

Heury Sousa Ferreira

**NO LIMIAR TÊNUE ENTRE A TEORIA
E A REALIDADE, SAZONALIDADE
E CAOS EM SISTEMAS PLANCTÔNICOS**

Orientador: Prof. Dr^o Paulo
De Marco Júnior

GOIÂNIA - GO
FEVEREIRO – 2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
EVOLUÇÃO

Heury Sousa Ferreira

NO LIMIAR TÊNUE ENTRE A TEORIA
E A REALIDADE, SAZONALIDADE
E CAOS EM SISTEMAS PLANCTÔNICOS

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Prof Drº Paulo De Marco Júnior.

GOIÂNIA - GO
JANEIRO – 2009

Heury Sousa Ferreira

**NO LIMIAR TÊNUE ENTRE A TEORIA
E A REALIDADE, SAZONALIDADE
E CAOS EM SISTEMAS PLANCTÔNICOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 27 de Fevereiro de 2009.

Drº José Alexandre Diniz Filho

Drº Daniel Brito

Drº Luis Maurício Bini (Suplente)

Drº Miguel Petrere Junior (Suplente)

Prof. Drº Paulo De Marco Júnior (Orientador)

“Decerto, todo empenho é para nos colocarmos fora do âmbito usual daquilo que chamam de estatística”.

Stephen Spender

“Observe dois fragmentos de espuma flutuando lado a lado ao pé de uma cascata; o que se pode supor sobre a proximidade em que estavam no alto? Nada. Onde começa o Caos, a ciência clássica para”.

James Gleick

AGRADECIMENTOS

São muitas as pessoas que contribuíram para a concretização deste trabalho e de mais esta etapa em minha vida acadêmica. Agradeço a meus pais, por todo o apoio indispensável até os dias atuais, em especial a minha mãe que sempre fez tudo o que esteve ao seu alcance para me ajudar nos momentos mais difíceis. Agradeço a meus amigos e colegas de laboratório João Nabout e Ludgero Galli, pela amizade descontração, conversas científicas e brigas ao longo destes dois anos. Aos colegas de turma Lara, Miriam, Manuela, Mary Joyce (professora), Jonathan, ao grande Ivan Borel (o rambo do curso de campo), aos colegas do curso de campo Leandro Juen, André, Climbiê, Ana Alice, Maria Adriana, Joana, Carina (esses testemunharam em primeira mão a quase extinção da espécie *Heuris caoticus* variedade *Potter*).

Agradeço ao amigo ecofisiologista pancada Rodrigo Azevedo (Super R), pela grande amizade e pelas intermináveis horas de discussão científica e sobre Fórmula 1. Ao grande amigo Rafael Nunes, poeta, historiador, compositor e grande amigo nos momentos bons e ruins. Ao meu amigo Márcio Romero, pela enorme força assim que cheguei em Goiânia, à Diná Prado, uma super mãe que esculpiu em azulejo a integral de menos infinito a mais infinito de $h(x)dx$, em frente à janela de minha kit-net. Ao meu amigo, também músico, Lourival Nascimento, pela amizade e pelo incentivo durante estes anos de vida acadêmica. Agradeço ainda a Caroline Nóbrega, pela vivência, brigas, pelo amor sincero e carinho, nos momentos mais difíceis e nos mais felizes, que me fizeram aprender e crescer enormemente como pessoa.

Agradeço ao matemático e amigo Nivaldo Muniz, por toda a paciência, lições e incentivo, não fosse ele, talvez eu não estivesse trabalhando com dinâmica caótica hoje (loucura é contagiosa) e por ter escrito um programa enorme em linguagem C pra mim. Ao professor Luiz Maurício Bini por todas as brigas de foice e broncas que me fizeram também crescer. Ao professor José Alexandre Diniz Filho, companheiro musical e um grande cientista com quem cresci bastante no convívio ao longo desses dois anos. Ao professor Rogério Pereira Bastos (que agora sabe inequivocamente quais são os dois principais pratos típicos do maranhão), primeiro por ter permitido minha inscrição no mestrado com duas simples frases: “esta ficha de inscrição não será homologada? Ei,

acho que este aluno aqui é do Paulo”, e depois pela bolsa que me conseguiu através da empresa Anglo América nas fases iniciais do mestrado onde tudo parecia escuridão em meu caminho.

Agradeço ao meu grande tutor, meu capitão, professor Paulo De Marco Júnior, pelo convívio como pai, amigo e mestre sem igual, pelo respeito que sempre teve por mim, por acreditar em meu potencial sempre, pessoa sem a qual eu provavelmente teria desistido da ecologia pra fazer física e ainda muito provavelmente odiaria filosoficamente estatística até hoje.

Por fim agradeço à FAPEMA, Fundo de Amparo à Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico do Estado do Maranhão, que financiou meus estudos durante a maior parte do meu mestrado.

RESUMO GERAL

A teoria do caos fornece uma abordagem alternativa à dinâmica estocástica quando se trata da modelagem de sistemas de comportamento irregular e imprevisível, já que consiste fundamentalmente no estudo de comportamento imprevisível gerado por equações determinísticas. O plâncton constitui um grupo de organismos modelo para investigações teóricas e experimentais em dinâmica caótica, por fatores como pequeno tamanho, alta taxa reprodutiva e curto ciclo de vida, além de afetar questões de interesse público. O presente trabalho consiste na investigação dos aspectos dinâmicos de um modelo Nutrientes-Fitoplâncton-Zooplâncton construído a partir da adição de um nível trófico a um sistema de equações Nutrientes-Fitoplâncton, proposto por Huppert *et al.* (2005), que apresenta comportamento caótico, tendo por parâmetro controle a intensidade de sazonalidade. Investigamos o efeito do zooplâncton sobre a estabilidade do sistema, bem como a possibilidade de controle do caos através de pulsos específicos na intensidade da sazonalidade. Nossos resultados indicam que tanto sazonalidade marcante quanto fraca sazonalidade tendem a favorecer flutuações cíclicas de populações fitoplanctônicas, sendo a amplitude dos ciclos maior para sistemas planctônicos que sofrem a ação de forte sazonalidade. Entre estes dois extremos, fraca e forte sazonalidade, existe comportamento caótico. A mortalidade do zooplâncton desempenha papel fundamental na dinâmica do modelo, sendo que, para intensidades de sazonalidade que favorecem caos, comportamento caótico pode ser suprimido para valores específicos de mortalidade do zooplâncton. Isto sugere que ignorar efeitos de controle *top-down* na construção de modelos teóricos que visam entender ou elucidar mecanismos que influem sobre dinâmica fitoplanctônica (da qual *blooms* algais são apenas uma consequência), pode implicar em simplificações demasiadas e perda considerável de compreensão conceitual. Pulsos periódicos na sazonalidade podem controlar caos para regiões de sazonalidade moderada, e promover caos para regiões de fraca e forte sazonalidade. Tais pulsos são indicativos teóricos de como possíveis mudanças climáticas, atuando sobre uma variável sazonal, poderiam afetar a dinâmica de sistemas planctônicos.

ABSTRACT

The Chaos Theory is an alternative tool to stochastic dynamic modeling when target biological systems show irregular and no predictive behavior. The plankton is a model group of organisms to theoretical and experimental investigations in chaotic dynamics due to its intrinsic biological characteristics as small size, high reproductive rate and short life cycle, with the additional advantage of its public interest related to practical problems. In this work we investigated the dynamical aspects of a Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton seasonal forced model, created by means of the addition of the Zooplankton level on a Nutrient-Phytoplankton seasonal forced model that show chaotic behavior, proposed by Huppert *et al.* (2005). An important outcome of the Huppert's model is that the intensity of the seasonal forcing is the control parameter of the system. We investigated the zooplankton effect on the stability of the model, and the chaos control by means of pulses in the intensity of the seasonal forcing. Our results show that strong and weak seasonal forcing implicates in cyclical fluctuations of phytoplankton populations, and those cycles had higher amplitude in strong seasonal forcing. Between those two extremes, there is chaos. The zooplankton mortality is a fundamental component of the behavior of the model. In fact, despite of seasonal forcing values that can promote chaotic behavior, the model can show cyclic behavior to some values of mortality rates. This suggests that absence of top-down control in the models built to understand phytoplanktonic dynamics (blooms are only a consequence of this), result in an over-simplification and lack of conceptual comprehension of the system. Our results show that periodic pulses can be able to control the chaos on moderate seasonal forcing, and to promote chaos to weak and strong seasonal effects. The pulses are theoretical indicatives of how climatic changes influences a seasonal variable can to affect the dynamics aspects of planktonic systems.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	V
RESUMO GERAL	VII
ABSTRACT	VIII
SUMÁRIO	IX
1. INTRODUÇÃO	10
1.1 TEORIA DO CAOS.....	10
1.2 IMPREVISIBILIDADE DE SISTEMAS CAÓTICOS.....	12
1.5 SISTEMAS CAÓTICOS SÃO CONTROLÁVEIS.....	13
1.6 UM ORGANISMO PLATÔNICO + DUAS LETRAS = DINÂMICA CAÓTICA	16
1.7 SAZONALIDADE E CAOS	17
2. OBJETIVOS E HIPÓTESES	18
3. METODOLOGIA	19
3.1 DIAGRAMAS DE BIFURCAÇÃO	19
3.2 QUANTIFICANDO O CAOS	19
3.3 LINGUAGENS DE PROGRAMAÇÃO E ROTINAS COMPUTACIONAIS.....	23
4. RESULTADOS	24
4.1 CONSTRUINDO O MODELO.....	24
4.2 DOMÍNIO DO MODELO	26
4.3 INTENSIDADE DE SAZONALIDADE E CAOS.....	26
4.4 PERTURBANDO A PERTURBAÇÃO E CONTROLANDO CAOS	28
4.5 MORTALIDADE DO ZOOPLÂNCTON E ESTABILIDADE DO MODELO	38
5. DISCUSSÃO	40
5.1 SISTEMAS TRI-TRÓFICOS, CONTROLE TOP-DOWN E COMPORTAMENTO COMPLEXO .	40
5.2 SAZONALIDADE E PERTURBAÇÃO EM SISTEMAS TRÓFICOS	41
5.3 MUDANÇAS CLIMÁTICAS QUE PERTURBAM PERIODICAMENTE A PERTURBAÇÃO ...	42
6. CONCLUSÃO	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45

1. INTRODUÇÃO

1.1 Teoria do Caos

A Teoria do Caos é um ramo avançado da matemática moderna, que se ocupa do estudo de sistemas não lineares determinísticos que apresentam comportamento aparentemente aleatório. Os primeiros lampejos intelectuais que culminaram no desenvolvimento da teoria do caos remontam ao século XIX. Físicos e matemáticos como Henri Poincaré, James Clarck Maxweel e Aleksandr Lyapunov figuram entre os pioneiros nos estudos de sistemas dinâmicos caóticos (Willians 1997). Com o desenvolvimento de programas computacionais a partir da década de 60 os estudos de dinâmica caótica tiveram grande avanço. Já em 1963 um artigo intitulado “*Deterministic nonperiodic flow*” de Edward Lorenz, então meteorologista do Instituto Massachussets de tecnologia, provocou uma onda de crescente interesse e desenvolvimento no estudo de dinâmica caótica que se estende até os dias atuais (El-Gohary & Sarhan 2006). É de Lorentz o vulgo “Efeito Borboleta” que representa uma propriedade matemática, denominada sensibilidade às condições iniciais, que define sistemas caóticos.

Nos dias atuais são inúmeros os artigos científicos que se dedicam a questões relacionadas à dinâmica caótica. Os conceitos e princípios subjacentes ao caos se aplicam a áreas de estudo como turbulência dos fluidos, mecânica quântica, economia, neurologia, cardiologia e ecologia (Andrievskii & Fradkov 2003). Em ecologia a teoria do caos permite abordar questões referentes à dinâmica de populações e comunidades de uma nova perspectiva, na qual características como imprevisibilidade e complexidade se devem a não linearidades inerentes aos componentes do próprio sistema, e não a processos estocásticos atuando sobre o mesmo (Clodong & Blasius 2004; Suarez 1999) Desde o clássico artigo do biólogo Robert May em 1976, explorando a dinâmica do mapa logístico, são milhares os trabalhos em ecologia voltados para o paradigma da dinâmica caótica (Boudjema & Chau 1996; Rinaldi *et al.* 2001; Zhou *et al.* 1997).

Caos é um fenômeno cuja evolução temporal se processa de maneira aparentemente aleatória, porém, regida por uma lei determinística (Bascompte *et al.* 1995; Hastings *et al.* 1993; Kinsner 2006; Ellner & Turchin 2005). De uma perspectiva

mais formal um mapa f em um espaço métrico X é dito ser caótico em um conjunto invariante Y , ou exibir caos em Y , desde que:

- i) f seja topologicamente transitivo em Y ;
- ii) f apresente sensibilidade às condições iniciais (Robinson 1998).

Espaço métrico é um conjunto onde se podem definir distâncias entre pontos, também chamadas métricas. Um conjunto é dito invariante se órbitas que iniciam nele permanecem nele. O que seriam órbitas? Para uma função f contínua e que admite inversa a órbita de um ponto a é o conjunto $\mathcal{O}(a) = \{f^k(a) : -\infty < k < +\infty\}$, onde f^k representa a k -ésima iteração da função f . Iteração (do latim *iteratione*, repetir) nada mais é que a aplicação recursiva de uma regra (neste caso a função f , chamada também de mapa), consistindo basicamente na utilização de resultados anteriores como dados de entrada para obtenção de novos resultados. Um exemplo simples de iteração é conseguido quando digitamos um número em uma calculadora de bolso e pressionamos repetidamente o botão raiz quadrada (o mapa é a expressão raiz quadrada, e o ponto a é o valor digitado antes de pressionamos o botão pela primeira vez), cada vez que o botão raiz quadrada é pressionado têm-se uma iteração.

Um mapa f em um espaço métrico X é dito topologicamente transitivo se, dados dois conjuntos abertos quaisquer, U e V em X , existe $k \in \mathbf{N}$ tal que $f^k(U) \cap V \neq \emptyset$, onde f^k representa a k -ésima iteração do mapa.

Por fim, seja $d(x,y)$ a distância entre dois pontos x e y , um mapa f em um espaço métrico X possui sensibilidade às condições iniciais se existe um número $\delta > 0$ tal que, para todo $x \in X$ e todo $\varepsilon > 0$ existe $y \in X$ com $d(x,y) < \varepsilon$, e existe um n tal que $d(f^n(x), f^n(y)) > \delta$.

Às características citadas acima, alguns autores acrescentam ainda uma terceira condição:

- iii) f possui pontos periódicos densos em Y .

Assim as três características citadas, transitividade, sensibilidade às condições iniciais e pontos periódicos densos, são suficientes para que um sistema seja denominado de caótico. A primeira dessas características refere-se à unicidade de um sistema caótico, isto é, um mapa topologicamente transitivo não pode ser decomposto em partes menores independentes não triviais. A segunda característica representa o

aspecto imprevisibilidade, pois a evolução de estados iniciais arbitrariamente próximos culmina em resultados que divergem exponencialmente com o tempo. Por fim, a terceira característica confere a um sistema caótico certa regularidade.

Tanto mapas, que são fundamentalmente sistemas discretos, quanto grupos de equações diferenciais que definem fluxos (trajetórias do sistema cuja dinâmica é especificada pelas equações diferenciais) podem apresentar comportamento caótico. Mesmo mapas unidimensionais podem ter dinâmica caótica, já para equações diferenciais, somente sistemas de equações com no mínimo três dimensões podem demonstrar comportamento caótico (Kinsner 2006).

A teoria do caos pode ser pensada como uma abordagem teórica complementar ou alternativa a teoria das probabilidades, no tocante à modelagem e entendimento de sistemas cujas séries temporais sugiram comportamento aparentemente aleatório (Casdagli 1991; Gamarra & Solé 2000). Intuitivamente somos levados a pensar que processos naturais complexos devam ser modelados por equações matemáticas complicadas, e que equações algebricamente simples devam se comportar de maneira relativamente simples, e, portanto, não seriam acuradas para se modelar fenômenos naturais complexos. O paradigma do caos nos ensina que mesmo sistemas representados por expressões algébricas simples podem apresentar comportamento complexo (Schaffer 1985; May 1976)

Outra definição de caos é obtida quando se atribui sensibilidade às condições iniciais como condição suficiente para caracterizar um sistema como caótico (Hastings *et al.* 1993). Em tal contexto alguns sistemas estocásticos também podem ser denominados de caóticos, os defensores de tal definição argumentam que isto alarga o horizonte de possibilidades teóricas e supera alguns entraves oriundos do antigo debate conceitual e filosófico de modelos determinísticos versus estocásticos (Dennis *et al.* 2003; Ellner & Turchin 2005; Hastings *et al.* 1993; Casdagli 1991).

1.2 Imprevisibilidade de sistemas caóticos

Sistemas caóticos são por definição sistemas dissipativos, isto é, sistema nos quais ocorre perda de energia e aumento da entropia local com o passar do tempo. A assertiva de aumento de entropia com o tempo implica em produção de informação, assim o horizonte de previsibilidade se estreita à medida que o tempo passa, devido ao aumento da ignorância do observador (Kinsner 2006). A imprevisibilidade devida à

falta de informação a despeito das condições iniciais é completamente distinta daquela peculiar a sistemas estocásticos. Nestes últimos, falta de poder preditivo é uma propriedade oriunda da natureza probabilística do sistema, assim sistemas estocásticos são imprevisíveis tanto a curto quanto a longo prazo, enquanto sistemas caóticos são previsíveis a curto prazo.

A teoria do caos e a mecânica quântica nos ensinam que nosso poder de previsibilidade está bem aquém do que sonhavam os mecanicistas laplacianos. A mecânica quântica nos mostrou que a nível microscópico tudo o que se pode fazer é associar-se probabilidades às possíveis trajetórias das partículas elementares. Tal aspecto probabilístico da teoria desagradava profundamente ao físico Albert Einstein, que acreditava ser a mecânica quântica uma explicação provisória, que seria suplantada por uma outra teoria na qual “Deus não jogaria dados” (Hawking 2001; Pais 1982). Talvez Einstein imaginasse uma teoria na qual as equações fossem isentas de elementos probabilísticos e que, de alguma maneira, as equações da teoria quântica figurassem como casos particulares dessa teoria mais geral.

Esse sentimento de Einstein talvez possa ser interpretado como uma esperança de que a natureza esteja imersa em uma realidade determinística e, portanto, previsível. Determinística e, portanto, previsível, eis a questão. Com o advento da teoria do caos até mesmo esta última esperança encontram-se abalada (Wapenaar & Snieder 2007), pois ela nos mostrou que mesmo sistemas regidos por equações determinísticas são imprevisíveis.

1.5 Sistemas caóticos são controláveis

Um aspecto interessante dos sistemas caóticos é que, apesar de imprevisíveis, eles são controláveis. A idéia básica é que sistemas caóticos podem ser perturbados de modo específico a se obter um estado estável do sistema (Jiang *et al.* 2006; Zhang *et al.* 2007). Há um número infinito de órbitas periódicas instáveis entrelaçadas no espaço de fases que representa um sistema caótico, devido à propriedade de sensibilidade às condições iniciais pequenas perturbações podem manter o sistema em uma dessas órbitas periódicas, fazendo então com que o sistema comporte-se como se fosse periódico, controlando-se assim o caos do sistema (Ott *et al.* 1989).

Os métodos de estabilização se dividem basicamente em dois grandes grupos: métodos de perturbações internas ou paramétricos (afeta-se parâmetros do sistema) e

métodos de perturbações externas (afeta-se o sistema como um todo) (Sole *et al.* 1999; Matías & Güemez 1994; Gomes *et al.* 2008). Como exemplo de método de perturbação interna pode-se citar o método OGY (que recebe este nome em auto-homenagem a seus descobridores, Ott, Grebogi e York) (Ott *et al.* 1989), esse método requer um conhecimento prévio da trajetória do sistema a ser estabilizado, o que implica na necessidade de obtenção de séries temporais muito longas, às vezes difíceis de se obter na prática.

Um protocolo mais plausível envolve a perturbação periódica de algum parâmetro controle do sistema, como por exemplo, a taxa de crescimento populacional. Tomemos novamente o modelo logístico como exemplo: $X_{n+1}=rX_n(1-X_n)$. Para $r>3.56$ têm-se comportamento caótico, já para valores de $r<3.56$ tem-se ciclos. Uma maneira bastante intuitiva de se controlar caos nesse caso é por meio de aplicações de pequenas perturbações periódicas sobre o parâmetro controle r , de modo que ele assuma valores menores que 3.56.

Assim,

$$X_{n+1}=f_r(X_n)$$

$$X_{n+p}=f_{\mu}(X_{n-(p-1)}), \quad (1.8)$$

onde f representa a função quadrática de parâmetro controle r que define o mapa logístico, p representa o período de perturbação e $\mu=rk$, sendo k a intensidade da perturbação. Devido à propriedade de sensibilidade às condições iniciais pequenas perturbações já são suficientes para promover a estabilidade do sistema; os valores de periodicidade p e intensidade k dos pulsos determinarão se o estado final alcançado será estável ou caótico (Figura 1.1).

Como exemplo de método de perturbação externa pode-se citar o método GM (outra auto-homenagem, desta vez a Güemez e Matías) (Matías & Güemez 1994). No método GM procede-se por meio de perturbações periódicas do sistema que são proporcionais ao presente estado do sistema. Tomemos novamente a equação logística como exemplo. Aplicando-se o método GM teremos:

$$X_{n+1}=f_r(X_n)$$

$$X_{n+p} = f_r(X_{n-(p-1)})(1+\psi) \quad (1.9)$$

onde p é período de perturbação e ψ representa a intensidade da perturbação. Repare que o parâmetro controle r é mantido constante e a perturbação ocorre no sistema como um todo. Ecologicamente pode-se pensar $\psi > 0$ como imigração e $\psi < 0$ como emigração sazonal dependente de densidade, para o caso de indivíduos de distribuição agrupada ou territorial respectivamente (Sole *et al.* 1999).

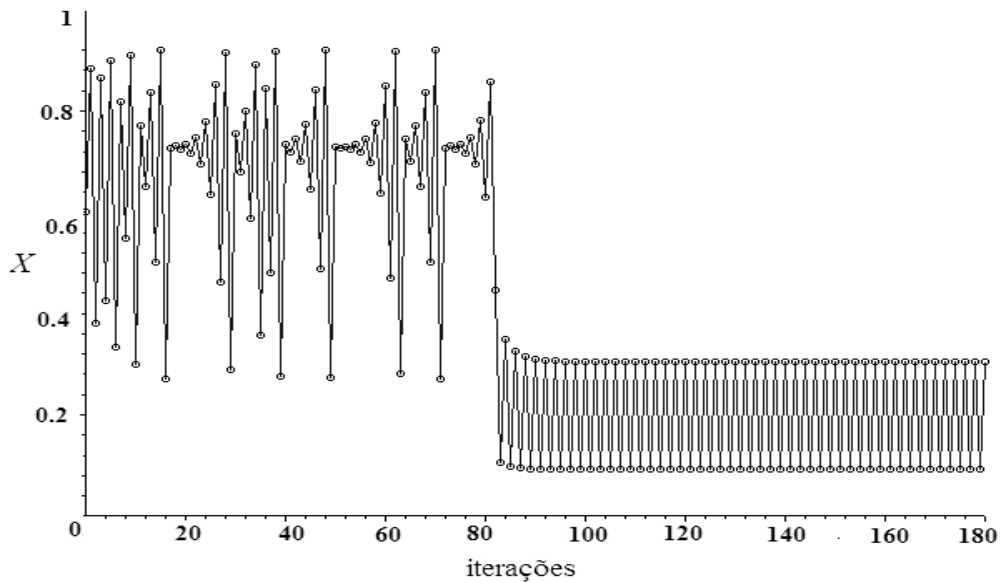


Figura 1.1 Comportamento cíclico obtido a partir da aplicação do método de perturbação periódica sobre o mapa logístico $X_{n+1} = rX_n(1-X_n)$, após 80 iterações sob regime caótico; $r_c = 3.57$, perturbação $k = 0.117$ e período $p = 2$.

Com o advento da Teoria do Controle do Caos, flutuações caóticas passaram a ser consideradas como desejáveis se o intuito final é obter estabilidade (Andrievskii & Fradkov 2003). De fato, Desharnais *et al.* (2001) conseguiram efetuar controle do caos em populações do besouro de farinha *Tribolium castaneum* sob condições específicas de laboratório, causando pequenas perturbações no número de adultos. Esta idéia de controle de caos em populações biológicas pode ser expandida para fins práticos, um exemplo a ser pensado seria com pragas de lavoura. Se essas se comportarem de maneira caótica, há a possibilidade teórica de controlar tais populações com perturbações pequenas e específicas, em parâmetros populacionais, talvez uma abordagem assim seja até mesmo economicamente mais vantajosa que os atuais métodos por meio de inseticidas (Suarez 1999).

1.6 Um Organismo platônico + duas letras = dinâmica caótica

Que grupos de organismos poderiam ser pensados como bons modelos para estudos em dinâmica caótica? Pensar-se em dinâmica caótica para populações de elefantes pode até ser plausível numa escala de tempo bastante longa, mas, tal escala de tempo é muito superior à vida de qualquer pesquisador (o leitor crítico pode argumentar que há bons pesquisadores que vivem mais de 80 anos e elefantes que não vivem mais que 18, ainda assim as coisas são bastante complicadas, isto porque series temporais curtas tornam mais difíceis a aplicação de métodos que distingam caos de ruído em séries temporais (Hastings *et al.* 1993; Scheffer *et al.* 2003).

O grupo de organismos platônicos para se estudar dinâmica caótica seria um grupo com ciclo de vida muito curto, alta taxa reprodutiva intrínseca, com populações que oscilassem de tal modo que ocorressem picos de abundância que chamassem a atenção de todos (de vendedores de sorvete até autoridades políticas), que tivesse ampla distribuição mundial (assim dados de campo de ambientes distintos poderiam ser comparados) e para o qual a diversidade de espécies num mesmo habitat fosse alta o bastante para se procurar de maneira mais clara por mecanismos bióticos como competição interespecífica influenciando sobre sua dinâmica. Bem, tal grupo platônico existe, acrescentemos duas letras ao nome platônico, um *n* de numeroso e um *c* de caótico após o *a* de abundante, temos então o termo *planctônico*. De fato, o tempo típico de uma geração de algas planctônicas é milhares de vezes mais curto que o de plantas terrestres ou elefantes, um verão em dinâmica planctônica é comparável a muitos séculos de sucessão terrestre (Rothhaupt 2000; Scheffer *et al.* 2003).

Esses organismos platônicos, ou melhor, planctônicos, a muito chamam atenção dos ecólogos pela sua alta diversidade em lagos e oceanos apesar de utilizarem basicamente os mesmos recursos essenciais: luz e nutrientes. Hutchinson (1961) denominou de paradoxo do plâncton essa aparente contradição entre o principio de exclusão competitiva e a enorme diversidade planctônica observada na natureza. Estudos recentes demonstram que dinâmica caótica parece ser a solução para o paradoxo do plâncton O principio de exclusão competitiva só faz sentido se o sistema tende a um estado assintótico de equilíbrio no qual uma espécie exclui a outra. A idéia básica para a solução do paradoxo é que flutuações aparentemente erráticas devido a aspectos não lineares da própria comunidade impedem o sistema de alcançar este estado

de equilíbrio, mantendo assim a alta diversidade dos sistemas planctônicos (Scheffer *et al.* 2003; Huisman & Wessing 1999).

O aspecto dos organismos planctônicos que chama a atenção de vendedores de sorvete a autoridades políticas, é o fenômeno de floração ou *blooms* algais; há centenas de casos mundiais de intoxicação e mesmo morte que se devem à ingestão de hepato e neurotoxinas liberadas por organismos fitoplanctônicos durante o processo de floração (Figueiredo *et al.* 2004; Codd 2000; Lagos *et al.* 1999). Esses problemas de ordem prática e teórica relacionados à dinâmica planctônica e a *blooms* algais levaram muitos pesquisadores a buscar, através da modelagem matemática e calibração de modelos, uma compreensão conceitual mais clara da dinâmica inerente a tais fenômenos (Hense & Bechman 2006; Mcgillicuddy *et al.* 1995). Huppert *et al.* (2005) demonstraram que, teoricamente, é possível que *blooms* algais sejam fenômenos que apresentam dinâmica de flutuações periódicas mas, com intensidade caótica.

De fato são muitos os modelos matemáticos planctônicos que denotam comportamento caótico, apesar disto, e apesar do fato de o plâncton ser um grupo de organismos promissor para estudos experimentais de dinâmica caótica, até o momento o único trabalho existente com o intuito de se investigar caos experimentalmente em comunidades planctônicas é um estudo recente desenvolvido por Bennica *et al.* (2008). Nesse trabalho foram analisadas séries temporais obtidas de um ecossistema planctônico coletado no mar báltico e cultivado em laboratório sob condições ambientais constantes durante seis anos. O referido ecossistema planctônico consiste num *mesocosmos* composto por uma complexa cadeia alimentar, incluindo bactérias, várias espécies de fitoplâncton, espécies herbívoras e predadoras de zooplâncton e também organismos detritívoros. Os resultados encontrados mostram inequivocamente que existe dinâmica caótica para vários componentes da comunidade planctônica estudada, mesmo sob condições ambientais constantes ocorrem marcantes flutuações para os diversos grupos estudados.

1.7 Sazonalidade e caos

Diretamente relacionado ao fenômeno de surgimento de caos em sistemas ecológicos está o aspecto sazonalidade. Mudanças sazonais têm um papel fundamental na dinâmica de ecossistemas, comunidades e populações biológicas. A magnitude das variações sazonais é fator determinante na estruturação dessas dinâmicas. Trabalhos recentes apontam sazonalidade como o fator responsável por surgimento de dinâmica

caótica em modelos tróficos (Gakkhar & Naji 2003; Mandal *et al.* 2006). Se sazonalidade parece ser fator condicionante da dinâmica de sistemas tróficos, é razoável supor que a intensidade de sazonalidade seja algo fundamental para o comportamento de tais sistemas. De fato, Huppert *et al.* (2005) demonstraram que intensidade de sazonalidade é o parâmetro controle para ocorrência de dinâmica caótica em um modelo genérico para *blooms* algais. Upadhyay e Iyengar (2005) demonstraram que em modelos di e tri-tróficos a incorporação do aspecto sazonalidade altera de maneira considerável a complexidade de comportamento apresentado pelo sistema, incluindo-se o surgimento de comportamento caótico.

Portanto, uma possibilidade teórica interessante é a de que, em modelos tróficos nos quais intensidade de sazonalidade seja o parâmetro determinante de dinâmica caótica, perturbações adequadas em tal parâmetro possam promover estabilidade. De fato, há alguns autores que especulam sobre a possibilidade de que pulsos de perturbação na sazonalidade funcionem como mecanismos naturais de estabilização (Sole *et al.* 1999). Fenômenos como geadas, entradas de massa de ar quente, ou mesmo alterações climáticas sistemáticas como el niño e la niña poderiam ser pensados como pulsos na sazonalidade.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESES

Embora seja difícil quantificar com precisão as condições reais sob as quais um sistema trófico pode apresentar comportamento caótico, uma noção qualitativa de tais condições é algo perfeitamente viável. O objetivo desse trabalho é apresentar um modelo planctônico tri-trófico, a partir da introdução de um nível trófico a um sistema sazonal Nutrientes-Fitoplâncton proposto por Huppert *et al.* (2005) em busca de respostas às seguintes questões:

- i) Qual o efeito do componente zooplâncton sobre a estabilidade do modelo?
- ii) Qual a intensidade e frequência de pulsos na intensidade da sazonalidade que podem promover estabilidade ao sistema?

As hipóteses a serem testadas com base nas perguntas anteriores são:

- i) O efeito de controle top-down pode promover estabilidade no modelo para valores de intensidade de sazonalidade para os quais o modelo seria caótico na ausência de zooplâncton;

- ii) Pulsos de período e duração específicos na intensidade da sazonalidade podem controlar caos no modelo, é possível que alguns destes pulsos representem expressões em pequena escala temporal de fenômenos de alteração climática que afetem o regime de uma variável sazonal.

3. METODOLOGIA

Os dois tópicos seguintes elucidam a obtenção de dois conjuntos de resultados-chaves para entendimento do trabalho, são eles os Diagramas de Bifurcação e os Expoentes de Lyapunov, por fim, o último tópico trata resumidamente dos aspectos computacionais envolvidos na obtenção dos resultados do presente trabalho.

3.1 Diagramas de Bifurcação

Bifurcação é o nome que se dá à perda de estabilidade estrutural de um sistema, o que implica numa mudança drástica no seu comportamento (Ferrara & Prado 1994). De maneira geral, há sempre um parâmetro que rege a dinâmica do sistema em estudo (às vezes existem vários parâmetros regendo a dinâmica de um sistema, em tais casos, é boa prática concentrar-se em um parâmetro por vez), tal parâmetro é denominado parâmetro controle. Há valores do parâmetro controle para os quais o sistema é estável e valores para os quais o sistema é caótico, bem como, valores nos quais ocorre a transição de comportamento, denominados pontos de bifurcação.

Para se ter uma idéia global da dinâmica de um sistema faz-se uso de um gráfico que contenha no eixo x os valores do parâmetro controle e no eixo y os estados que o sistema adquire após um tempo longo de desenvolvimento (estados assintóticos). Tal gráfico denomina-se Diagrama de Bifurcação, e é um objeto de dimensão fracionária ou fractal (Figura 1.2). Para mapas ou fluxos multidimensionais é boa prática utilizar apenas os máximos locais *versus* o parâmetro controle na construção do diagrama de bifurcação.

3.2 Quantificando o caos

Provido de um conceito cientificamente preciso o caos pode ser mensurado. A principal métrica utilizada para tal fim denomina-se expoente de Lyapunov, e consiste basicamente numa medida da divergência exponencial de duas condições iniciais

arbitrariamente próximas. Os expoentes de Lyapunov podem assim ser pensados como uma quantificação do efeito borboleta. Expoentes de Lyapunov positivos indicam comportamento caótico, expoentes negativos ou nulos representam estabilidade (ciclos limite ou foco estável).

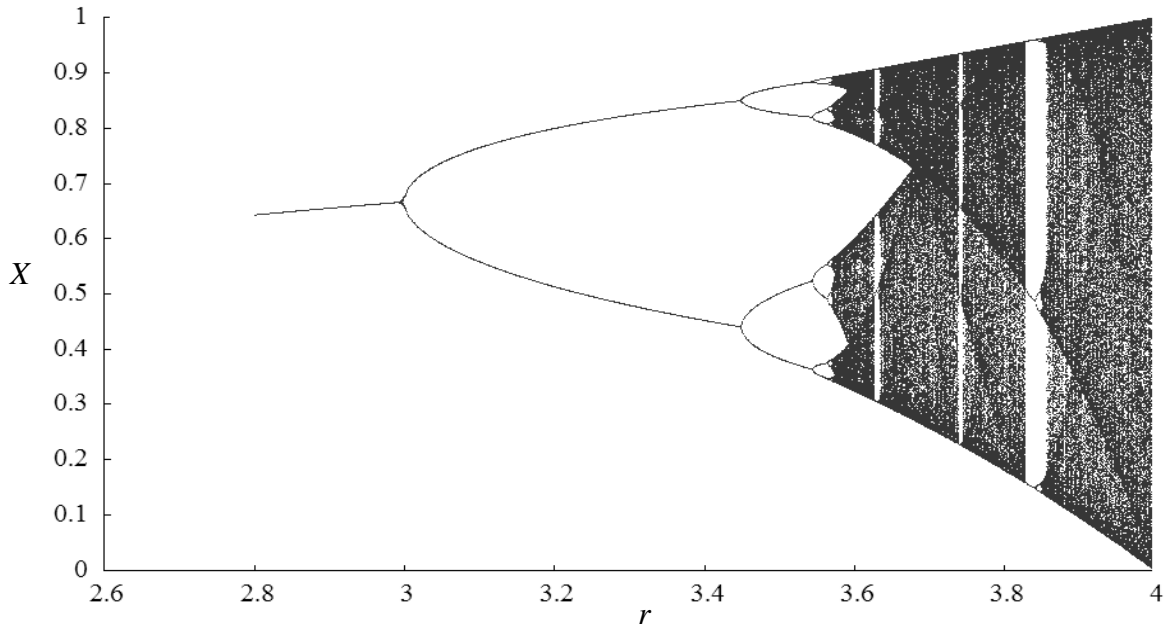


Figura 1.2. Exemplo clássico de um Diagrama de bifurcação. Estados assintóticos contra o parâmetro controle r , após 1000 iterações do mapa logístico, regido pela equação $X_{n+1}=rX_n(1-X_n)$.

Formalizemos então a definição de Expoentes de Lyapunov. Seja um sistema dinâmico representado por um mapa $f(x)$. Admitamos x_1 e x_2 como dois valores arbitrariamente próximos da variável x . Consideremos $\Delta x = x_2 - x_1$ a distância inicial entre estes dois valores. Assim $f(x_1 + \Delta x) = f(x_2)$, e a distância inicial entre os dois estados do sistema (em x_1 e x_2) é dada por $f(x_1 + \Delta x) - f(x_1)$. Chamemos esta distância inicial de δ . Assim,

$$\delta = f(x_1 + \Delta x) - f(x_1) \quad (1.1)$$

Após uma iteração do mapa $f(x)$, pode-se expressar a nova distância das órbitas de x_1 e x_2 por $\delta^1 = \delta e^\lambda$, portanto após n iterações do mapa $f(x)$, a distância entre as duas órbitas será dada por

$$\delta^n = \delta e^{n\lambda} \quad (1.2)$$

isolando-se λ e substituindo (1.1) em (1.2) têm-se que

$$\lambda = \frac{1}{n} \ln \left| \frac{f^n(x_1 + \Delta x) - f^n(x_1)}{f(x_1 + \Delta x) - f(x_1)} \right| \quad (1.3)$$

onde f^n representa a n -ésima iteração do mapa $f(x)$ (Figura 1.1). Fazemos então a distância inicial tender a zero, buscamos com isso que as duas condições iniciais difiram por uma distância infinitesimal. Fazemos também o número de iterações tender ao infinito. Assim,

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{1}{n} \ln \left| \frac{f^n(x_1 + \Delta x) - f^n(x_1)}{f(x_1 + \Delta x) - f(x_1)} \right| \quad (1.4).$$

O valor de λ conforme dado em (1.4) representa o expoente de Lyapunov associado ao mapa $f(x)$, e significa a taxa de divergência exponencial das duas condições iniciais $f(x_1)$ e $f(x_2)$ (Figura 1.1). Pela regra da cadeia, a expressão (1.4) pode ainda ser representada por

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \prod_{i=1}^n \left| \frac{d_i(f(x))}{dx} \right| \quad (1.5)$$

onde $\frac{d_i(f(x))}{dx}$ representa a derivada da i -ésima iteração do mapa $f(x)$.

Uma visão geométrica do conceito de expoentes de Lyapunov é baseada na taxa de expansão dos eixos de uma hiper-esfera especificada sobre uma base ortonormal (base vetorial ortogonal e com vetores de comprimento unitário), que desenvolve-se segundo as especificações de um fluxo. Cada eixo representa uma dimensão do sistema, e o fluxo deforma o comprimento dos eixos alterando assim o volume da hiper-esfera com o passar do tempo (Figura 3.2). Seja $c_i(0)$ o comprimento do i -ésimo eixo de uma hiper-esfera num tempo inicial $t=0$, o expoente de Lyapunov associado com a deformação causada por um fluxo é dado por

$$\lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \frac{c_i(t)}{c_i(0)} \quad (1.7).$$

Às vezes, não interessa saber qual o expoente de Lyapunov de cada uma das dimensões do sistema, mas, isto sim, se o mesmo apresenta expoente positivo para ao menos uma delas. Vale lembrar que Expoente de Lyapunov positivo para ao menos uma dimensão já é condição suficiente para que um sistema seja classificado como caótico. Em uma dimensão de expoente positivo ocorre expansão e dimensões que possuem expoente negativo são dimensões nas quais ocorre contração ou dobras, em decorrência

disto dinâmica caótica pode ser vista como o resultado de expansão em ao menos uma dimensão e contração e dobras em outras (Hirsch *et al.* 2004; Stewart 1991).

A maneira usual de encontrar se há alguma dimensão com expoente positivo, e qual a taxa de expansão nesta direção, é seguindo-se uma condição próxima de uma trajetória de referência T_r , esta condição definirá uma trajetória que iremos chamar de T_1 . Essa trajetória T_1 deverá ser seguida por um intervalo fixo de tempo t_f , não demasiadamente longo, apenas o bastante para que o sistema ultrapasse o estado transiente (estado transiente é o estado que o sistema adquire nos instantes iniciais de desenvolvimento, e não reflete o verdadeiro comportamento do sistema que será distinto passado suficiente tempo). Computa-se o expoente de Lyapunov associado a essa trajetória T_1 . Esse primeiro expoente nos indica o quanto a trajetória T_1 divergiu de T_r durante o tempo t_f . Em seguida se estabelece uma nova condição inicial próxima a T_r , essa nova condição inicial definirá uma trajetória T_2 seguida novamente por um tempo t_f , assim, computa-se novamente o expoente de Lyapunov, agora para T_2 durante um tempo t_f e repete-se a operação para i próximas de T_r que configurarão i trajetórias (Figura 3.3). Assim, teremos um expoente de Lyapunov para cada trajetória i ; o expoente de Lyapunov do sistema será uma média dos expoentes calculados para cada uma das i trajetórias. Assim,

$$\lambda = \lim_{i \rightarrow \infty} \frac{1}{i} \sum_{j=1}^i \lambda_j \quad (1.6)$$

Para sistemas com mais de uma dimensão, a expressão descrita em (1.6) nos permite saber se há alguma dimensão para a qual o sistema se expande ($\lambda > 0$).

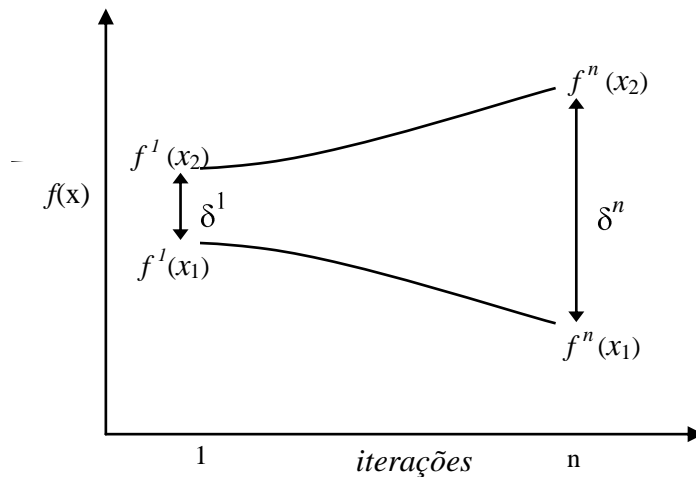


Figura 3.1. Divergência exponencial após n iterações de duas órbitas inicialmente próximas de um sistema especificado por um mapa $f(x)$. $f^n(x)$ representa a n -ésima iteração do mapa e δ^n representa a distância após n iterações.

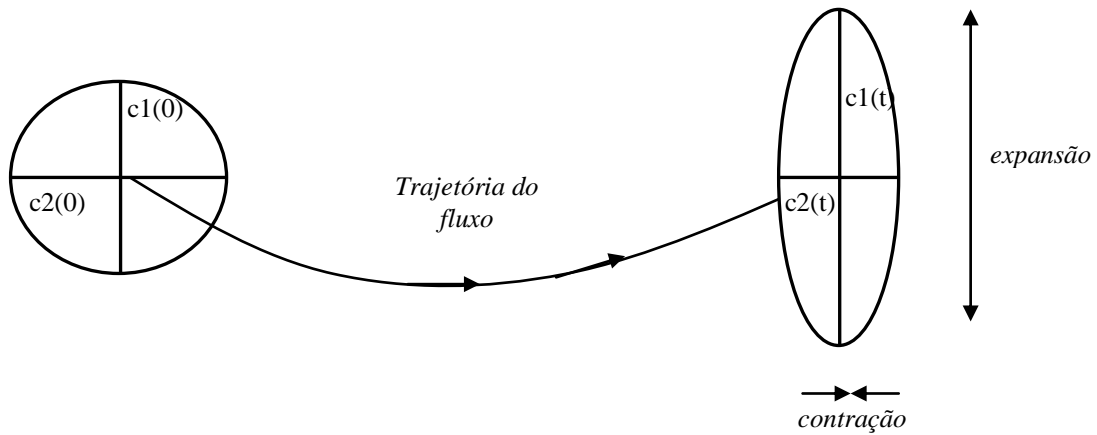


Figura 3.2. Deformação no tempo (t) do comprimento dos eixos (c_1 e c_2) de uma hipersfera por um fluxo.

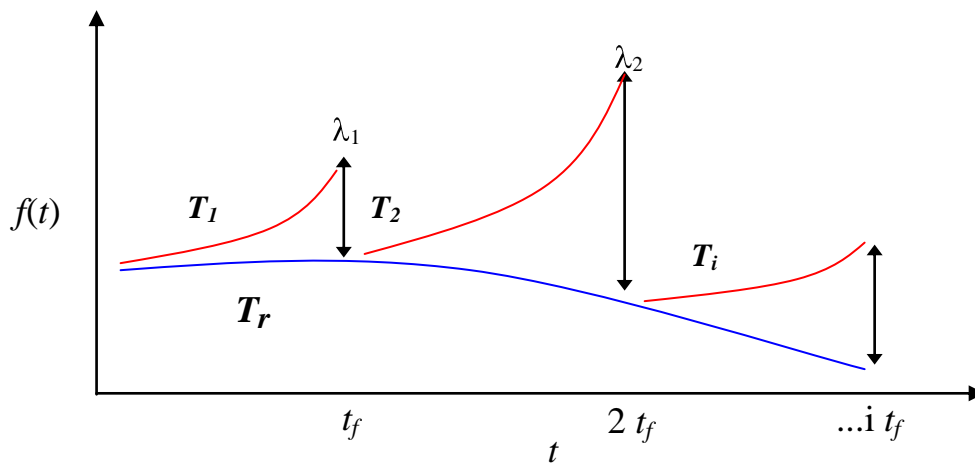


Figura 3.3. Estimativas do expoente de Lyapunov seguindo-se T_i trajetórias, oriundas de i condições iniciais estabelecidas a cada t_f unidades de tempo ao redor de uma trajetória de referência T_r (azul). O expoente de Lyapunov λ será uma média dos expoentes λ_i calculados para a divergência entre a trajetória de referência T_r e cada trajetória T_i .

3.3 Linguagens de programação e rotinas computacionais

Estabelecemos a proposta de um modelo regido por um sistema de equações diferenciais não lineares, com o intuito de capturar os aspectos ecológicos mais

relevantes de sistemas Nutrientes-Fitoplâncton-Zooplâncton. O modelo foi estudado através de métodos matemáticos específicos do estudo dos sistemas dinâmicos, tais como o método de integração numérica de Runge e Kutta para aproximar soluções de sistemas de equações diferenciais não lineares sem solução analítica, métodos de estimativas de expoentes de Lyapunov e o método de controle do caos por perturbações internas.

Através do uso das linguagens de programação C e MAPLE, foram geradas diversas rotinas computacionais para cada foco de investigação, e por fim, foram estabelecidas extensivas series de simulações para estudo do comportamento dinâmico do sistema frente a variações nas variáveis e parâmetros considerados.

4. RESULTADOS

4.1 Construindo o modelo

Huppert *et al.* (2005), apresentaram a seguinte proposta de modelo Nutrientes-Fitoplâncton, para dinâmica de *blooms* algais:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= I - \beta^+ NP - qN \\ \frac{dP}{dt} &= \beta^+ NP - P\end{aligned}\quad (4.1)$$

onde N representa a quantidade de nutrientes no corpo d'água, P representa fitoplâncton, I = entrada de nutrientes, q = precipitação de nutrientes, β é uma *step function* que representa sazonalidade, $\beta^+ = 1 + \delta$, para a estação favorável e $\beta^- = 1 - \delta$, na estação desfavorável, e δ é a intensidade do efeito. Todos os parâmetros referidos têm caráter adimensional. Embora simples, o modelo oferece uma coerência lógica e ecológica que pode ser pensada em termos de lagos ou mesmo ecossistemas marinhos. Para certos valores específicos dos parâmetros, o modelo apresenta comportamento caótico, bem como uma modalidade de comportamento denominada UPCA (*Uniforme Phase Chaotic Amplitude*), caracterizado por flutuações de período constante, porém de amplitude caótica (Huppert *et al.* 2005).

A função β , tem papel fundamental no comportamento dinâmico apresentado pelo modelo, pois o parâmetro δ , intensidade de sazonalidade, surge como parâmetro controle, e a rota para o caos se dá por meio de bifurcações que se intensificam com aumento do valor do parâmetro (Huppert *et al.* 2005). Retirando-se a função β a dinâmica do modelo restringe-se a uma dinâmica de equilíbrio (Figura 4.1).

O modelo acima descrito apresenta uma extensa gama de comportamentos. No entanto, é uma simplificação bastante acentuada da dinâmica de interação organismos-recursos em sistemas aquáticos. Baseando-se no modelo acima descrito, nós desenvolvemos um modelo estruturalmente semelhante, porém, com acréscimo de mais uma dimensão, para capturar o efeito da dinâmica de Nutrientes-Fitoplâncton-Zooplâncton, sob ação da sazonalidade.

Considere o seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= a - b\beta(t)NP - eN \\ \frac{dP}{dt} &= c\beta(t)NP - dPZ \quad (4.2) \\ \frac{dZ}{dt} &= f\beta(t)PZ - mZ\end{aligned}$$

onde a e e representam taxas de entrada e saída de nutrientes, b, c, d , e f são parâmetros que representam taxas de consumo e eficiência, e m representa mortalidade do zooplâncton. A sazonalidade surge no modelo por meio da função,

$$\beta(t) = 1 + \delta \sin(\omega t) \quad (4.3),$$

onde $0 \leq \delta \leq 1$ representa a intensidade do efeito e ω determina o tamanho do período.

Para um efeito de sazonalidade anual ω tem modulo igual a 2π .

Tomando o modelo (4) em variáveis adimensionais têm-se que:

$$\begin{aligned}N' &= \frac{c}{e} N, \quad P' = \frac{b}{e} P, \quad Z' = \frac{f}{e} Z \\ I &= \frac{ac}{e^2}, \quad q = \frac{d}{b}, \quad t' = et, \quad \omega' = \frac{\omega}{m}\end{aligned} \quad (4.4)$$

Assim pode-se reescrever um novo sistema de equações diferenciais composto pelas variáveis adimensionais mostradas em (4.4). Deste modo,

$$\begin{aligned}
\frac{dN}{dt} &= I - \beta(t)NP - qN \\
\frac{dP}{dt} &= \beta(t)NP - PZ \quad (4.5) \\
\frac{dZ}{dt} &= \beta(t)PZ - Z
\end{aligned}$$

Apenas para facilitar a escrita usamos a mesma notação de (4.2), mas de agora em diante sempre que falarmos em ω , estaremos nos referindo a ω' , e o mesmo para os demais parâmetros. Portanto, o modelo descrito em (4.5) depende somente de quatro parâmetros, I , q , δ e ω .

4.2 Domínio do Modelo

O presente modelo visa o entendimento de sistemas Nutrientes-Fitoplâncton-Zooplâncton em lagos, no entanto, a lógica ecológica do modelo permite especular sobre generalidades pertinentes a modelos tri-tróficos gerais afetados por sazonalidade.

4.3 Intensidade de Sazonalidade e Caos

A dinâmica do modelo (4.5) é afetada de modo marcante pela função $\beta(t)$ descrita em (4.3). O parâmetro δ desta função controla a altura da curva senoidal, e, portanto, a intensidade da sazonalidade no modelo. Assim na ausência da função $\beta(t)$, o modelo descrito em (4.5) apresenta comportamento simples, tendendo para pontos de equilíbrio estáveis para diversos valores dos parâmetros (Figura 4.2). Acrescentado-se ao modelo a função $\beta(t)$, verifica-se uma gama de comportamentos distintos de um foco estável (Figura 4.3).

Para ser ter uma idéia da dinâmica geral do sistema faz-se uso do diagrama de bifurcação dos máximos locais contra o parâmetro controle δ . Como se trata de um sistema tri-dimensional pode-se construir um diagrama de bifurcação para cada componente do modelo. As figuras de 4.4 a 4.6 ilustram tais diagramas de bifurcação.

Os diagramas de bifurcação representados nas figuras 4.4 a 4.6 mostram que existem ciclos bem definidos para baixos valores de intensidade de sazonalidade δ , assim, para baixa sazonalidade o sistema comporta-se de maneira estável. À medida que se aumenta a intensidade da sazonalidade têm-se ciclos de período cada vez mais longo

até se chegar a comportamento caótico. No entanto, para valores de δ muito elevados, o sistema volta novamente a ser estável, porém, com ciclos mais longos (Figura 4.7). Há, portanto, uma ampla região onde existe caos entre os extremos de baixa sazonalidade e alta sazonalidade.

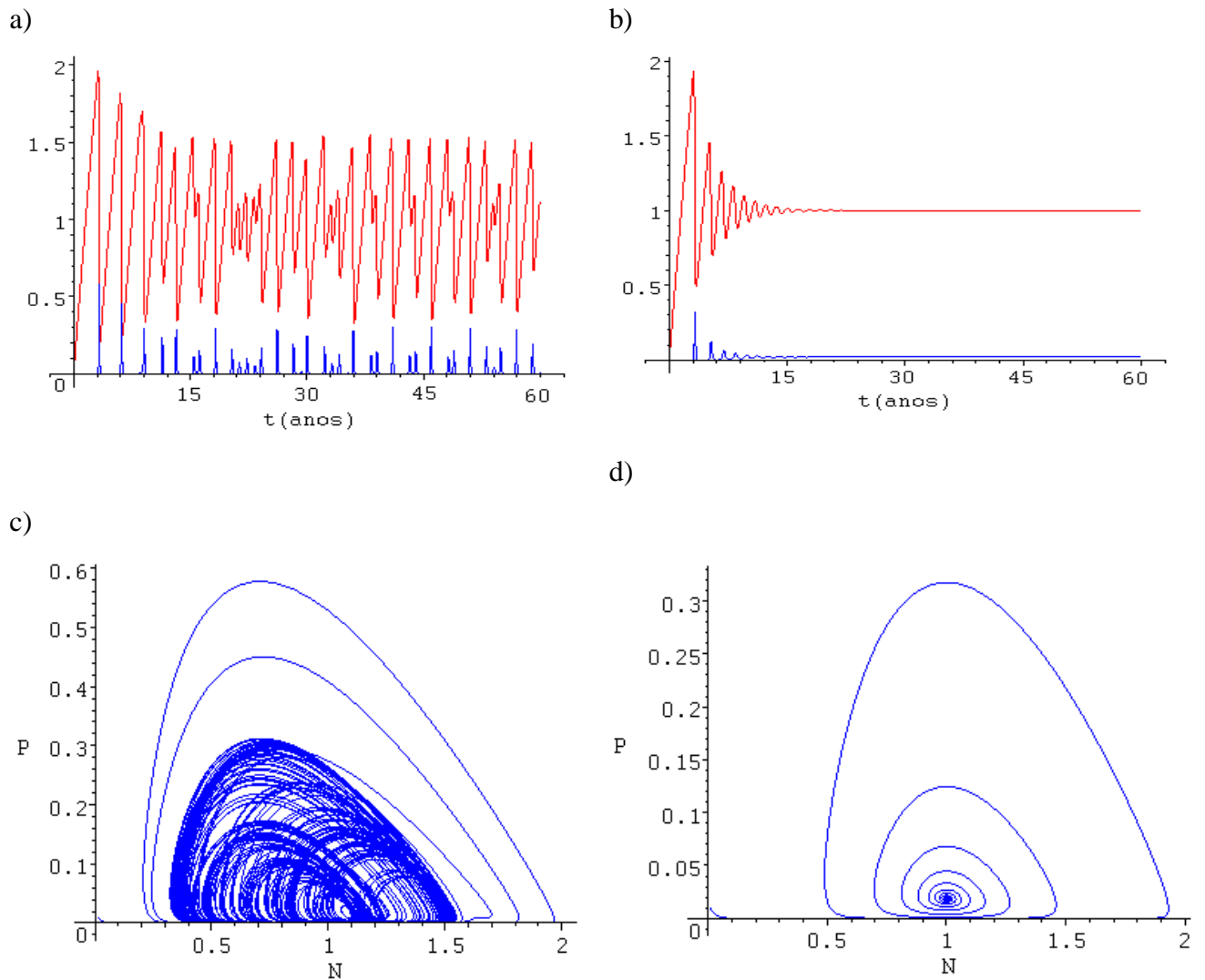


Figura 4.1. Soluções para o modelo descrito em (4.1). a) e c) Solução caótica com a função de sazonalidade $\beta(t)$. A intensidade do efeito é $\delta=0.42$. b) e d) Solução do tipo foco estável sem a função $\beta(t)$. Para a) e b) vermelho=nutrientes; azul=fitoplâncton. $\omega=0.19$, $q=0.0012$, $I=0.02$.

Uma noção intuitiva de *blooms* algais pode ser obtida se pensarmos *blooms* como sendo picos de abundância em series temporais fitoplanctônicas. Seguindo tal abordagem intuitiva a Figura 4.4 nos mostra *blooms* algais das mais variadas extensões.

Estes *blooms* tendem a ser menores para baixa sazonalidade (pequenos valores de delta), de tamanho mais expressivo para forte efeito sazonal (altos valores de delta), e de tamanhos variados para valores intermediários de delta.

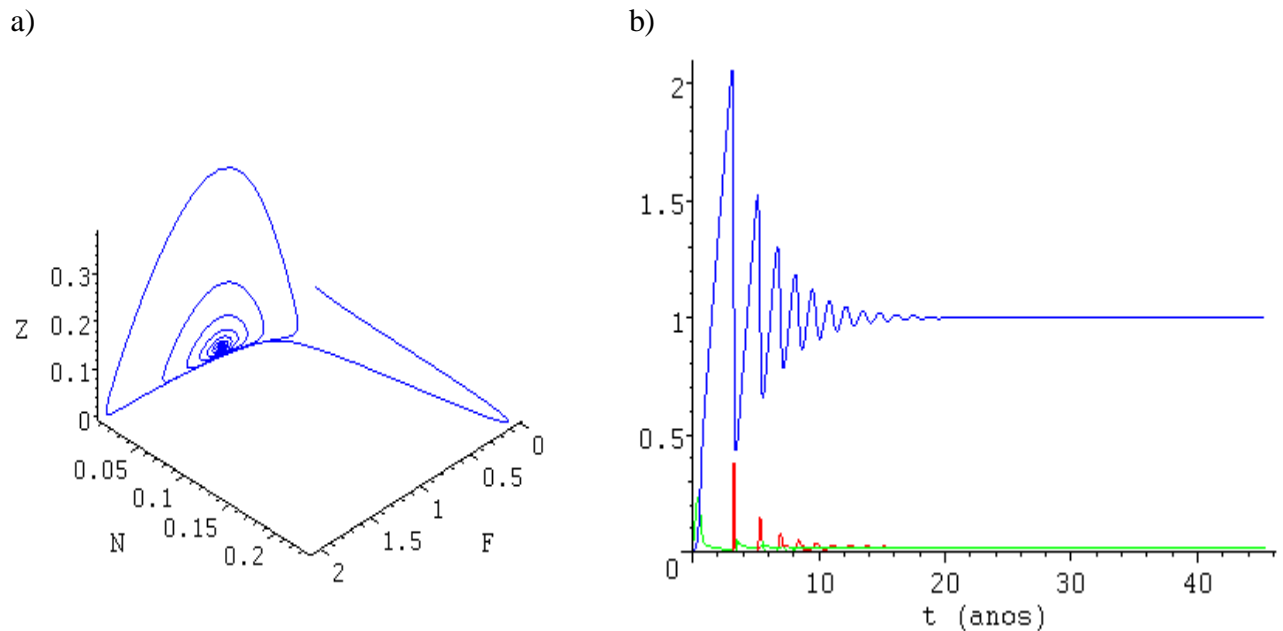


Figura 4.2. Solução do tipo foco estável para o modelo descrito em (4.5) sem a função β . a) Espaço de fases, Z =zooplâncton, F =fitoplâncton e N =nutrientes. b) Séries temporais, curvas em azul=fitoplâncton, vermelho=zooplâncton e verde=nutrientes; $\omega=0.19$, $q=0.0012$; $I=0.02$.

4.4 Perturbando a perturbação e controlando caos

O efeito sazonal é um componente do modelo descrito por (4.5). O caro leitor não se aborreça com a última frase que a esta altura parece demasiadamente trivial, o motivo de enfatizarmos tal ponto é que tradicionalmente trabalhos em modelagem trófica consideram sazonalidade como uma perturbação atuando sobre o sistema. Como visamos controle de caos, o parâmetro controle δ será perturbado com o objetivo de promover estabilidade no sistema. Deste modo, em nosso modelo, perturbação não é a sazonalidade em si, mas pulsos em sua intensidade. Seguindo a abordagem mais

tradicional poderíamos arriscar um trocadilho e falar que estamos perturbando a perturbação.

Para a aplicação das perturbações periódicas no parâmetro controle nós determinamos um valor específico de δ , denominado δ_c , que define uma vizinhança de valores $\delta < \delta_c$ para os quais o sistema é estável e uma segunda vizinhança de valores $\delta \geq \delta_c$ para os quais o sistema é caótico. Para tal fim escolhemos $\delta_c = 0.40$.

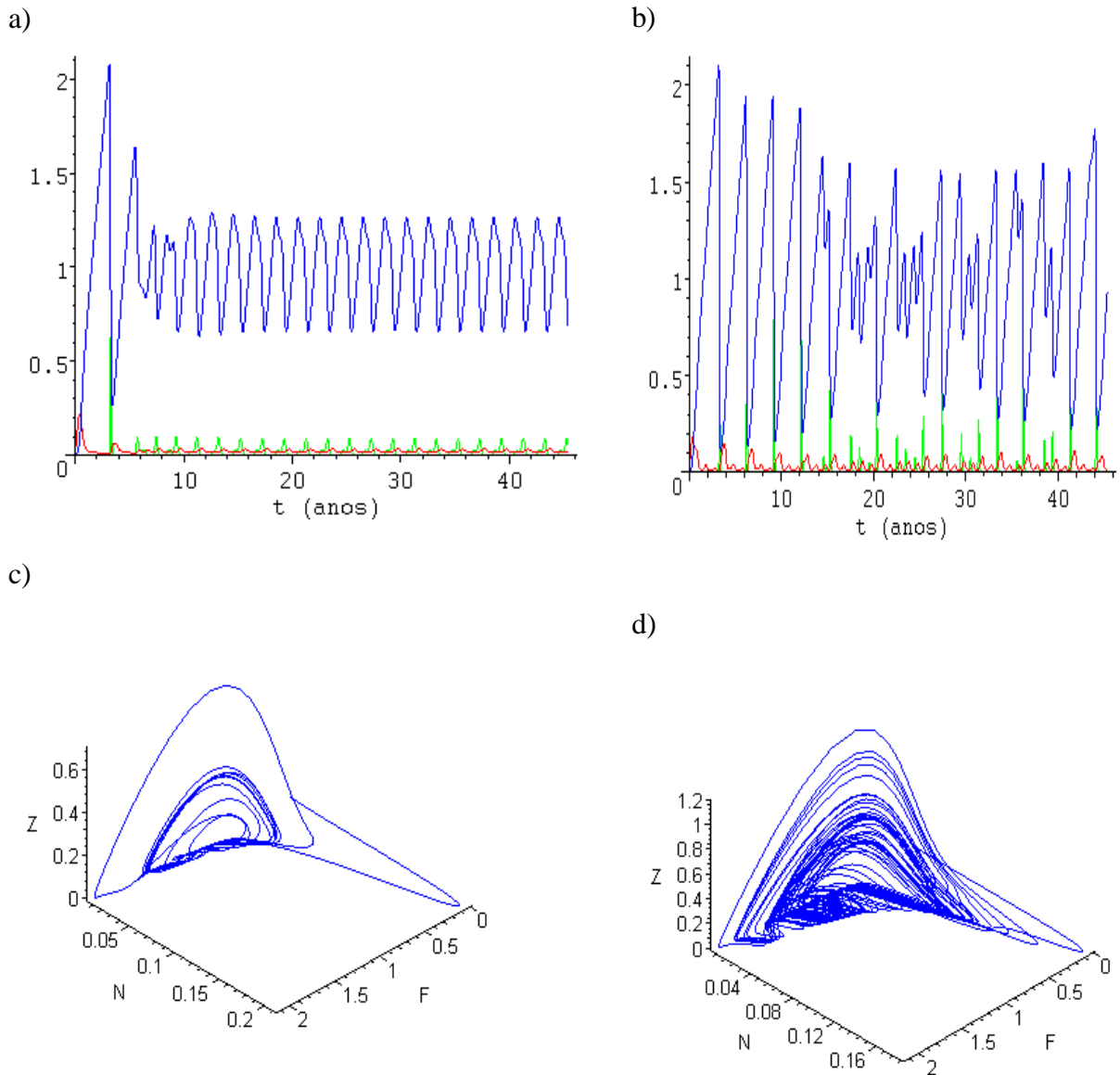


Figura 4.3. a) e c), solução em ciclos estáveis com $\delta=0.24$ para o modelo descrito em (4.5), d) e e) solução caótica com $\delta=0.574$., N=nutrientes, F=fitoplâncton, Z=zooplâncton; a) e b) verde=nutrientes, azul=fitoplâncton, vermelho=zooplâncton; $\omega=0.19$; $q:=0.0012$; $I=0.02$.

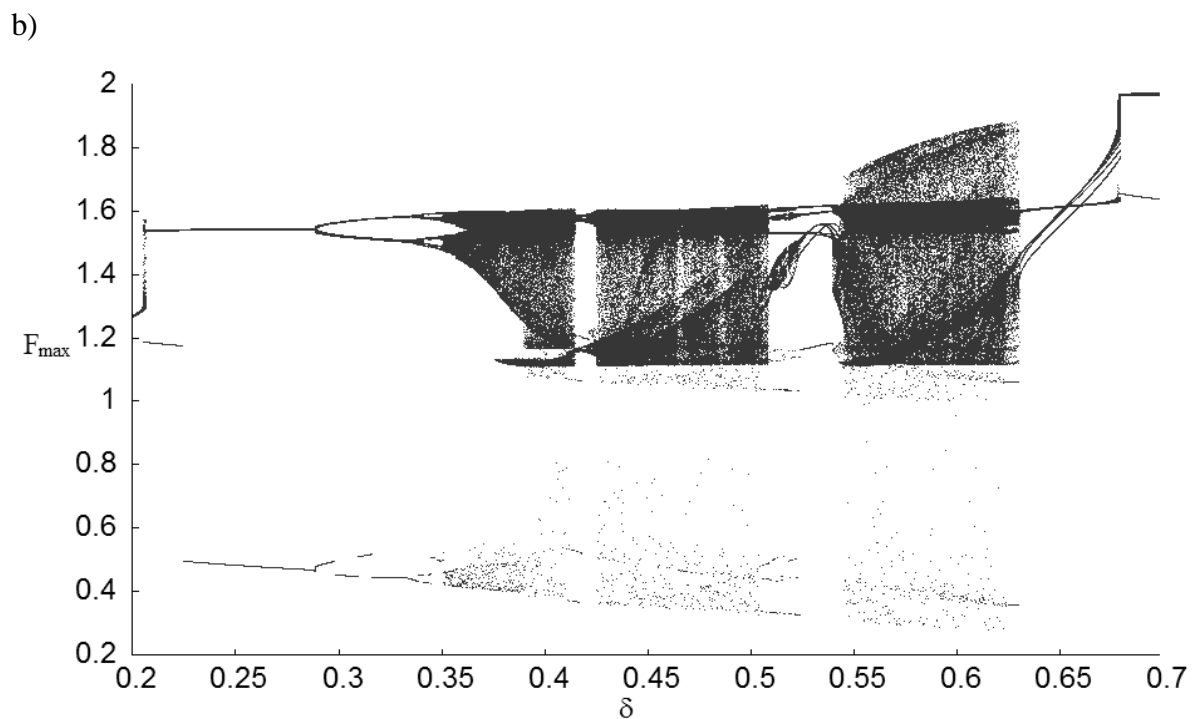
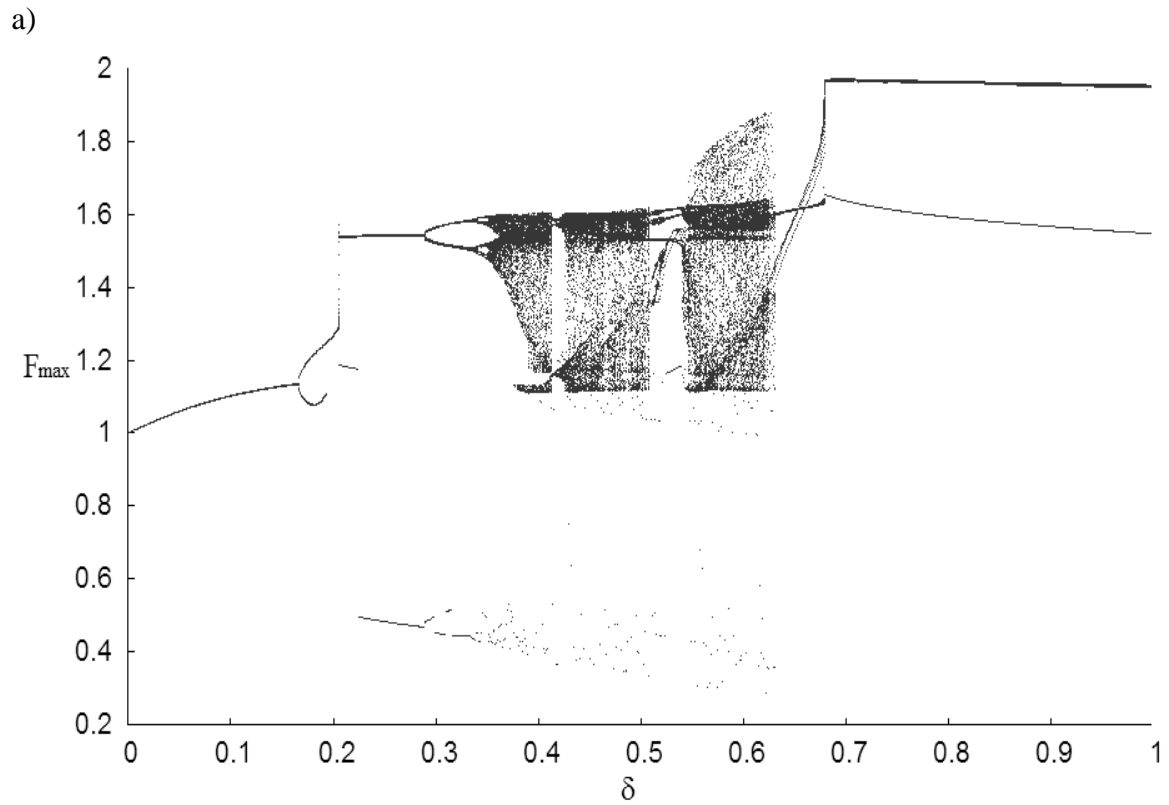


Figura 4.4. Diagrama de Bifurcação para o sistema (4.5). Máximos locais para fitoplâncton (F_{\max}) contra intensidade de sazonalidade δ . a) delta de zero a 1. b) detalhe com delta de 0.2 a 0.7; $\omega=0.19$; $q:=0.0012$; $I=0.02$.

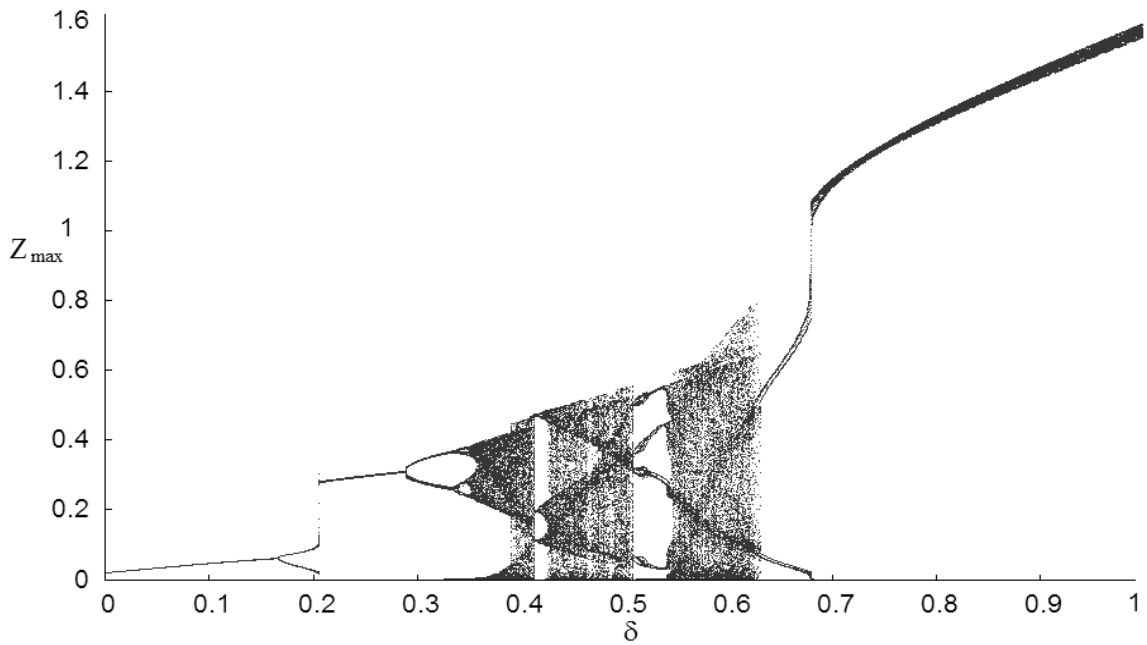


Figura 4.5. Diagrama de Bifurcação para o sistema (4.5). Máximos locais para zooplâncton (Z_{\max}) contra intensidade de sazonalidade δ ; $\omega=0.19$; $q=-0.0012$; $I=0.02$.

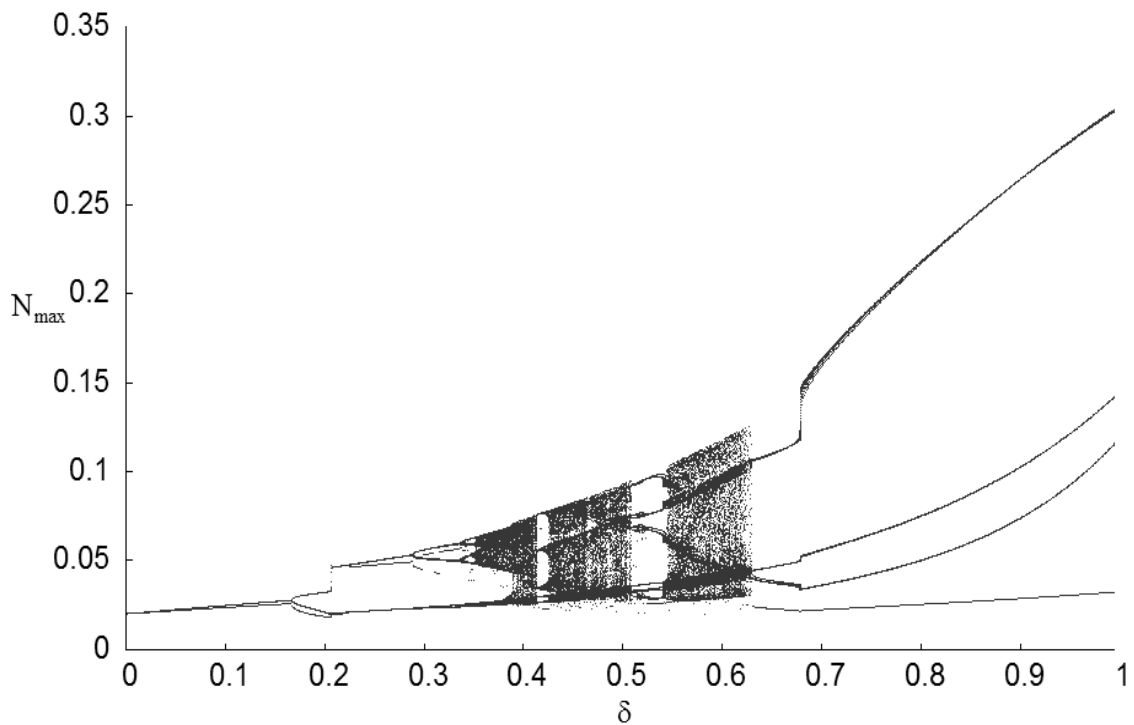


Figura 4.6. Diagrama de Bifurcação para o sistema (4.5). Máximos locais para nutrientes (N_{\max}) contra intensidade de sazonalidade δ ; $\omega=0.19$; $q=-0.0012$; $I=0.02$.

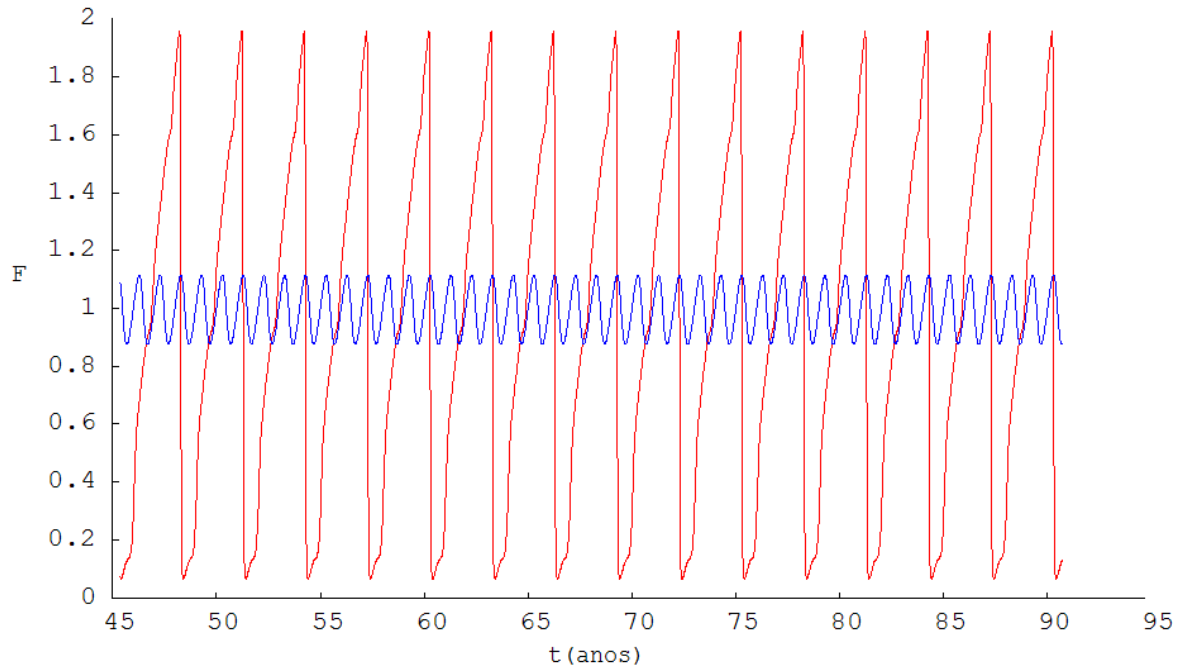


Figura 4.7. Ciclos periódicos para Fitoplâncton sob efeito de forte efeito sazonal (séries em vermelho) $\delta=0.629$, e fraco efeito sazonal (séries em azul) $\delta=0.12$, para o modelo descrito em (4.5); $\omega=0.19$; $q:=0.0012$; $I=0.02$.

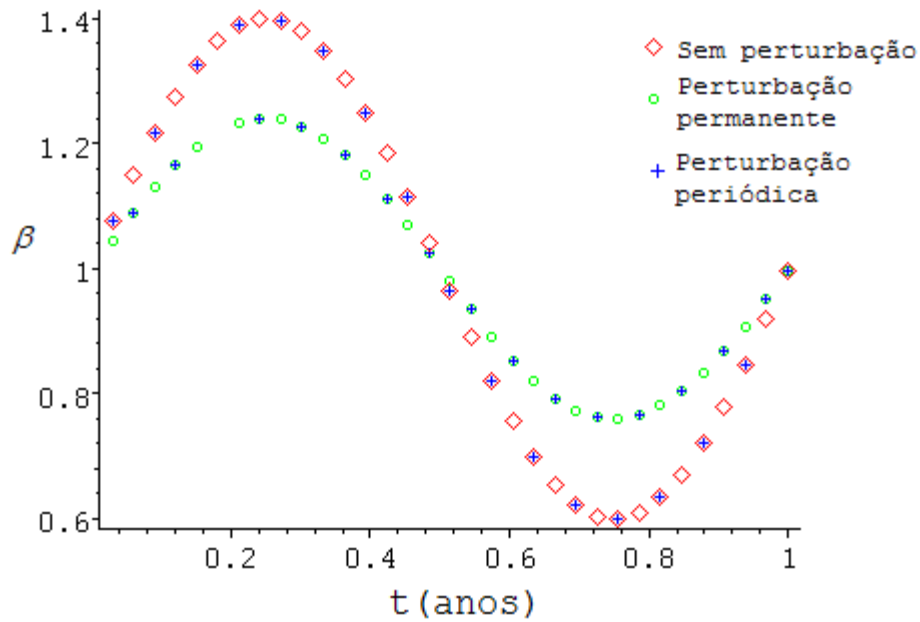
Assim a cada período p , δc sofre uma perturbação μ , $0 \leq \mu \leq 1$, de modo que:

$$\begin{aligned} \beta(t) &= 1 + \delta \text{sen}(\omega t) \\ \beta(t + p) &= 1 + \mu \delta \text{sen}(\omega(t + p)) \end{aligned} \quad (4.6).$$

As perturbações periódicas implicam em alterações na forma e na altura da curva senoidal da função $\beta(t)$ que rege o modelo (Figura 4.8). Para $\mu=0$ têm-se ausência de sazonalidade, e para $\mu=1$ o sistema não é afetado por qualquer perturbação. Os resultados obtidos mostram que, para períodos curtos, mesmo baixas perturbações (elevados valores de μ) podem controlar comportamento caótico do modelo. Para pulsos em longos períodos somente grandes perturbações (baixos valores de μ) podem controlar caos no sistema (Figura 4.9). Controle do caos através de pequenas perturbações no parâmetro controle só é possível graças à propriedade de sensibilidade às condições iniciais, em sistemas que não possuem tal propriedade são necessárias fortes perturbações para que o sistema mude de comportamento. O principal efeito da sensibilidade às condições iniciais se reflete na divergência das séries temporais de populações com tamanhos iniciais muito próximos, tal taxa de divergência é

quantificada através do expoente de Lyapunov conforme descrito em (1.6) (Figura 4.10).

a)



b)

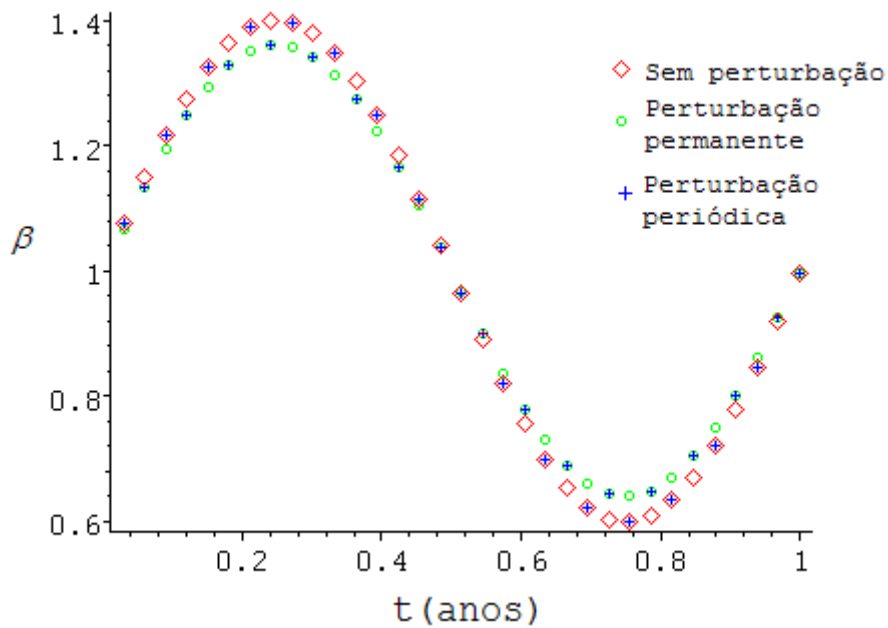


Figura 4.8. Alterações na curva senoidal β conforme descrito em (6) sob ação de perturbações periódicas. a) $\mu=0.40$, $p=2$. b) $\mu=0.90$, $p=2$.

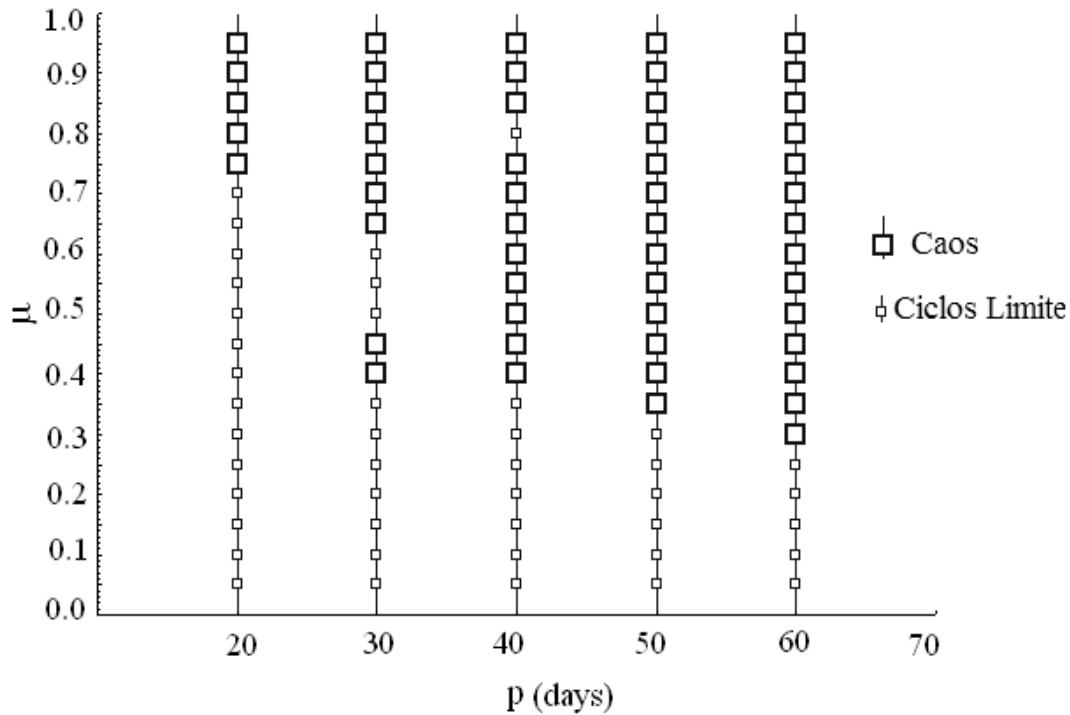


Figura 4.9. Estados assintóticos alcançados pelo sistema descrito em (4.5) após aplicação de perturbações periódicas de variados períodos e intensidade, μ =intensidade da perturbação, p =período. $\delta c=0.40$; $\omega=0.19$; $q=0.0012$; $I=0.02$.

Se pulsos na sazonalidade podem controlar caos para fraca sazonalidade, podem também promove-lo para fortes sazonalidades? Para investigar tal questão nós aplicamos pulsos para um valor distinto de δ . Nós escolhemos um valor δs que define uma vizinhança de valores $\delta c < \delta s$, para os quais o sistema é caótico e uma segunda vizinhança de valores $\delta c \geq \delta s$ para os quais o sistema é estável. Para esta finalidade o valor escolhido foi $\delta c=0.629$, que representa forte efeito sazonal.

Os estados assintóticos obtidos para perturbações em $\delta c=0.629$, nos revelam um padrão de resultados mais complexo que o obtido quando se perturba o sistema para baixas intensidades sazonais ($\delta c=0.40$). Embora, existam combinações específicas de período e intensidade de perturbação para os quais o sistema é estável, a maioria das combinações resulta em dinâmica caótica (Figura 4.11).

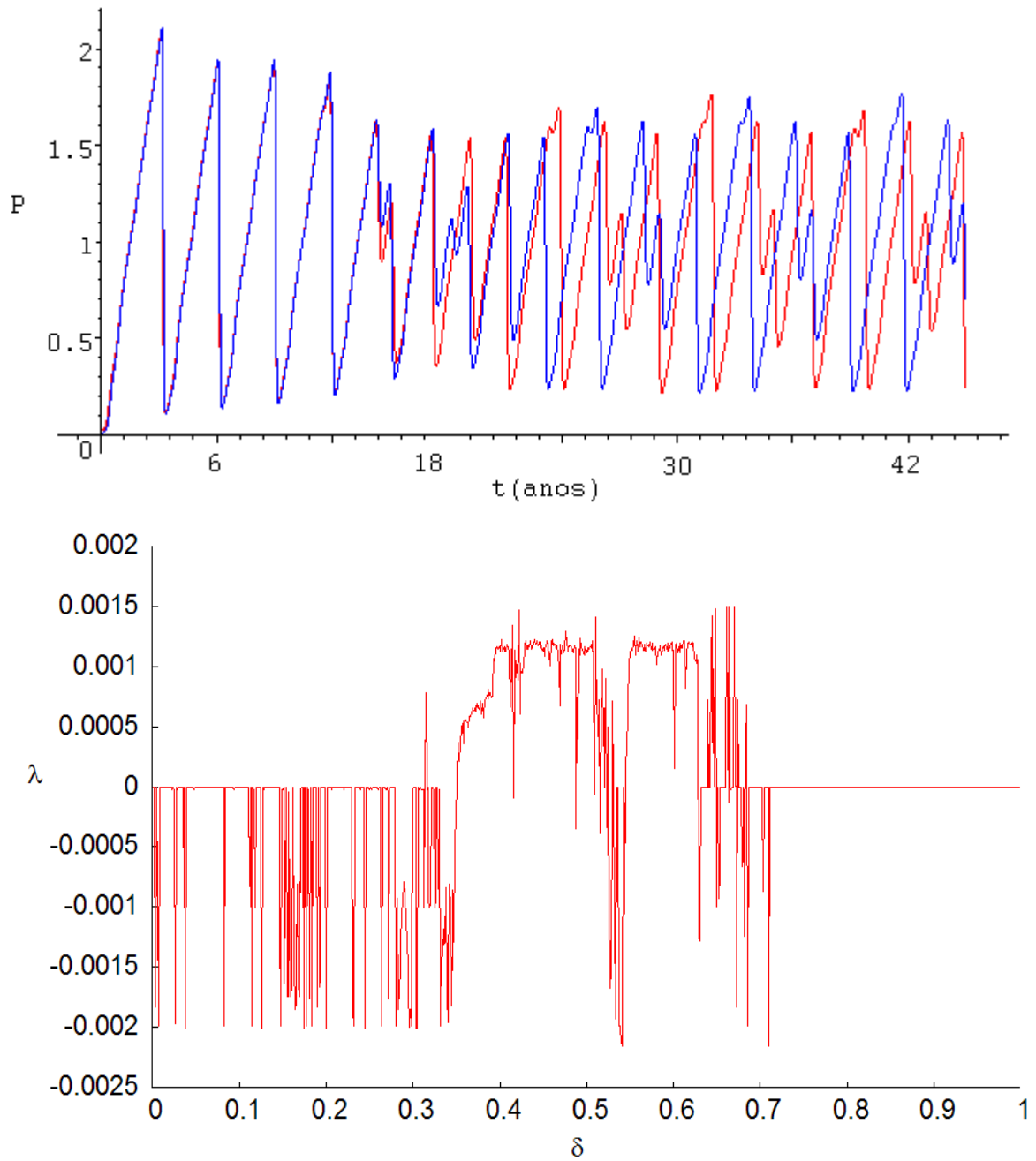


Figura 4.10. Sensibilidade às condições iniciais para a dimensão fitoplanctônica do modelo descrito em (4.5). a) Séries temporais, em azul, $P(0)=0.01$, em vermelho $P(0)=0.02$; $\delta=0.572$; b) Expoentes de Lyapunov λ conforme descrito em (1.6), para fitoplâncton em distintos valores de intensidades de sazonalidade δ ; $\omega=0.19$; $q=0.0012$; $I=0.02$.

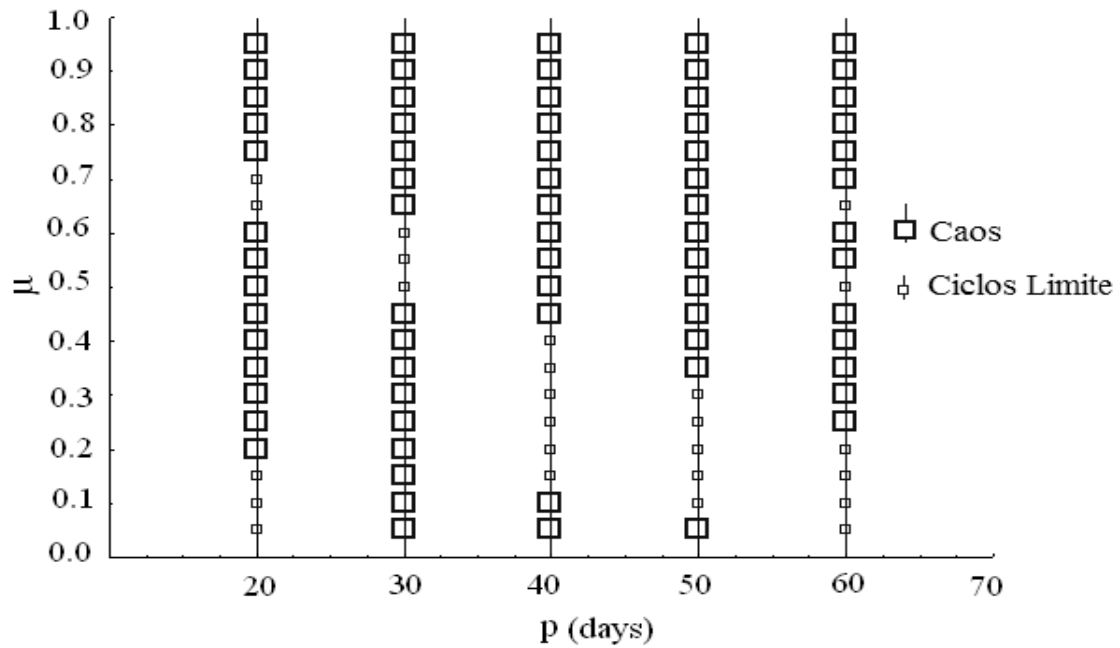


Figura 4.11. Estados assintóticos alcançados pelo sistema descrito em (4.5) após aplicação de perturbações periódicas de variados períodos e intensidade, μ =intensidade da perturbação; p =período; $\delta c=0.629$; $\omega=0.19$; $q=0.0012$; $I=0.02$.

Visualizando-se as séries temporais e trajetórias no espaço de fases obtidas na presença e na ausência de perturbações é possível se ter uma idéia mais clara de como elas afetam a estabilidade do sistema (Figura 4.12). O sistema controlado se comporta como se seguisse um ciclo periódico estável, no entanto, uma vez cessada a perturbação, a dinâmica volta a ser caótica. Já para valores elevados de sazonalidade, os pulsos podem gerar comportamento caótico (Figura 4.13), em tais casos, a trajetória obtida é mais complexa que trajetórias caóticas sem perturbação, como aquela demonstrada na Figura 4.3.

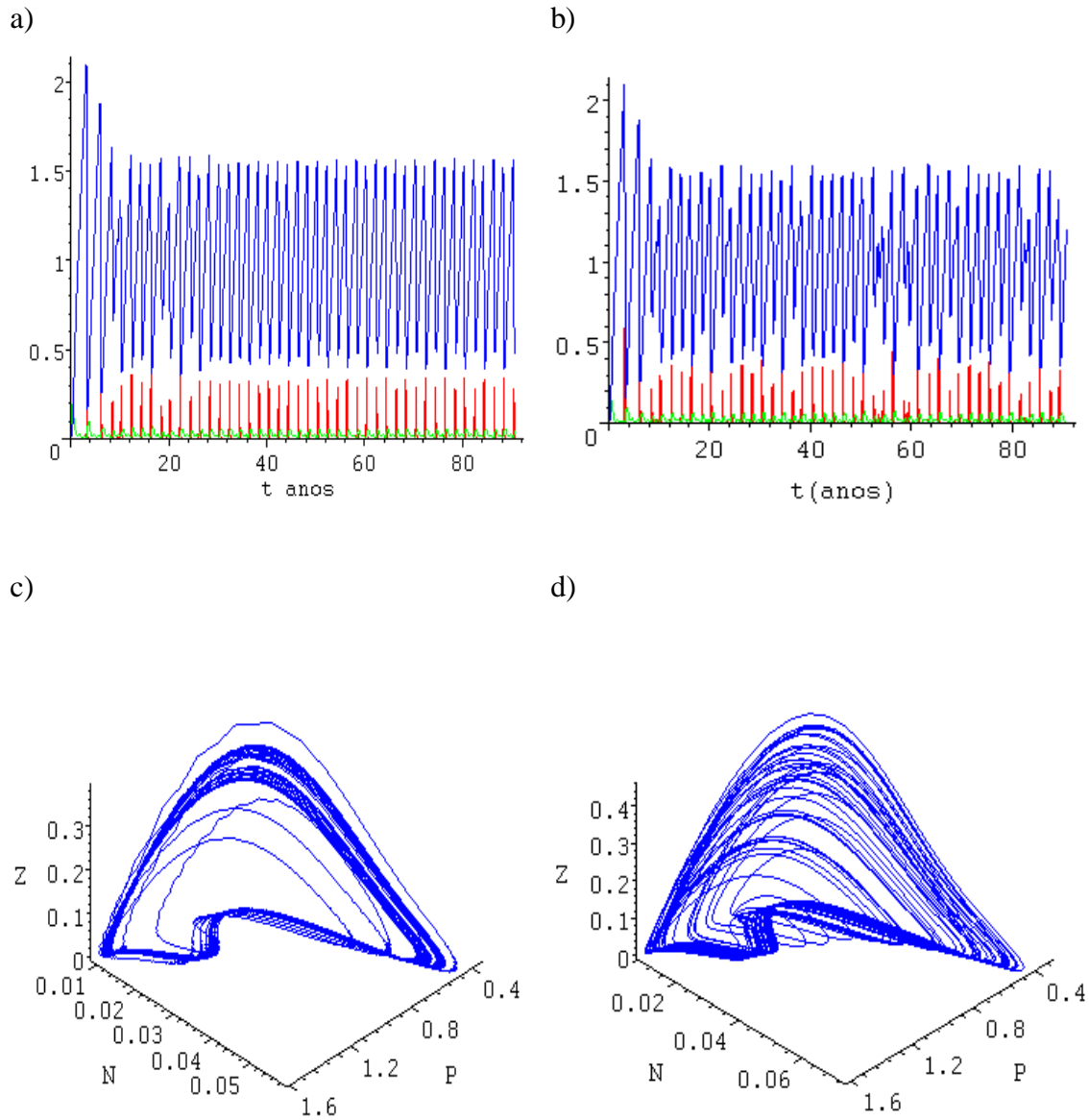


Figura 4.12. Controle do caos demonstrado através das trajetórias e séries temporais apresentadas pelo modelo descrito em (4.5) na presença e ausência de perturbação. a) e c) perturbação $\mu=0.1$, $p=2$. b) e d) ausência de perturbação. $\delta=0.40$; $\omega=0.19$; $q=0.0012$; $I=0.02$.

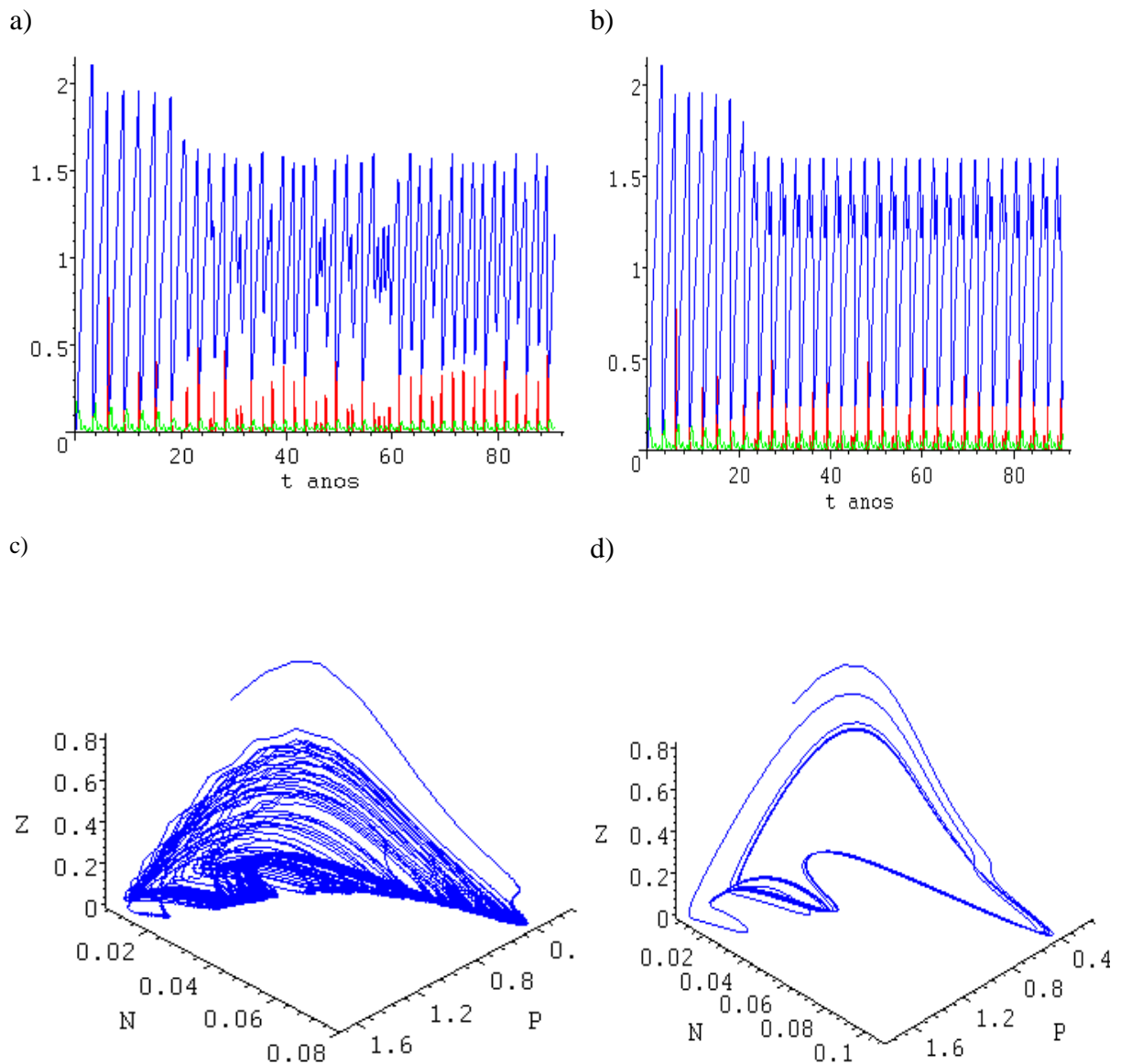


Figura 4.13. Perturbações periódicas promovendo caos para sazonalidade elevada, $\delta=0.629$ no modelo descrito em (4.5). a) e c) perturbação $\mu=0.3$, $p=2$. b) e d) Ausência de perturbação.

4.5 Mortalidade do zooplâncton e estabilidade do modelo

A taxa de mortalidade m do zooplâncton influi diretamente no valor do parâmetro ω já que para efeito de *forcing* anual este é dado por:

$$\omega=2\pi/m \quad (4.7)$$

assim, para uma taxa de mortalidade $m=0$ a expressão (4.7) não é definida, no entanto, para demais valores de m têm-se que ω varia de maneira inversamente proporcional a m , portanto, um aumento em ω de dez vezes, implica numa redução em m de dez vezes e assim sucessivamente. Podemos então investigar o efeito da mortalidade do zooplâncton sobre a dinâmica do modelo através de um diagrama de bifurcação tendo ω como parâmetro controle e mantendo os demais parâmetros em valores que implicariam em caos (Figura 4.14).

Os resultados obtidos mostram que alta mortalidade de zooplâncton implica em oscilações periódicas de máximos elevados para populações fitoplanctônicas, já para baixas mortalidades (elevados valores de ω), têm-se ciclos com máximos bastante reduzidos em comparação com os máximos em alta mortalidade. Já para mortalidades intermediárias entre estes dois extremos, têm-se comportamento caótico (Figura 4.14).

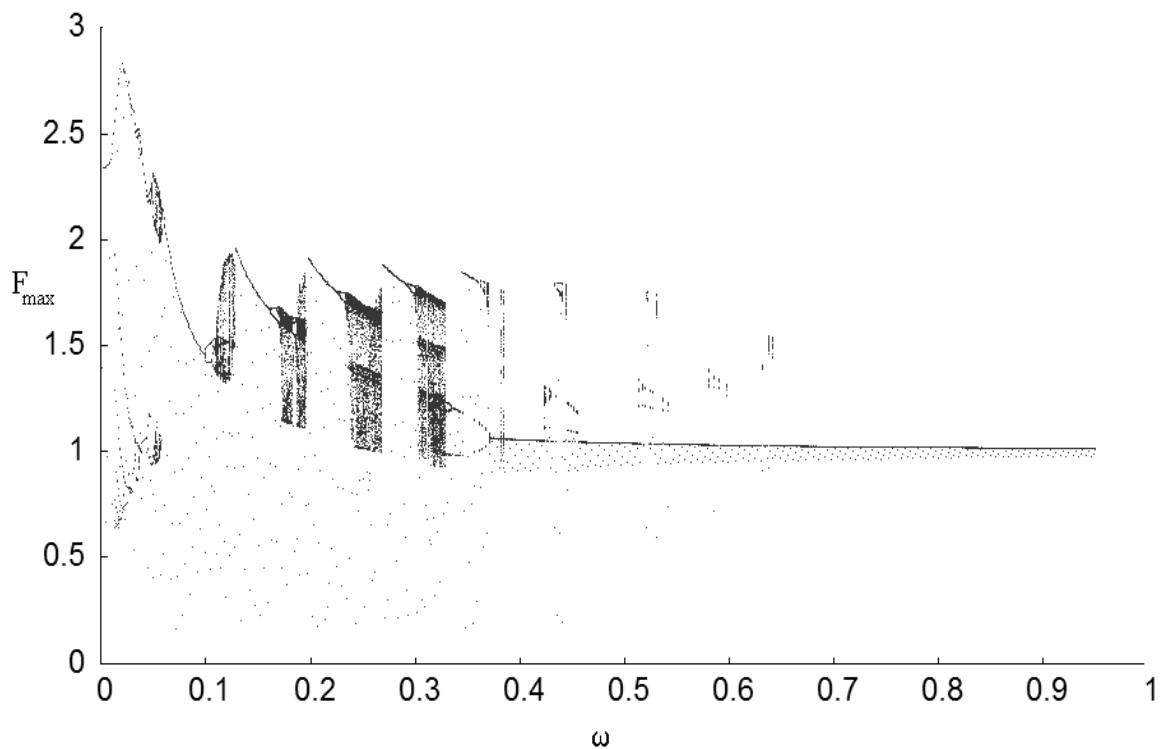


Figura 4.14. Diagrama de Bifurcação para o sistema (4.5). Máximos locais para fitoplâncton (F_{\max}) contra o parâmetro ω , dado por $\omega=2\pi/m$, onde m representa mortalidade do zooplâncton; $q:=0.0012$; $I=0.02$; $\delta=0.572$.

5. DISCUSSÃO

5.1 Sistemas tri-tróficos, controle top-down e comportamento complexo

O modelo para *blooms* algais proposto por Huppert *et al.* (2005) permite considerações interessantes a despeito do fenômeno e sua dinâmica, tais como, a ocorrência de um tipo de comportamento denominado UPCA (*Uniforme Phase evolution of Chaotic Amplitude*) que implica em *blooms* algais periódicos, mas de tamanhos caóticos. No entanto, modelos Nutrientes-Fitoplâncton podem ser pensados como um caso específico derivado da lógica teórica geral pertinente a modelos tri-tróficos NFZ (Nutrientes-Fitoplâncton-Zooplâncton).

O primeiro questionamento que direcionou nossa abordagem investigativa foi: a adição do zooplâncton ao sistema de equações proposto por Huppert *et al.* (2005) poderia estabilizar o sistema para um valor de intensidade de sazonalidade no qual caos ocorreria sem a presença da pressão de herbivoria? A adição de mais uma dimensão não destrói o comportamento caótico do sistema, no entanto, a taxa de mortalidade do zooplâncton passa agora a ser incorporada na dinâmica do sistema e a influir diretamente sobre ela (Figura 4.14). Assim, baixas taxas de mortalidade do zooplâncton, que implicam em elevados valores para ω , conforme (4.7), fazem com que o fitoplâncton tenha máximos de abundância três vezes menor que em situações de baixas mortalidades, e se comporte de maneira periódica e não mais caótica.

Embora percamos uma solução analítica explícita com a adição de mais uma dimensão, ganhamos em compreensão conceitual e de mecanismos influenciando sobre a dinâmica de populações fitoplanctônicas. Que mecanismos tróficos naturais promoveriam altas e baixas mortalidades para zooplâncton? Pensando-se em mecanismos bióticos pode-se especular sobre ação de peixes planctívoros ou disponibilidade de esconderijo por macrófitas como processos que implicariam em aumento ou diminuição na taxa de mortalidade m (Stephen *et al.* 1998). Algumas espécies de fitoplâncton chegam a produzir toxinas específicas que reduzem a pressão de herbivoria do zooplâncton sobre si mesmas (Chattopadhyay & Sarkar 2003).

Aumento na salinidade do corpo d'água também é um fator que contribui de maneira negativa para crescimento de populações zooplânctônicas (Edwards & Brindley 1999).

Não pretendemos aqui adotar uma postura absoluta defendendo que modelos com efeito de controle *top-down* são melhores que modelos *bottom-up*, porém, desprezar o zooplâncton como um componente para a modelagem da dinâmica de populações fitoplanctônicas pode significar uma simplificação demasiada, se o intuito final é generalidade, e acarretar em perda de compreensão conceitual (embora permita a construção de soluções analíticas), bem como de mecanismos que influenciem a dinâmica dessas populações, dinâmica essa de caráter mais geral e da qual *blooms* algais emergem como consequência.

Apesar do fato de modelos de controle *bottom-up* se adequarem bem a algumas séries de dados é razoável que sejamos cautelosos ao tentar fazer amplas generalizações sem levar em conta o efeito do zooplâncton sobre o sistema.

5.2 Sazonalidade e Perturbação em sistemas tróficos

Variações sazonais implicam em mudanças no nível de nutrientes e volume de um corpo d'água, o que provavelmente afeta também a força das interações tróficas em uma comunidade planctônica. Considerando o fato de que organismos planctônicos possuem alta relação superfície/volume e gerações muito curtas, é razoável esperar que populações planctônicas devam ser muito sensíveis a variações ambientais (Scheffer *et al.* 2003). A drástica mudança de comportamento que o modelo sofre com exclusão do efeito sazonal (Figura 4.1) sugere que modelos planctônicos que não incorporem efeitos de variação sazonal na constituição de suas equações talvez demonstrem comportamentos muito simples em comparação com o de sistemas reais, já que estes sofrem inequivocamente a ação da sazonalidade. Obviamente, as funções matemáticas utilizadas para modelar resposta funcional têm um papel crucial aqui (Hastings & Powell 1991; McCann & Yodzis 1994), já que, modelos planctônicos tri-tróficos com respostas não lineares demonstram comportamento caótico sem necessariamente incorporarem ação de efeito sazonal (Franks 2002).

Se pensarmos na intensidade de sazonalidade como uma quantidade que varia continuamente, então caos não é esperado nos dois extremos (baixa sazonalidade e alta

sazonalidade), no entanto, surge em uma larga região intermediária entre eles. Um aspecto bastante interessante é que nos dois extremos temos comportamento cíclico, mas estes ciclos possuem máximos de abundância fitoplanctônica consideravelmente maiores em regiões de alta sazonalidade, em comparação com os ciclos de regiões com fraco efeito sazonal. Assim, uma predição direcional que nosso trabalho gera é a de que *blooms* algais tenham amplitude maiores em regiões com forte efeito sazonal.

5.3 Mudanças climáticas que perturbam periodicamente a perturbação

Em nosso modelo, sazonalidade não é considerada uma perturbação em si, mas, isto sim, vista como um componente do sistema. As perturbações que podem controlar caos para valores de baixa sazonalidade e gerar caos para valores de alta sazonalidade implicariam em alterações no ritmo sazonal regular. De um ponto de vista puramente matemático, têm-se um parâmetro controle δ que é perturbado através dos métodos de estabilização pertinentes ao estudo de sistemas caóticos e obtêm-se com a aplicação destes métodos comportamento estável (Andrievskii & Fradkov 2003). Mas, o que exatamente seriam pulsos na sazonalidade pensando-se em termos reais? A função $\beta(t)$ se comporta de maneira análoga a uma variável como precipitação ou temperatura média anual (que se comportam de maneira periódica no tempo) e afeta todas as dimensões tróficas do sistema descrito em (4.5). Pensando-se em $\beta(t)$ como precipitação média anual, os pulsos na sazonalidade representariam assim mudanças climáticas que se traduziriam em alteração das curvas anuais de precipitação. Como classicamente considera-se sazonalidade como uma forma de perturbação influenciando sobre a dinâmica do sistema, mudanças climáticas seriam então perturbações na perturbação.

Que mecanismos implicariam em mudanças climáticas atuando sobre a sazonalidade de modo similar às perturbações sistemáticas de nossas simulações? Este é um questionamento que permanece em aberto, no entanto, com base em nossos resultados, podemos afirmar que para que mudanças pequenas possam ser capazes de gerar e controlar caos em sistemas tróficos, elas devem se expressar por meio de alterações nas curvas anuais de uma variável sazonal, como por exemplo, precipitação anual, fazendo com que alguns pontos destas curvas sejam desviados periodicamente da curva anual regular (Figura 4.8). Somente um fenômeno climático que se expressasse desta forma poderia se manifestar com efeito semelhante ao descrito por pulsos

periódicos sobre a curva sazonal em nosso modelo. As curvas na Figura 4.8 mostram que tal deslocamento de alguns pontos da curva não se traduz em uma nova curva senoidal, mas isto sim gera outra curva, de padrão distinto da curva senoidal, composta por pontos mistos entre uma nova curva que surgiria caso se deslocassem todos os pontos e a curva regular (sem a perturbação).

Olhando-se para a forma um tanto quanto bizarra da curva obtida através das perturbações periódicas da função $\beta(t)$, talvez seja mais plausível se pensar nas alterações climáticas desviando as curvas anuais de precipitação através de mudanças em toda a curva, achatando-a de vez, ou esticando-a de vez. Mas estas seriam perturbações drásticas, e em tal caso toda a dinâmica se reduziria ao que foi exposto nos diagramas de bifurcação, pois as mudanças climáticas seriam mudanças permanentes na intensidade da sazonalidade, ou em termos do modelo, alterações permanentes nos valores de δ . Deste modo o sistema adquiriria, após passado o estado transiente, o comportamento previsto pelos diagramas de bifurcação para o novo valor de δ (Figuras 4.4 a 4.6).

Neste contexto, mudanças climáticas em locais de forte sazonalidade, por exemplo $\delta_c = 0.629$, que reduzissem a altura da curva senoidal de $\beta(t)$ para um novo parâmetro, digamos para algo como $\delta = 0.6$, já seria suficiente para promover caos nos sistemas planctônicos e disparar *blooms* algais nestas localidades. Da mesma maneira, para locais de baixa sazonalidade, por exemplo, $\delta_c = 0.40$, uma mudança climática que promovesse uma redução na altura da curva de tal modo que o novo valor de delta pudesse ser ajustado para $\delta = 0.38$, tornaria mais regular a dinâmica de sistemas planctônicos nesta localidade, suprimindo (não controlando) o caos. É possível que fenômenos climáticos como el-niño possam se expressar desta maneira, alterando assim a estabilidade de sistemas planctônicos e afetando assim o regime de ocorrência de *blooms* algais.

Modelar-se um cenário em que mudanças climáticas implicam em alterações nos valores de δ de maneira brusca e não através de minuciosas perturbações, nos conduz a um contexto matematicamente mais simples onde as regras do jogo são mudadas depois que o jogo já se iniciou, ou seja, é como se o desenvolvimento das equações fosse iniciado a partir de um novo ponto com novas condições iniciais e um novo valor do parâmetro controle (este novo valor seria causado pelas alterações climáticas). Isto não significa controle do caos, significa apenas que o sistema sofreu uma mudança brusca

no parâmetro controle, a idéia de controle do caos é inerentemente ligada a mudanças sutis no parâmetro controle.

Claramente todas essas especulações teóricas dependem fundamentalmente da escolha dos valores de δ a sofrerem alterações (sejam elas bruscas ou sutis), isto implica que especular-se sobre controle ou supressão de caos por mudanças climáticas depende fundamentalmente da localidade geográfica em questão, pois isto determina o valor de δ .

6. CONCLUSÃO

Modelos planctônicos que incluam o aspecto sazonal influenciando sobre a dinâmica de suas variáveis podem apresentar comportamento mais complexo que suas versões simplificadas, sem ação de sazonalidade. Diferentes intensidades de sazonalidade implicam na prática em diferentes regiões geográficas, os resultados apontam para a predição testável de que ciclos estáveis terão maior amplitude em regiões de maior sazonalidade, e que caos não é esperado em regiões com sazonalidade fraca ou muito intensa.

Quando se inclui o aspecto sazonal em modelos planctônicos, mesmo um sistema di-trófico (Nutrientes-Fitoplâncton) pode apresentar comportamento complexo, de ciclos de longo período a dinâmica caótica. A adição de mais uma dimensão a um sistema assim representado, trás à tona a importância do controle *top-down* sobre a dinâmica do sistema. Mesmo para valores de intensidade de sazonalidade para os quais o modelo tri-trófico apresenta dinâmica caótica, a pressão de herbivoria pode suprimi-la, dando lugar a ciclos estáveis conforme se varia a taxa de mortalidade do zooplâncton. Isto ressalta a importância da inclusão do zooplâncton em modelos que visem entendimento da dinâmica de *blooms* algais. Do ponto de vista puramente pragmático, modelos di-tróficos podem se ajustar bem a dados reais de séries temporais, porém, talvez perca-se muito em generalização e na compreensão de mecanismos quando se ignora o efeito do zooplâncton.

Sazonalidade fraca e forte implicam em comportamento cíclico, para sazonalidades fortes os ciclos são maiores, portanto, a amplitude de *blooms* algais deve ser maior em locais com forte sazonalidade que em locais de fraca sazonalidade, entre estes dois extremos, têm-se comportamento caótico.

O controle e a promoção de caos através de pequenas perturbações na intensidade da sazonalidade parecem refletir a maneira como mudanças climáticas deveriam afetar a dinâmica de sistemas planctônicos de modo a alterar qualitativamente seu comportamento. As perturbações se refletiriam em alterações nas curvas anuais de variáveis sazonais, tais como precipitação anual ou temperatura média.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrievskii B.R. & Fradkov A.L. (2003) Control of Chaos: Methods and Applications. I. Methods. *Automation and Remote Control* 64, 673-713

Bascompte J., Flos J., Merino E.G., Jou D., Margalef R., Simó C. & Solé R.V. (1995) *Ordre i caos em ecologia*. Universitat de Barcelona.

Beninca E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K.D., Branco P., Nes E.H.V., Scheffer M. & Ellner S.P. (2008) Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* 451, 822-826

Boudjema G. & Chau N.P. (1996) Revealing dynamics of ecological systems from natural recordings. *Ecological Modelling* 91, 15-23

Casdagli M. (1991) Chaos and Deterministic versus Stochastic Non-linear Modelling. *Journal of Royal Statistical Society B* 54, 303-328

Chattopadhyay J. & Sarkar R.R. (2003) Chaos to order: preliminary experiments with a population dynamics models of three trophic levels. *Ecological Modelling* 163, 45-50

Clodong S. & Blasius B. (2004) Chaos in a periodically forced chemostat with algal mortality. *Proceeding of Real Society of London B* 271, 1617-1624

Codd G.A. (2000) Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control. *Ecological Engineering* 16, 51-60

Dennis B., Desharnais A.R., Cushing J.M., Henson S.M. & Costantino R.F. (2003) Can noise induce chaos?. *Oikos* 102, 329-339

- Desharnais R.A., Costantino R.F., Cushing J.M., Henson S.M. & Dennis B. (2001) Chaos and population control of insect outbreaks. *Ecology Letters* 4, 229-235
- Edwards A.M. & Brindley J. (1999) Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models. *Bulletin of Mathematical Biology* 61, 303-339
- El-Gohary A. & Sarhan A. (2006) Optimal control and synchronization of Lorenz system with complete unknown parameters. *Chaos Solitons & Fractals* 30, 1122-1132
- Ellner S.P. & Turchin P. (2005) When can noise induce chaos and why does it matter: a critique. *Oikos* 111, 620-631
- Ferrara N.F. & Prado C.P.C. (1994) *Caos uma Introdução*. Edgard Blucher Ltda.
- Figueiredo D.R., Azeiteiro U.M., Esteves S.M., Goncalves F.J.M. & Pereira M.J. (2004) Microcystin-producing blooms - a serious global public health issue. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 59, 151-163
- Franks P.J.S. (2002) NPZ models of plankton dynamics: Their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography* 58, 379-387
- Gakkhar S. & Naji R.K. (2003) Chaos in seasonally perturbed ratio-dependent prey-predator system. *Chaos Solitons & Fractals* 15, 107-118
- Gamarra J.G.P. & Solé R.V. (2000) Bifurcations and chaos in ecology: lynx returns revisited. *Ecology Letters* 3, 1-8
- Gomes A.A., Manica E. & Varriale M.C. (2008) Applications of chaos control techniques to a three-species food chain. *Chaos Solitons & Fractals* 36, 1097-1107
- Hastings A., Hom L.C., Ellner S., Turchin P. & Godfray H.C.J. (1993) Chaos in Ecology: Is Mother Nature a Strange Attractor?. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 24, 1-33
- Hastings A. & Powell T. (1991) Chaos in A 3-Species Food-Chain. *Ecology* 72, 896-903
- Hawking S. (2001) *O Universo numa casca de Noz*, 11ª edição. Arx.

- Hense I. & Bechman A. (2006) Towards a model of cyanobacteria life cycle - effects of growing and resting stages on bloom formation of N₂ fixing species. *Ecological Modelling* 195, 205-218
- Hirsch M.W., Smale S. & Devaney R.L. (2004) *Differential Equations, Dynamical Systems & An Introduction to Chaos*, Second edn. Elsevier Academic Press.
- Huisman J. & Wessing F.J. (1999) Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402, 407-410
- Huppert A., Blasius B., Olinky R. & Stone L. (2005) A model to seasonal phytoplankton blooms. *Journal of Theoretical Biology* 236, 276-290
- Hutchinson G.E. (1961) The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist* 95, 137-145
- Jiang G., Lu Q. & Qian L. (2006) Chaos and its control in an impulsive differential system. *Chaos, Solitons and Fractals* 34, 1135-1
- Kinsner W. (2006) Characterizing Chaos Through Lyapunov Metrics. *IEEE Transactions on systems, man, and cybernetics - Part C: Applications and Reviews* 36, 141-151
- Lagos N., Onodera H., Zagatto P.A., Andrinolo D., Azevedo S.M.F.Q. & Oshima Y. (1999) The first evidence of paralytic shellfish toxins in the freshwater cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*, isolated from Brazil. *Toxicon* 37, 1359-1373
- Mandal S., Ray S., Roy S. & Jorgensen S.E. (2006) Order to chaos and vice versa in a aquatic ecosystem. *Ecological Modelling* 197, 498-504
- Matías M.A. & Güemez J. (1994) Stabilization of Chaos by Proportional Pulses in the System Variables. *Physical Review Letters* 72, 1455-1458
- May R.M. (1976) Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459-467
- McCann K. & Yodzis P. (1994) Biological Conditions for Chaos in A 3-Species Food-Chain. *Ecology* 75, 561-564

- Mcgillicuddy D.J., Mccarthy J.J. & Robinson A.R. (1995) Coupled physical and biological modeling of the spring bloom in the North Atlantic (I): model formulation and one dimensional bloom processes. *Deep Sea Research I* 42, 1313-1357
- Ott E., Grebogi C. & Yorke J.A. (1989) Controlling Chaos. *Physical Review Letters* 64, 1196-1199
- Pais A. (1982) "Sútil é o Senhor..." *A Ciência e a Vida de Albert Einstein*, Segunda Impressão. Editora Nova Fronteira.
- Rinaldi S., Candaten M. & Casagrandi R. (2001) Evidence of peak-to-peak dynamics in ecology. *Ecology Letters* 4, 610-617
- Robinson C. (1998) *Dynamical Systems: Stability, Symbolic Dynamics, and Chaos*, Second edn. CRC Press.
- Rothhaupt K.O. (2000) Plankton population dynamics: food web interactions and abiotic constraints. *Freshwater Biology* 45, 105-109
- Schaffer W.M. (1985) Order and Chaos in Ecological Systems. *Ecology* 66, 93-106
- Scheffer M., Rinaldi S., Huisman J. & Weissing F.J. (2003) Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491, 9-18
- Sole R.V., Gamarra J.G.P., Ginovart M. & Lopez D. (1999) Controlling chaos in ecology: From deterministic to individual-based models. *Bulletin of Mathematical Biology* 61, 1187-1207
- Stephen D., Moss B. & Phillips G. (1998) The relative importance of top-down at bottom-up control of phytoplankton in a shallow macrophyte-dominated lake. *Freshwater Biology* 39, 699-713
- Stewart I. (1991) *Sera que Deus joga dados? : a nova matematica do caos*. J. Zahar, Rio de Janeiro.
- Suarez I. (1999) Mastering chaos in ecology. *Ecological Modelling* 117, 305-314

Upadhyay R.K. & Iyengar S.R.K. (2005) Effect of seasonality on the dynamics of 2 and 3 species prey-predator systems. *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 6, 509-530

Wapenaar K. & Snieder R. (2007) Chaos tamed. *Nature* 447, 643

Williams G.P. (1997) *Chaos Theory Tamed*. Joseph Henry Press, Washington, D.C.

Zhang R., Hu M. & Xu Z. (2007) Impulsive synchronization of Rössler systems with parameter driven by an external signal. *Physics Letters A* 364, 239-243

Zhou X., Perry J.N., Woiwod I.P., Harrington R., Bale J.S. & Clark S.J. (1997) Detecting chaotic dynamics of insect populations from long-term survey data. *Ecological Entomology* 22, 231-241

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)