade de populações adultas (ALVES, 2006). A abundância relativa de organismos bentônicos em substratos consolidados e inconsolidados é conseqüência de processos de interações biológicas como competição, predação e o recrutamento, além de fatores físico-químicos (PETERSON & BLACK, 1987; LEE, 1996; COUTINHO, 2002; CARDOSO & VELOSO, 2003; SCHIEL, 2004). A importância relativa desses fatores varia no tempo e no espaço.

Paralelamente, o desenvolvimento de modelos ecológicos sobre a dinâmica de algas e invertebrados bentônicos têm sido usados para ajudar a indicar padrões de variação sazonal e espacial de muitas populações (FONG et al., 1997; ROUGHGARDEN et al., 1985; TANAKA, 2005). Desta forma, o objetivo do trabalho é testar o efeito do recrutamento na manutenção da população de cracas (substrato consolidado) e bivalves (substrato inconsolidado) através de simulações com modelos matemáticos, usando diferentes séries de dados e estruturas matemáticas representadas por equações diferenciais, que expressem implicitamente, através da estrutura dos modelos e valores dos parâmetros, cenários ambientais distintos experimentados por tais organismos.

METODOLOGIA

Modelos de dinâmica temporal de invertebrados foram desenvolvidos com o *software Stella*TM para simular quantitativamente o nível populacional de cracas no ambiente marinho, em especial em recifes costeiros (ALMEIDA, 2005), e o número de indivíduos do bivalve *Anomalocardia brasiliiana* em sedimentos não consolidados (ALVES, 2006). Experimentos posteriores de calibração dos modelos foram feitos para reduzir experimentalmente os níveis de abundância de indivíduos de cracas através da alteração de taxas de mortalidade, recrutamento e extração. A abundância de bivalves foi modelada considerando diferentes estágios do ciclo de vida (VALENTIN & MARAZZO, 2003; ALVES, 2006).

O primeiro modelo usado como base para as simulações foi: $d\text{Invertebrados}/dt = \text{Crescimento} - \text{Mortalidade}$, onde $\text{Crescimento} = \text{Invertebrados} * \text{Recrutamento} * (1 - (\text{Invertebrados}/K))$ e $\text{Mortalidade} = \text{Taxa_de_Mortalidade} * \text{Invertebrados}$, equação (1). Onde *Invertebrados* representa a densidade populacional, e a função de crescimento é baseada no modelo logístico e o componente recrutamento é uma série de dados que estima valores diários de recrutamento nas populações. A variável de estado do modelo é representada pela densidade de invertebrados. *K* é a capacidade de suporte da população de cracas representada por número de indivíduos por 100 cm². Além do modelo apresentado acima foram testados dois modelos com o componente de extração. Na equação (2) $d\text{Invertebrados}/dt = \text{Crescimento} - \text{Mortalidade} - \text{Extração}$, em que $\text{Extração} = \text{Invertebrados} * \text{Taxa_de_Extração}$. No primeiro experimento a Taxa de Extração foi uma constante e, posteriormente, experimentamos a colheita como uma série temporal.

O último modelo testado é um sistema de equações (3): $d\text{Adultos}/dt = \text{Recrutamento} - \text{Mortalidade}$, onde $\text{Recrutamento} = \text{Recrutas} * \text{Taxa_de_Maturação}$ e $\text{Mortalidade} = \text{Adultos} * \text{Taxa_de_Mortalidade}$, $d\text{Recrutas}/dt = \text{Assentamento} - \text{Recrutamento} - \text{Mortalidade_Recrutas}$, em que $\text{Assentamento} = \text{Recrutas} * \text{Dados_Assentamento} * (1 - \text{Recrutas}/K_r)$. Onde *Adultos* e *Recrutas* exprimam diferentes estágios do ciclo de vida do bivalve, sendo representados pela densidade. Os dados de assentamento são dados de uma série temporal de *input* para o modelo e *K_r* é a capacidade de suporte de recrutas representada por uma densidade constante. O passo de tempo da simulação dos modelos aqui descritos é o dia para o recrutamento, assentamento e das taxas de mortalidade e extração.

Os parâmetros foram ajustados manualmente para estimar valores de invertebrados adultos com a ordem de grandeza próxima aos valores observados em trabalhos de campo; as séries de dados que estimam o recrutamento foram calibradas levando em conta valores que correspondessem à ordem de grandeza de dados de campo de valores diários de entrada de indivíduos recrutas nas populações de cracas e bivalves (SKINNER, 2003; ALMEIDA, 2005; ALVES, 2006).

A análise de sensibilidade é o processo de variação dos parâmetros e comparação dos resultados com simulação referencial (FONG et al., 1997). Tais procedimentos identificam os parâmetros de modelos, estruturas empiricamente derivadas da entrada de informação e as condições iniciais que causam uma alteração significativa na predição do modelo. Esses parâmetros

que causam trocas significativas no comportamento do modelo devem ser estimados com maior precisão (BIBER et al., 2004).

A análise de sensibilidade modifica os parâmetros + e - 10%, um de cada vez, enquanto mantém os outros parâmetros constantes. Os resultados são comparados com a simulação que mantém os parâmetros constantes; a porcentagem de mudança no número de indivíduos é obtida usando a equação $100/(n * Smed) * SOMA([S1-S2])$, em que n é o número de dias simulados e $Smed$ é a média de valores obtidos com a simulação sem variação. $S1$ são os valores obtidos com a simulação original e $S2$ são os valores obtidos com a simulação usando parâmetros modificados (MAYER & BUTLER, 1993). $Smed$ pode ser calculado através da soma dos valores obtidos para cada passo de tempo da simulação referencial dividido pelo número de dias simulados. $S1$ representa os valores obtidos na simulação referencial a cada passo de tempo, que são diminuídos dos valores da simulação com alteração de, por exemplo, 10% de um determinado parâmetro ($S2$), e o módulo deste resultado é considerado no segundo termo da equação. Os valores descritos são aplicados na fórmula acima para calcular a porcentagem de mudança ocasionada pela alteração de um parâmetro de cada vez.

Os parâmetros usados no modelo serão aqueles obtidos por intermédio da avaliação da ordem de grandeza de dados de campo de recrutamento e sucessão de populações de cracas (*Chthamalus* sp., *Balanus* sp. e *Tetraclita* sp.) para zona entremarés de ambientes tropicais (SKINNER, 2003; ALMEIDA, 2005), além de recrutamento e estoque de *Anomalocardia brasiliana* (ALVES, 2006) em substrato inconsolidado. Foram avaliadas as densidades de invertebrados e recrutamento baseados em dados de campo da variação temporal (passo de tempo do modelo - dia) do número de indivíduos (adultos e recrutas) em quadrados de 10 x 10 cm (SKINNER, 2003; ALMEIDA, 2005), enquanto para avaliar o quantitativo de *Anomalocardia brasiliana*, os amostradores de substrato inconsolidado tiveram 15 cm de diâmetro (ALVES, 2006) para estimar o número de bivalves de diferentes classes de tamanho por metro quadrado.

Os modelos apresentados neste trabalho foram baseados em modelos de colheita que se apóiam na simulação da competição intra-específica (HILBORN & WALTERS, 1992; HANNON & RUTH, 1997), e avaliam o efeito do recrutamento e extração na manutenção do estoque de animais e modelos que consideram diferentes fases do ciclo de vida e taxas de recrutamento e maturação (VALENTIN & MARAZZO, 2003). As equações desenvolvidas consideram o aumento da população como função do recrutamento, baseado na ordem de grandeza de valores observados no campo (SKINNER, 2003; ALMEIDA, 2005; ALVES, 2006). A mortalidade foi testada em conjunto com a capacidade de suporte das populações e condições iniciais para avaliar o efeito da alteração desses parâmetros na redução da população, bem como na estabilidade e potencial de recuperação dos invertebrados adultos.

A descrição do modelo inclui as variáveis de estado, as funções motrizes e os parâmetros. As variáveis de estado são conjuntos de números utilizados para representar o estado ou condições do sistema a qualquer momento (VALENTIN & GUIMARAENS, 2004) no presente estudo, quando se estima a densidade de invertebrados. Os fluxos de interações entre os componentes são representados, por equações denominadas funções de transferência ou correlações funcionais. As entradas no sistema, ou os fatores que afetam, mas

não são afetados pelos componentes, se representam por equações denominadas funções de transferência ou correlações funcionais chamadas de equações motrizes, como a função da capacidade de suporte que é a base do modelo logístico. As constantes das equações matemáticas são denominadas parâmetros. A estratégia de ação do presente trabalho foi o desenvolvimento de modelos de abundância de invertebrados baseados em densidade de recrutamento, como dados de entrada nos modelos e calibração de parâmetros populacionais.

RESULTADOS

Foram feitas simulações de abundância de invertebrados baseadas no crescimento populacional como função do recrutamento. Nos primeiros testes a população de cracas oscilou entre 900 e 400 indivíduos por 100 centímetros quadrados (fig. 1). Foram feitos testes de simulação, com diminuição da capacidade de suporte e aumento da taxa de mortalidade, com o objetivo de reduzir os níveis de cracas para valores observados no campo (ALMEIDA, 2005). Com as novas simulações encontramos valores inferiores a 500 indivíduos, com o crescimento e posterior queda dos níveis populacionais, para mais à frente ocorrer a recuperação da população (fig. 2). Os valores de recrutamento usados nos dois primeiros experimentos estão abaixo de 20 indivíduos por dia em 100 centímetros quadrados (fig. 1 e 2), e correspondem à ordem de grandeza de alguns valores observados em estudos de campo (SKINNER, 2003; ALMEIDA, 2005).

Para representar a variação de populações do bivalve *Anomalocardia brasiliiana*, foi testado um modelo com diferentes fases do ciclo de vida (ALVES, 2006), bem como uma série de dados representando o assentamento com valores abaixo de 95 indivíduos por dia por metro quadrado (fig. 5); com este modelo o quantitativo de adultos foi menor do que o de recrutas. Este resultado confirma a estrutura dos parâmetros e equações do modelo e está de acordo com os valores relativos às classes de tamanho de bivalves observados no campo (ALVES, 2006).

Experimentos de sensibilidade com a simulação do recrutamento alterando um parâmetro por vez (+ e - 10%), resultaram em alterações de menos de 10 % (tabela 1) quando comparadas com os resultados da simulação original, representando em parte a robustez estrutural do modelo e da série de dados de recrutamento testada. A única exceção de estabilidade para os experimentos de sensibilidade com a equação (1) foi a redução em 10% da taxa de mortalidade, que causou um aumento inicial na população e posterior colapso e uma variação de mais de 90% (tab. 1), representando o efeito da competição intra-específica da estrutura do modelo baseada na simulação logística. As análises de sensibilidade feitas com os parâmetros do sistema de equações 3, que considera separadamente a população de recrutas e adultos de *Anomalocardia brasiliiana*, mostra variações menores que 20% quando comparadas à simulação original, atestando, dessa forma, a estabilidade estrutural deste modelo.

DISCUSSÃO

Estudos de campo mostram como fatores abióticos podem influenciar o processo de recrutamento de organismos bentônicos e recuperação da comunidade. Os autores TANAKA & MAGALHÃES (2002) encontraram diferenças nos níveis de recrutamento e sucessão devido ao tamanho de abertura de manchas. A relação entre perímetro e área também afeta a sucessão dos organismos: quanto menor a mancha maior a influência das populações das bordas (TANAKA & MAGALHÃES, 2002). A abundância de organismos recruta é maior em algumas ocasiões, mostrando que o recrutamento varia temporalmente (SKINNER, 2003; ALMEIDA, 2005) e pode estar atrelado a fatores físicos, além da disponibilidade de espaço, já que as taxas do processo podem variar entre o dia e a noite devido às relações com a luminosidade (CRUZ et al., 2005).

No trabalho proposto avaliamos o efeito do recrutamento e da capacidade de suporte na variabilidade populacional de invertebrados bentônicos através de simulações computacionais, além do efeito da mortalidade. Outros fatores, como os oceanográficos físicos e químicos, têm sido avaliados como determinantes de estrutura das comunidades, além da heterogeneidade do substrato (SKINNER & COUTINHO, 2005). Fatores como retenção de água nas enseadas podem ter efeito no processo de recrutamento, assim como a ação das ondas, concentração de nutrientes e o tempo de duração dos organismos no plâncton (SCHIEL, 2004), além da competição entre invertebrados e algas em substratos consolidados, como consequência da eutroficação (VINUEZA et al., 2006).

Além dos fatores ecológicos discutidos, fatores antrópicos, como a colheita de organismos, também podem afetar a dinâmica das populações bentônicas (ALVES, 2006). Dessa forma, foram simulados dois cenários com o componente de extração nos modelos. O primeiro experimento de extração (fig. 3), com uma taxa de extração constante, representa a sustentabilidade da população; o segundo experimento, com uma taxa variável (fig. 4), representa um cenário em que a colheita pode levar a população a um colapso. ROUGHGARDEN et al., 1985, mostram a desestabilização teórica de populações de invertebrados como uma combinação de níveis de recrutamento e mortalidade aplicando um modelo de estágios de desenvolvimento.

Os modelos aqui propostos representam bem a ordem de grandeza do quantitativo de adultos de populações de invertebrados bentônicos como função do recrutamento, e por isso servem como parte do processo de validação estrutural de modelos de dinâmica de populações. Estudos posteriores podem incluir séries de dados obtidos no campo e testes do efeito de fatores abióticos sobre o recrutamento, com o objetivo de desenvolver ferramentas de manejo.

AGRADECIMENTOS

A segunda autora do trabalho contou com o apoio financeiro de uma bolsa de iniciação científica do PIBIC CNPq-UPE, 2005-2006.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, L. R. *Interação entre processos de colonização e sucessão ecológica de comunidades bioincrustantes na Praia de Piedade*. Recife, 35f. Monografia de conclusão de curso, Universidade de Pernambuco (UPE), 2005.
- ALVES, A. M. F. Estudo da dinâmica e modelagem populacional de *Anomalocardia brasiliiana* (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) na Coroa do Avião – PE. Recife, Monografia de conclusão de curso, Universidade Federal de Pernambuco, 2006.
- BIBER, P. D., HARWELL, M. A. and CROPPER, W. P. Jr.. Modeling the dynamics of three functional groups of macroalgae in tropical seagrass habitats. *Ecological Modelling*, v. 175, p. 25-54, 2004.
- CARDOSO, R.S. & VELOSO, V. G. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Marine Biology*, v. 142, p. 153-162, 2003.
- COUTINHO, R. Bentos de costões rochosos. In: Pereira, R. C. & Soares-Gomes, A. *Biologia marinha*. Rio de Janeiro: Interciência ed., 2002, p. 147-158.
- CRUZ, T., CASTRO, J.J., McGRATH, D. D., MYERS, A. A., O´RIORDAN, R. M., POWER A. M., RABACA, J., HOWIKINS, S. J. Tidal rates of settlement of the intertidal barnacle *Chthamalus stellatus* and *Chthamalus montagui* in western Europe: the influence of the night/day cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 318, p. 51-60, 2005.
- EHRHARDT, N. M.; LEGAULT, C. M.; RESTREPO, V. Density-dependent linkage between juveniles and recruitment for pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum*) in southern Florida. *ICES Journal of Marine Science*, v. 58, p. 1100-1105, 2001.
- FONG, P.; JACOBSON, M. E.; MESCHER, M. C.; LIRMAN, D. and HARWELL, M. C. Investigating the management potential of a seagrass model through sensitivity analysis and experiments. *Ecological Applications*, v. 7, p. 300-315, 1997.
- FREIDENBURG, T. L.; MENGE, B. A.; HALPIN, P. M.; WEBSTER, M.; SUTTON-GRIER, A. Cross-scale variation in top-down and bottom-up control of algal abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 347, p. 8-29, 2007.
- HANNON, B. & RUTH M. *Modeling dynamic biological systems*. Springer, 1997, 399 p.
- HILBORN, R. & WALTERS, C. J. *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics & uncertainty*. New York: Chapman & Hall, 1992.
- LEE, S. Y. Distribution pattern and interaction of two infaunal bivalves, *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve) and *Anomalocardia squamosa* (Linnaeus) (Bivalvia: Veneridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 201, p. 253-273, 1996.

- MAYER, D. G. and BUTLER, D. G. Statistical validation. *Ecological Modelling*, v. 68, p. 21-32, 1993.
- PETERSON, C. H. & BLACK, R. Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: Influence of local density and tidal elevation. *Limnology and Oceanography*, v. 32, p. 143-166, 1987.
- ROUGHGARDEN, J.; IWASA, Y. & BAXTER, C. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology*, v. 66: 54-67, 1985.
- SAUER-MACHADO, K.R.S., CHAPMAN, A.R.O. & COUTINHO, R. Patch structure in a tropical rocky shore community in Brazil: a mosaic of successional states? *Ophelia*, v. 35, p. 187-195, 1992.
- SCHIEL, D. R. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 300, p. 309 – 342, 2004
- SKINNER, L. F. *Processos determinantes da estrutura populacional dos crustácea: cirripedia Chthamalus bisinuatus e Tetraclita stalactifera na área de influência da ressurgência do Cabo Frio, RJ, Brasil*. Rio de Janeiro, 105f. Tese de doutorado, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), 2003.
- SKINNER, L. F. & COUTINHO, R. Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) settlement. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48: 109-113, 2005.
- TANAKA, M. O. & MAGALHÃES, C. A. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, v. 237, p. 151-158, 2002.
- TANAKA, M. O. Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 48, p. 115-119, 2005.
- VALENTIN, J. L. & MARAZZO, A. Modelling the population dynamics of *Penilia avirostris* (Branchiopoda, Ctenopoda) in a tropical bay. *Acta Oecologica*, v. 24, p. 369-376, 2003.
- VALENTIN, J. L.; GUIMARAENS, M. A. A modelagem ecológica em liminologia. In: BICUDO, C. E. M.; BICUDO, D. C. *Amostragem em liminologia*. São Carlos: Rima Editora, 2004, p. 109-120.
- VINUEZA, L. R., BRANCH, G. M., BRANCH, M. L. & BUSTAMANTE, R. H. Top-down herbivory and bottom-up el nino effects on Galápagos rocky-shore communities. *Ecological Monographs*, v. 76, p.111-131, 2006.

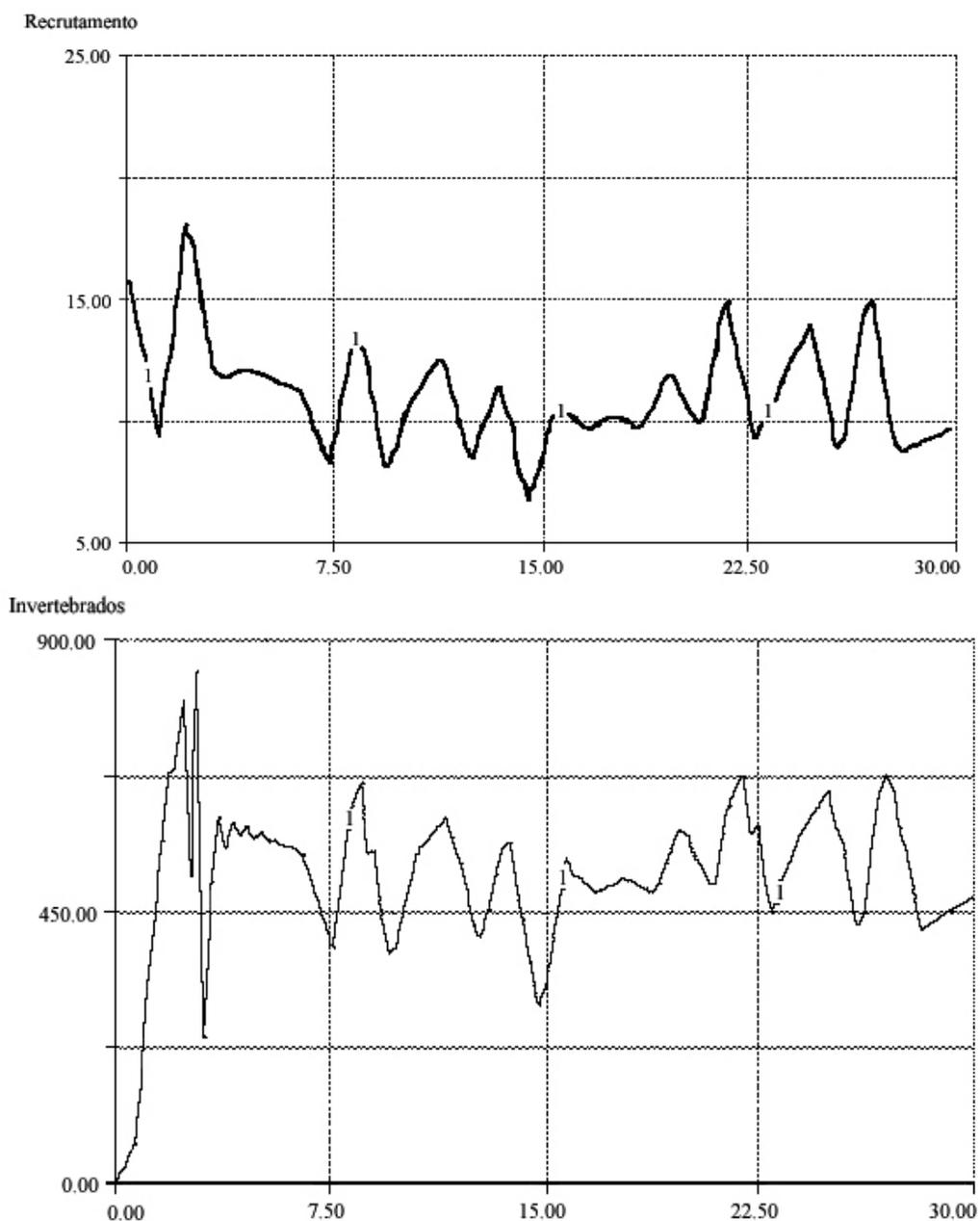


Figura 1 – Abundância de adultos simulada como função do recrutamento pela equação (1) onde $K = 1000$, Condição Inicial de Invertebrados = 5 e Taxa de Mortalidade = 5. O eixo x representa o tempo de simulação em dias e o eixo y a densidade.

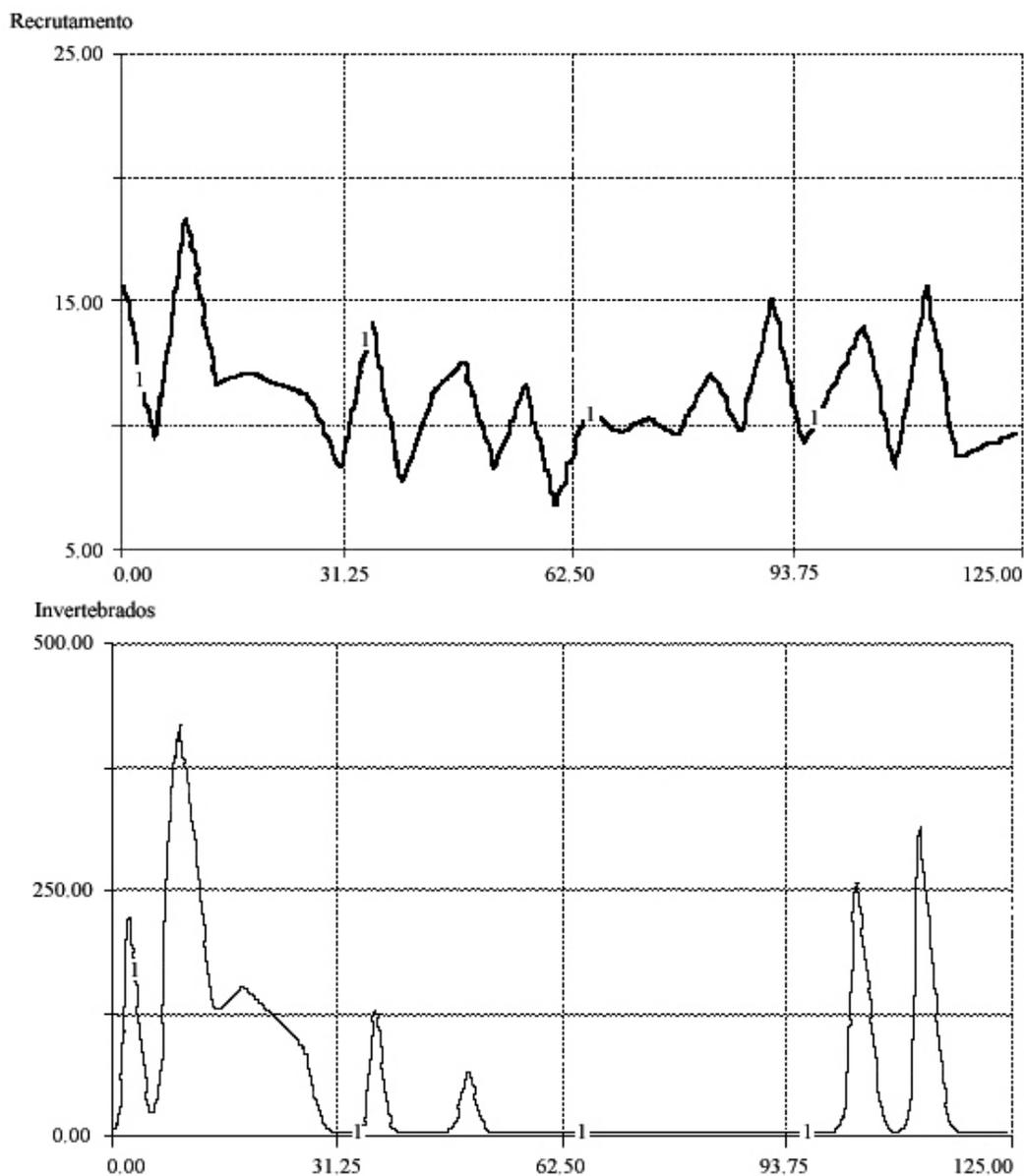


Figura 2 – Abundância de adultos simulada como função do recrutamento pela equação (1) onde $K = 900$, Condição Inicial de Invertebrados = 5 e Taxa de Mortalidade = 10. O eixo x representa o tempo de simulação em dias e o eixo y a densidade.

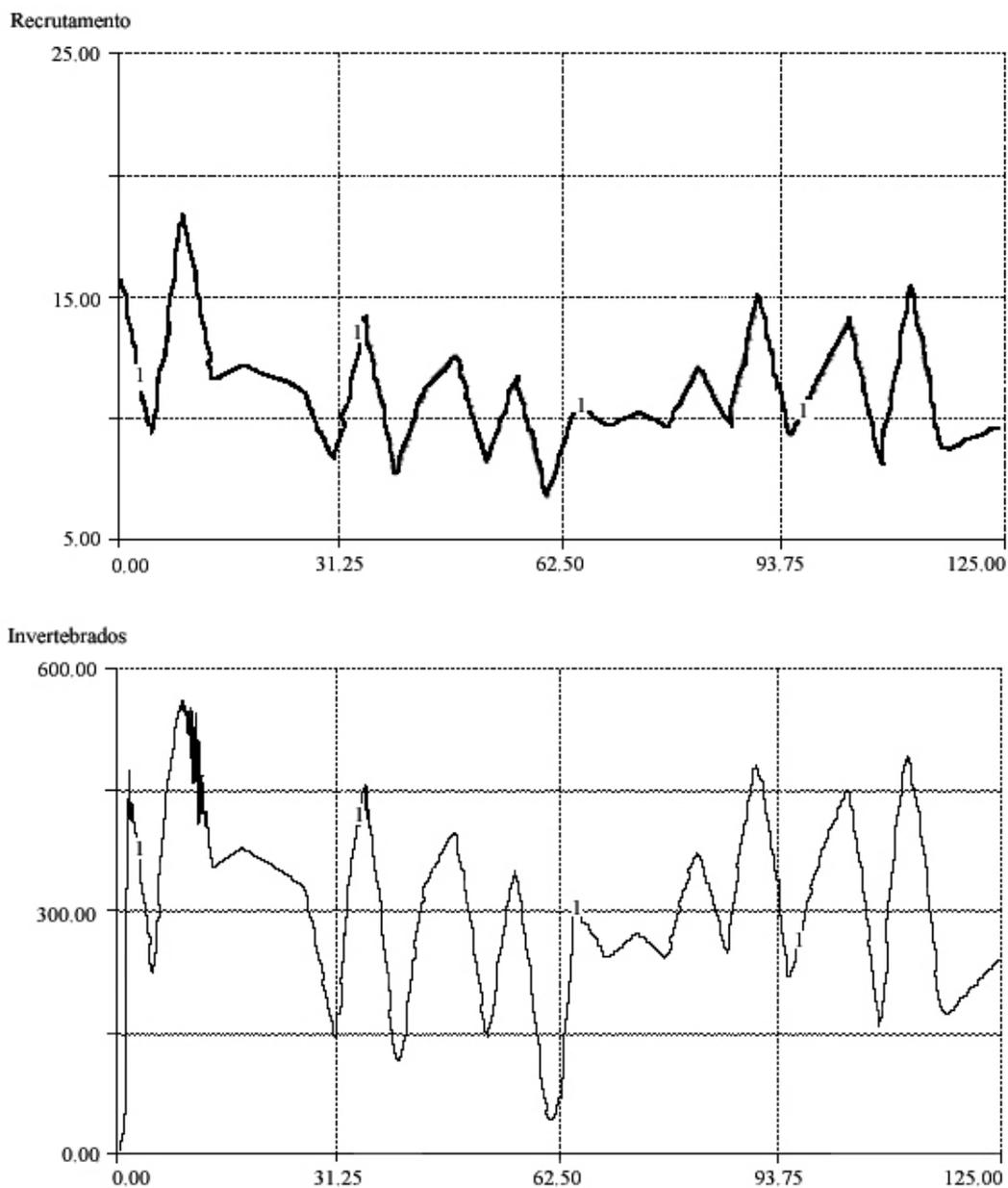


Figura 3 – Abundância de adultos simulada como função do recrutamento pela equação (2) onde $K = 900$, Condição Inicial de Invertebrados = 5 e Taxa de Mortalidade = 5 e Taxa de Extração = 2. O eixo x representa o tempo de simulação em dias e o eixo y a densidade

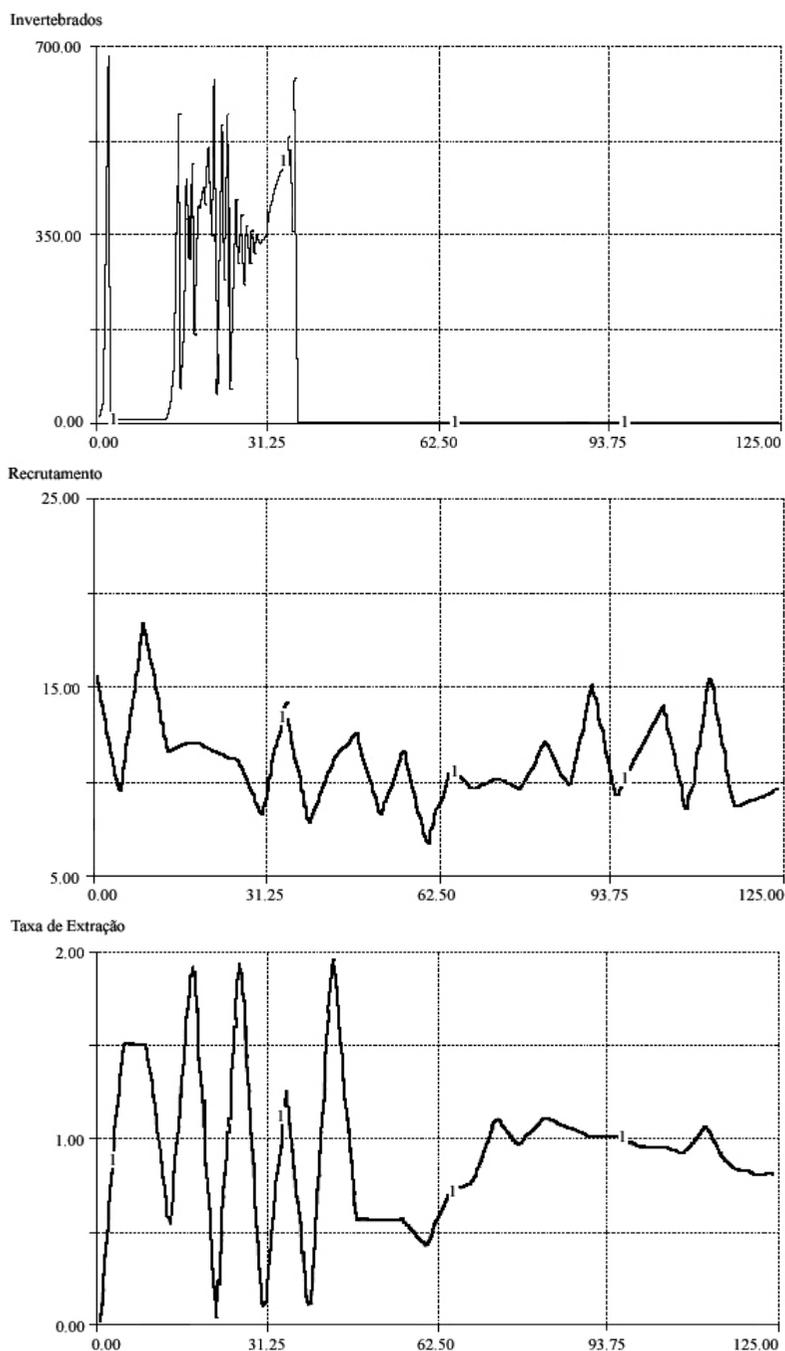


Figura 4 – Abundância de adultos simulada como função do recrutamento e extração pela equação (2) onde $K = 900$, Condição Inicial de Invertebrados = 5 e Taxa de Mortalidade = 5. O eixo x representa o tempo de simulação em dias e o eixo y a densidade.

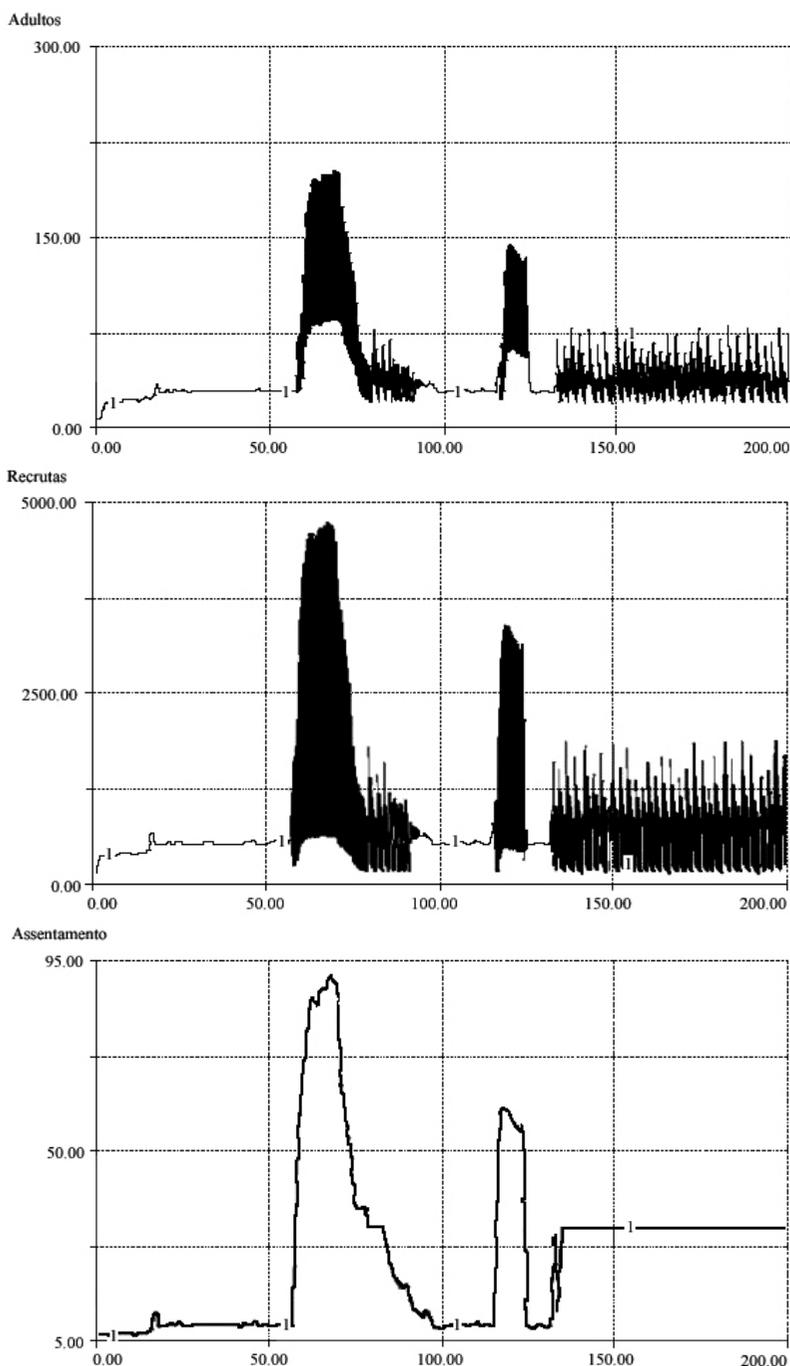


Figura 5 – Abundância de adultos simulada como função do assentamento pela equação (3) onde $K_r = 900$, Condição Inicial de Recrutas = 100, Taxa de Mortalidade de Recrutas = 2 e Taxa de Maturação = 1,5 . Nesta simulação a Condição Inicial de Adultos = 20 e Taxa de Mortalidade de Adultos = 2,8. O eixo x representa o tempo de simulação em dias e o eixo y a densidade.

Tabela 1 – Resultados da análise de sensibilidade da simulação-padrão de um parâmetro por vez; os sinais positivos indicam um aumento na população de incrustantes e os negativos um decréscimo quando comparadas com a população inicial. Os sinais entre parênteses indicam que houve um aumento nos valores simulados da população (+), quando comparados com a simulação referencial, bem como uma diminuição geral nos valores simulados (-), ou ambos (+, -):

Parâmetros Valores Originais	+ 10%	-10%
K (1000)	9,9722 (+)	9,9705 (-)
Taxa de Mortalidade (5)	8,8855 (-)	90,6931 (+ -)
Condição Inicial (5)	0,0294 (+)	0,0277 (-)

Tabela 2 – Resultados da análise de sensibilidade da simulação com o sistema de equações 3 em porcentagem de mudança na simulação da densidade de adultos em relação à simulação original.

Parâmetros Valores Originais	+ 10 %	- 10%
Condição Inicial Recrutas (100)	0,0176	0,0195
Kr (900)	21,2675	19,9153
Mortalidade Recrutas (2)	49,0659	46,2326
Taxa de Maturação (1,5)	47,0357	36,5507
Condição Inicial Adultos (20)	0,0013	36,5529
Mortalidade Adultos (2,8)	13,5179	35,2560