

# Um modelo de histerese para um sistema marinho

Raul A. Assis<sup>1</sup>, Luciana M. E. Assis<sup>2</sup>, Polyanna P. C. Petry<sup>3</sup>  
Dept<sup>o</sup> Matemática – UNEMAT, 78.550-000, Sinop/MT.

Mazílio C. Malavazi<sup>4</sup>  
Instituto de Ciências Naturais, Humanas e Sociais (ICNHS) – UFMT,  
78.557-257, Sinop/MT.

**Resumo.** Neste trabalho apresentamos um modelo de um sistema marinho composto por uma população de algas (macroscópicas), ouriços, peixes e homem. As populações modeladas explicitamente são as populações de ouriços e peixes, sendo que as relações com outras espécies são modeladas indiretamente. O modelo é um aperfeiçoamento daquele proposto por Rustici et al. (2017), que descreve adequadamente uma propriedade de bi-estabilidade e histerese do sistema, mas falha em representar realisticamente os dois estados alternativos do ecossistema. O modelo apresentado mantém a característica de histerese e bi-estabilidade, além de descrever com precisão os dois estados alternativos chamados “floresta de algas” e “deserto de ouriços”. A análise do sistema é feita principalmente através de simulações numéricas que buscam ilustrar o comportamento de histerese.

**Palavras-chave:** *Biomatemática; equações diferenciais; ouriços–algas; presa–predador.*

## 1. Introdução

Florestas de algas são comunidades marinhas em recifes dominadas por ouriços e algas marinhas (North e Pearse, 1970). Na ausência de excesso de

---

<sup>1</sup>raulassis@unemat.br

<sup>2</sup>luciana.eliasdeassis@gmail.com

<sup>3</sup>polyanna@unemat-net.br

<sup>4</sup>mazilio@ufmt.br

predação por parte dos ouriços, tais comunidades apresentam grande diversidade e uma vibrante floresta de algas marinhas. Tais sistemas são altamente produtivos e são *habitat* para muitas espécies que são importantes tanto do ponto de vista ecológico como comercial (Konar e Estes, 2003; Bonaviri et al., 2012).

Desertos de ouriços são caracterizados por uma excessiva predação da população de algas, por parte dos ouriços, levando a uma baixa produtividade primária e reduzida complexidade da cadeia trófica. Dessa forma, tal estado pode ser considerado como um colapso do sistema original (Simenstad et al., 1978; Chapman e Johnson, 1990; Sivertsen, 1996; Graham, 2004; Christie et al., 2009).

Uma vasta documentação sobre transições entre esses estados, tem sido acumulada (Sala et al., 1998; Pinnegar et al., 2000; Steneck et al., 2002). Uma forma de analisar essa transição é vê-la como uma “mudança de fase” no sistema (Filbee-Dexter e Scheibling, 2014). Tal formulação permite compreender que o sistema ecológico pode exibir um comportamento de histerese e, portanto, apresentar mudanças de fases que não sejam facilmente reversíveis.

Modelos matemáticos são ferramentas valiosas no auxílio da análise de tal tipo de comportamento, pois podem identificar variáveis críticas que controlam tais mudanças de fase (Ludwig et al., 1978; Murray, 1989). Para este sistema em particular, um modelo foi proposto recentemente por Rustici et al. (2017). Apesar de representar corretamente o fenômeno de histerese, tal modelo é incoerente no sentido em que o estado de desertificação é representado como mais produtivo do que o da floresta de algas.

Neste artigo propomos um modelo para representar adequadamente o fenômeno de histerese, sugerido pelos pesquisadores especialistas no sistema ecológico (Filbee-Dexter e Scheibling, 2014; Rustici et al., 2017) mas que também seja coerente do ponto de vista de decisão estratégica da política pesqueira. Isto é, ao representar o estado de desertificação como mais produtivo (também no sentido de abundância de peixes), o modelo proposto por Rustici et al. (2017) não é aconselhado para tal uso.

Dentro do mesmo contexto teórico de modelagem matemática através de equações diferenciais para as dinâmicas populacionais (Murray, 1989; Edelstein-Keshet, 2005) de ouriços e peixes predadores, desenvolveremos e apresentaremos simulações numéricas de um modelo capaz de apresentar as características mencionadas acima. Ou seja, um modelo matemático que descreva a interação

entre pesca, peixes predadores de ouriços e a população de ouriços que descreva com precisão o processo de histerese no sistema e seja coerente com as observações de menor produtividade do estado desertificado.

## 2. O modelo

O uso de equações diferenciais para representação e análise de fenômenos naturais pode ser traçado, pelo menos, até os trabalhos de vanguarda de Newton e Leibnitz (Newton, 1999; Eves, 2011). Seu uso nas Ciências Naturais foi tão bem-sucedido que, por vezes, as próprias equações foram tomadas como guias na descoberta de novos fenômenos, como, por exemplo, novos planetas (Miller, 2003) ou a curvatura do espaço (Dyson et al., 1920).

No caso de sistemas ecológicos, os trabalhos de Lotka (1910) e Volterra (1926) foram fundamentais como fomentadores da aplicação do mesmo tipo de ferramenta também a sistemas biológicos. Escrito em notação contemporânea, uma formulação de tipo Lotka-Volterra para um sistema tipo presa-predador pode ser escrito como:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= r_X X - A XY \\ \frac{dY}{dt} &= -mY + AE XY\end{aligned}\tag{2.1}$$

sendo que  $X$  representa a quantidade de presas (que pode ser medida, por exemplo, em biomassa),  $Y$  representa a quantidade de predadores,  $r_X$  é a taxa per capita reprodutiva máxima das presas,  $m$  é a taxa per capita de mortalidade dos predadores, a constante  $A$  representa uma taxa de predação per capita por predador e  $E$  um fator de conversão dos recursos de presas capturadas em novos predadores.

Apesar de tal formulação conduzir a resultados interessantes, ela sofre de várias limitações. Na ausência de predadores, o modelo leva a um crescimento ilimitado do número de presas. A taxa de predação por predador também é ilimitada, isto é, aumentando ilimitadamente o número de presas, o número de presas consumidas por unidade de tempo pelos predadores também tende a infinito. Isso representaria predadores insaciáveis, o que é, claramente, irrealístico para muitas espécies, em particular, peixes. Holling (1966) propôs uma série de funções-resposta para estender os sistemas tipo presa-predador e evitar tais contradições. Em particular, a função-resposta conhecida como

Holling-Type III:

$$P(X) = P_{max} \frac{X^2}{X^2 + B^2} \quad (2.2)$$

que representa uma taxa de predação por predador que tende a um limite máximo  $P_{max}$  e  $B$  é um limiar a partir do qual a taxa de predação começa a apresentar saturação.

O modelo de Rustici et al. (2017) adota exatamente uma função deste tipo para descrever a interação presa-predador:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= r_X X(1 - X/K_X) - A \frac{X^2}{X^2 + B^2} Y \\ \frac{dY}{dt} &= r_Y Y(1 - Y/K_Y) + AE \frac{X^2}{X^2 + B^2} Y - s\sqrt{Y} \end{aligned} \quad (2.3)$$

em que  $K_X$  é a capacidade de suporte do meio para as presas,  $K_Y$  a capacidade de suporte de predadores,  $A$  a taxa máxima de predação por predador,  $E$  um “fator de conversão” de presas capturadas para reprodução de predadores,  $r_Y$  a taxa reprodutiva máxima dos predadores e  $s$  um parâmetro que representa a intensidade da atividade pesqueira. Observa-se a presença de um termo que visa representar a atuação da atividade de pesca:  $-s\sqrt{Y}$ . Na verdade, tal termo está relacionado com modelos que foram criados para representar “comportamentos de bando” (Ajraldi et al., 2011). Em tal tipo de modelo, supõe-se que os predadores não possuem a possibilidade de interagir com todas as presas, mas somente com uma “fronteira” do bando. Em tal caso, admite-se que o número de interações e, portanto, a taxa de predação, seja proporcional à raiz da quantidade de presas. A aplicação de tal tipo de interação é, no mínimo, questionável para o caso em questão, que modela a interação entre pescadores e cardumes de peixes.

Abaixo, citamos um trecho de Rustici et al. (2017), no qual tal formulação é apresentada:

“The simplest function that can be assumed in this context is a linear form  $g(Y) = sY$ . However this type of function makes the system too sensible to fishing activity and, since there is no experimental evidence of which form is the most suitable. In analogy to the new symbiotic model Ajraldi et al. (2011) we consider here the nonlinear contribution  $g(Y) = s\sqrt{Y}$ . From a qualitative point of view, the nonlinear contribution  $g(Y) = s\sqrt{Y}$  does not change the results but the latter allows us to vary the fishing parameter  $s$  over a wider range.”.

Os próprios autores reconhecem que não há uma razão clara para adoção de tal termo, citando apenas “sensibilidade” excessiva no caso do uso do termo  $sY$ . Tal afirmação não faz sentido, uma vez que a sensibilidade e a região de variação dos parâmetros não são absolutas e dependem, inclusive, das unidades de medida adotadas. Sendo assim, comparação de comprimento de intervalos não possui nenhum sentido absoluto de sensibilidade e não servem para justificar a adoção, ou não, de um certo tipo de termo. Além disso, os comportamentos qualitativos dos sistemas não são equivalentes, uma das diferenças é que na origem o sistema com a raiz possui uma singularidade no Jacobiano, enquanto que o termo mais simples  $-sY$ , não.

O modelo de Rustici et al. (2017) apresenta uma propriedade indesejável do ponto de vista de representação realista do sistema ecológico em questão. Segundo Filbee-Dexter e Scheibling (2014):

Sea urchin barrens have much lower primary productivity and habitat structural complexity than kelp beds and consequently can be considered a collapse of the kelp state (Simenstad et al. 1978, Chapman & Johnson 1990, Sivertsen 1996, Graham 2004, Christie et al. 2009).

Ou seja, o estado de desertificação leva a um colapso do ecossistema e a uma produtividade primária menor. Também, segundo (McClanahan e Muthiga, 1988), a remoção dos predadores através da pesca em recifes quenianos resultaram na expansão da população de ouriços-do-mar que, aparentemente, levou a um decréscimo de corais vivos, perda de complexidade trófica, diversidade de espécies e biomassa de peixes. Tais evidências indicam que o estado de desertificação, representado no modelo por estados de alta densidade de presas, deveria estar associado a uma densidade inferior de predadores (peixes) quando comparado ao estado não perturbado. Neste ponto o modelo de Rustici et al. (2017) falha, pois associa ao estado de desertificação densidade de predadores superiores àquela do estado não perturbado.

Em vista do mencionado nos parágrafos anteriores, nossa proposta de modificação do modelo de Rustici et al. (2017) baseia-se sobre dois pontos principais: modificar a hipótese de que a capacidade de suporte do meio para predadores é constante e propor uma outra forma para o termo que representa a atividade de pesca. Dado que a produtividade primária do meio é inferior no caso de desertificação, sugerimos a inclusão de uma dependência decrescente com relação à  $X$ . Dessa forma, os ouriços-do-mar terão um impacto positivo

na população de predadores (através do termo Holling Tipo III), mas também terão um efeito negativo, através da redução da capacidade de suporte, que representa a redução da produtividade primária do meio ambiente. Finalmente, para o termo de pesca, sugerimos a adoção do termo mais simples,  $-sY$ , uma vez que a sensibilidade, mencionada pelos autores, não é, de fato, um problema real.

Para o impacto na capacidade de suporte, causada pelo aumento de predadores, sugerimos uma das formas funcionais mais simples:  $K_Y(X) \equiv Y_M(1 - X/C)$ , onde  $Y_M$  representa a capacidade de suporte sem que exista uma redução e  $C > K_X$  representa a população de peixes que reduziria a zero a capacidade de suporte de peixes do meio. Naturalmente, capacidades de suporte negativas não têm sentido biológico, de modo que temos a condição  $X < C$ . Note que o termo da dinâmica de crescimento  $r_Y Y(1 - Y/K_Y(X))$ , representa a relação com presas alternativas aos ouriços, enquanto que o efeito *positivo* dos ouriços sobre a população de peixes predadores é dado pelo termo de predação explícita  $AEP(X)Y$ .

Desta forma, temos ambos os efeitos incluídos no modelo. Um deles é direto, através da predação dos peixes sobre os ouriços, outro indireto, no qual os ouriços tornam o habitat menos produtivo através da redução da população de algas. Incluindo tais hipóteses, ficamos com o modelo:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= r_X X(1 - X/K_X) - A \frac{X^2}{X^2 + B^2} Y \\ \frac{dY}{dt} &= r_Y Y \left( 1 - \frac{Y}{Y_M(1 - X/C)} \right) + AE \frac{X^2}{X^2 + B^2} Y - sY \end{aligned} \quad (2.4)$$

A Figura 1, ilustra as relações ecológicas entre as espécies envolvidas.

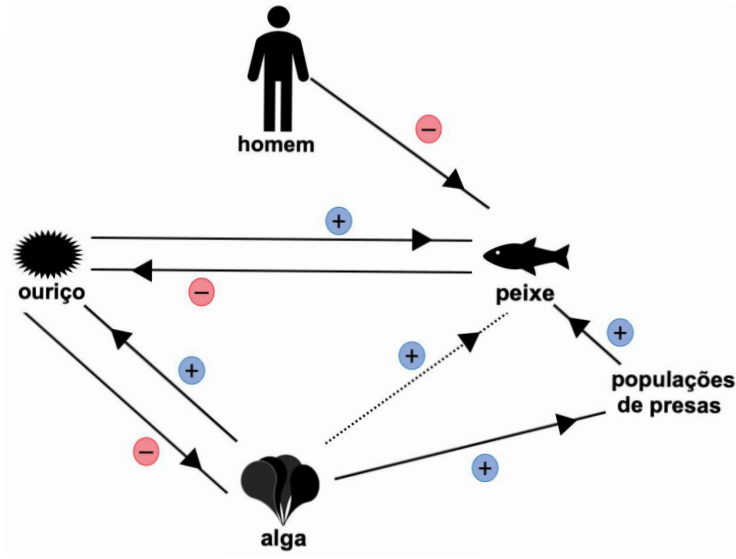


Figura 1: Esquema com as relações ecológicas do sistema marinho. As populações de ouriço e peixes são modeladas explicitamente. A influência humana sobre a população de peixes é expressa através do parâmetro  $s$  de intensidade de pesca. A interação dos ouriços com as algas e destas com os peixes é dada através da dependência de  $K_Y$  com relação a  $X$  na forma de uma função decrescente. Os ouriços diminuem a população de algas, cuja redução leva a uma menor produtividade primária que leva a uma menor quantidade de alimento disponível para os peixes.

### 3. Análise do modelo

Para facilitar as simulações, adotamos um versão adimensionalizada do modelo, fazendo  $x = X/K_X$ ,  $y = Y/Y_M$  e  $t^* = r_X t$ , obtendo (já abandonando os asteriscos para  $t^*$ ):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(1-x) - a \frac{x^2}{x^2 + b^2} y \\ \frac{dy}{dt} &= ry \left( 1 - \frac{y}{1-x/c} \right) + ad \frac{x^2}{x^2 + b^2} y - fy \end{aligned} \quad (3.5)$$

em que  $a = AY_M/(r_X K_X)$ ,  $b = B/K_X$ ,  $c = C/K_X$ ,  $d = K_X r_y/(Y_M r_X)$  e  $f = s/r_x$  são parâmetros adimensionais.

As curvas de anulação para  $\dot{x}$  e  $\dot{y}$ , respectivamente, são dadas por:

$$\begin{aligned} x \left( -a x \frac{y}{b^2 + x^2} - x + 1 \right) &= 0 \\ y \left( r \left( -\frac{y}{-x/c + 1} + 1 \right) + a d \frac{x^2}{b^2 + x^2} - f \right) &= 0 \end{aligned} \quad (3.6)$$

Os pontos de equilíbrio com ao menos uma das populações nulas são  $O = (0, 0)$ ,  $P = \left(0, \frac{-f+r}{r}\right)$  e  $Q = (1, 0)$ .

A matriz Jacobiana no ponto  $O$  é dada por

$$J_O = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -f + r \end{pmatrix}$$

que possui autovalores 1 e  $-f + r$ , portanto, a origem é instável.

Para o ponto  $P$ , a matriz jacobiana é dada por

$$J_P = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \frac{-f^2 - r^2 + 2fr}{cr} & f - r \end{pmatrix}$$

e possui 1 e  $f - r$  como seus autovalores, portanto,  $P$  é instável.

No caso do ponto  $Q$ , a matriz jacobiana é

$$J_Q = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{a}{b^2+1} \\ 0 & -f + r + a \frac{d}{b^2+1} \end{pmatrix}$$

e seus autovalores são  $-1$  e  $\frac{a d - b^2 f + b^2 r - f + r}{b^2 + 1}$ . Portanto,  $Q$  é instável se  $f < r + \frac{ad}{b^2+1}$  e estável caso contrário. Basicamente, essa condição nos informa que a pesca muito intensa leva à extinção dos peixes. Desejamos simular condições nas quais existem dois estados de coexistência estáveis, um com maior população de peixes, representando a floresta de algas e outro com menor população, representando o deserto de ouriços. Desta forma, serão simulados apenas cenários nos quais a condição de *instabilidade* de  $Q$  é satisfeita, isto é, a intensidade de pesca  $f$  é menor que  $r + \frac{ad}{b^2+1}$ .

Os pontos de equilíbrio com ambas as populações não-nulas são determinados pela interseção das curvas:

$$\begin{aligned} y_1(x) &= \frac{(1-x)(x^2 + b^2)}{ax} \\ y_2(x) &= \left( 1 - \frac{f}{r} + \frac{ad}{r} \frac{x^2}{x^2 + b^2} \right) (1 - x/c) \end{aligned} \quad (3.7)$$



A tentativa de obter fórmulas explícitas para os pontos de equilíbrio com ambas as populações não-nulas leva à equações intratáveis, de forma que ilustraremos o comportamento do modelo através de simulações numéricas.

Na figura 2 apresentamos simulações que já indicam o comportamento de histerese do sistema, bem como a característica realística de representar o estado “deserto de ouriços” com uma densidade de peixes *menor* que o estado “floresta de algas”.

Fixando os parâmetros  $a = 0.5$ ,  $b = 0.1$ ,  $c = 1.5$ ,  $d = 0.5$  e  $r = 0.5$ , e variando apenas a intensidade de pesca ( $f$ ), que representa exatamente a variável antropomórfica, podemos obter um, dois ou três equilíbrios para o sistema. O ponto  $P_1$ , o único viável para valores pequenos de  $f$  ( $< 0.33$ ) é ilustrado na figura 2-a), e representa o estado “floresta de algas”, pois está relacionado com uma pequena população de ouriços e uma grande população de peixes. Note que tal ponto é estável, atraindo todas as trajetórias simuladas no sistema.

Ao aumentarmos a intensidade de pesca, quando o parâmetro  $f$  ultrapassa o valor crítico de aproximadamente 0.33, ocorre uma bifurcação do tipo sela-nó no sistema, dando origem a dois outros pontos de equilíbrio,  $P_2$  e  $P_3$ , ilustrados na figura 2-b). O ponto  $P_2$  é sempre instável, de forma que não atrai trajetórias, não sendo observável do ponto de vista biológico. O ponto  $P_3$  é estável, sendo capaz de atrair certas trajetórias do sistema, dependendo da condição inicial. No caso de um sistema que estivesse posicionado inicialmente no estado  $P_1$  (“floresta de algas”), mesmo com o aumento de  $f$  além do valor limítrofe 0.33, o sistema permaneceria no estado  $P_1$ , pois este ainda é estável.

Continuando a aumentar a intensidade da pesca, quando  $f$  atinge o valor crítico de aproximadamente 0.46, temos um encontro também do tipo sela-nó entre  $P_1$  e  $P_2$ , de forma que ambos passam a ser inviáveis, restando apenas  $P_3$  como ponto estável, situação ilustrada na figura 2-c). Neste caso temos a representação de um colapso no sistema, que se move do estado “floresta de algas” para o estado “deserto de ouriços”.

A figura 2-d) ilustra que se fizermos o caminho inverso, reduzindo  $f$  novamente para o intervalo  $0.33 < f < 0.46$ , o sistema não retorna a  $P_1$ , demonstrando a característica de histerese do sistema e ilustrando o cuidado necessário na manutenção da diversidade ecológica.

As simulações ilustradas na figura 2 pode ser resumida em um único diagrama de bifurcação em função do parâmetro  $f$ , ilustrando o ciclo de histerese

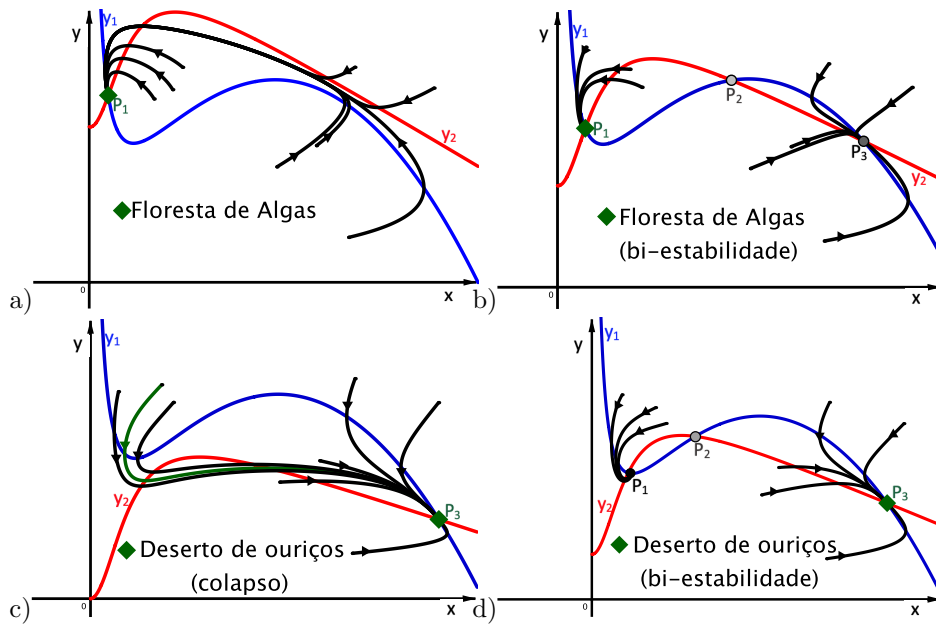


Figura 2: Ilustração do fenômeno de histerese. A curva  $y_1$  é a curva de anulação de  $\dot{x}$ , enquanto que  $y_2$  é a anulação de  $\dot{y}$ .  $P_1$  representa o equilíbrio em que há uma pequena população de ouriço e grande população de peixes, representando o estado de “floresta de algas”.  $P_2$  é um equilíbrio instável, sem interesse do ponto de vista biológico.  $P_3$  representa um estado com alta população de ouriços e baixa população de algas, representando o estado “deserto de ouriços”. Para todas as simulações temos  $a = 0.5$ ,  $b = 0.1$ ,  $c = 1.5$ ,  $d = 0.5$  e  $r = 0.5$ , enquanto que  $f$ , a intensidade de pesca é variável. a) Floresta de algas  $f < 0.33$ ; b) Floresta de algas (bi-estabilidade)  $0.33 < f < 0.46$ ; c) Deserto de ouriços (colapso)  $f > 0.46$ ; d) Deserto de ouriços (bi-estabilidade)  $0.33 < f < 0.46$ .

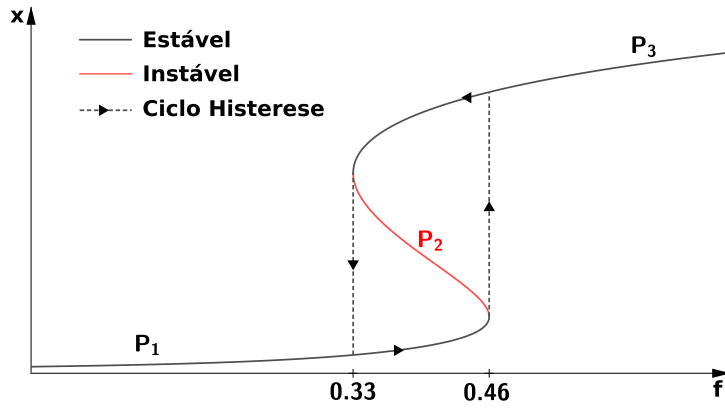


Figura 3: Diagrama de Bifurcação para População de Ouriços. Para a simulação  $a = 0.5$ ,  $b = 0.1$ ,  $c = 1.5$ ,  $d = 0.5$  e  $r = 0.5$ , enquanto que  $f$ , a intensidade de pesca, é representado pelo eixo horizontal e a população de ouriços é representado pelo eixo vertical. As linhas tracejadas representam a transição abrupta (descontínua) da população de ouriços ( $x$ ) variando o parâmetro de pesca ( $f$ ).

e as bifurcações entre  $P_2$  e  $P_3$  e depois entre  $P_2$  e  $P_1$ . Na figura 3 apresentamos tal diagrama.

Como podemos observar, para valores de  $f$  menores que o valor crítico  $f_1 \approx 0.33$ , temos a existência apenas de  $P_1$ , que é estável. Atravessando o valor crítico  $f_1$  o sistema apresenta mais dois pontos de equilíbrio, um instável ( $P_2$ ) e outro estável ( $P_3$ ) em uma bifurcação sela-nó. O sistema permanece em  $P_1$  devido às condições iniciais. Atravessando o valor crítico de  $f_2 \approx 0.46$ , temos que ocorre o colapso do sistema, que move-se para  $P_3$ , o único ponto estável. Nesta situação, o retorno do parâmetro  $f$  ao intervalo  $f_1 < f < f_2$  não retorna o sistema a  $P_1$ , de forma que  $f$  deve ser reduzido para valores inferiores a  $f_1$ , completando o circuito de histerese apresentado nas figuras 3 e 4.

É importante ressaltar como o colapso do sistema, da floresta de algas para o deserto de ouriços representa um *aumento* da população de ouriços e uma *diminuição* na população de peixes, devido à perda de produtividade primária. Isto pode ser visto observando as figuras 3 e 4, observando as coordenadas  $x$  e  $y$  dos pontos  $P_1$  e  $P_2$ . Desta forma, a principal fraqueza do modelo de Rustici et al. (2017) é evitada, levando a um modelo mais coerente do ponto de vista biológico.

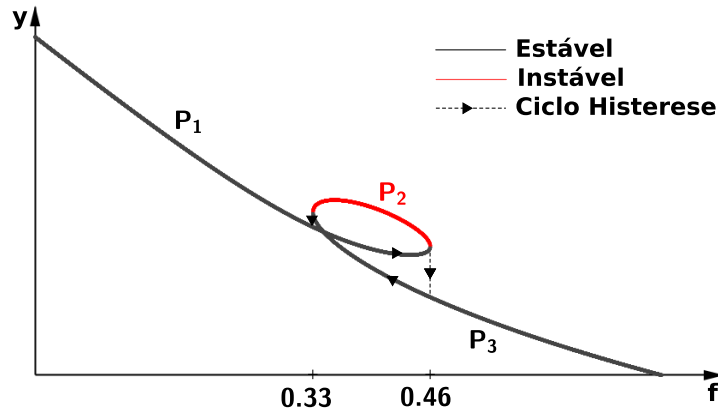


Figura 4: Diagrama de Bifurcação para População de Peixes. Para a simulação  $a = 0.5$ ,  $b = 0.1$ ,  $c = 1.5$ ,  $d = 0.5$  e  $r = 0.5$ , enquanto que  $f$ , a intensidade de pesca, é representado pelo eixo horizontal e a população de peixes é representado pelo eixo vertical. As linhas tracejadas representam a transição abrupta (descontínua) da população de peixes ( $y$ ) variando o parâmetro de pesca ( $f$ ).

## 4. Conclusões

Foi apresentado um novo modelo para descrever um ecossistema marinho. Nossos resultados indicam que o modelo cumpre melhor o papel de descrever mais realisticamente o comportamento do sistema biológico real, quando comparado a uma proposta recente de modelo (Rustici et al., 2017). Neste sentido, o modelo proposto é um melhoramento para a descrição do fenômeno de histerese em sistemas ecológicos reais.

Mesmo que a análise numérica apresentada não esgote a análise do modelo, ela é suficiente para indicar que uma tentativa de calibragem do modelo a dados reais pode ser efetuada. Filbee-Dexter e Scheibling (2014) apresentaram dados de estimativas de densidades limítrofes para as transições. Com tais dados poderíamos tentar estimar parâmetros para representar os sistemas descritos pelos autores. Tal tipo de abordagem fica reservada para trabalhos futuros.

## Agradecimentos

Raul Abreu de Assis, Luciana Mafalda Elias de Assis e Polyanna P. C. Petry agradecem o apoio da Universidade Estadual de Mato Grosso pelo apoio dado para a realização da pesquisa. Mazílio Coronel Malavazi agradece ao Instituto de Ciências Naturais Humanas e Sociais, da Universidade Federal de Mato Grosso, pelo apoio no desenvolvimento da pesquisa.

## Referências

- Ajraldi, V., Pittavino, M., e Venturino, E. (2011). Modeling herd behavior in population systems. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 12(4):2319–2338.
- Bonaviri, C., Gianguzza, P., Pipitone, C., e Hereu, B. (2012). Micropredation on sea urchins as a potential stabilizing process for rocky reefs. *Journal of Sea Research*, 73:18–23.
- Chapman, A. e Johnson, C. (1990). Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the northwest atlantic. *Hydrobiologia*, 192(1):77–121.
- Christie, H., Norderhaug, K. M., e Fredriksen, S. (2009). Macrophytes as habitat for fauna. *Marine ecology progress series*, 396:221–233.
- Dyson, F. W., Eddington, A. S., e Davidson, C. (1920). IX. a determination of the deflection of light by the sun's gravitational field, from observations made at the total eclipse of may 29, 1919. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical or Physical Character*, 220(571-581):291–333.
- Edelstein-Keshet, L. (2005). Mathematical models in biology (classics in applied mathematics). *Society for Industrial and Applied Mathematics, New York*.
- Eves, H. (2011). *Introdução à História da Matemática*. Editora da Unicamp, Campinas.
- Filbee-Dexter, K. e Scheibling, R. E. (2014). Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine ecology progress series*, 495:1–25.

- Graham, M. H. (2004). Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern california giant kelp forest food webs. *Ecosystems*, 7(4):341–357.
- Holling, C. S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 98(S48):5–86.
- Konar, B. e Estes, J. A. (2003). The stability of boundary regions between kelp beds and deforested areas. *Ecology*, 84(1):174–185.
- Lotka, A. J. (1910). Contribution to the theory of periodic reactions. *The Journal of Physical Chemistry*, 14(3):271–274.
- Ludwig, D., Jones, D. D., Holling, C. S., et al. (1978). Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *Journal of animal ecology*, 47(1):315–332.
- McClanahan, T. R. e Muthiga, N. A. (1988). Changes in kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*, 166(3):269–276.
- Miller, R. (2003). *Uranus and Neptun*. Twenty First Century Books, Brookfield.
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer, New York.
- Newton, I. (1999). *The Principia: mathematical principles of natural philosophy*. Univ of California Press.
- North, W. J. e Pearse, J. S. (1970). Sea urchin population explosion in southern california coastal waters. *Science*, 167(3915):209.
- Pinnegar, J., Polunin, N., Francour, P., Badalamenti, F., Chemello, R., Harmelin-Vivien, M.-L., Hereu, B., Milazzo, M., Zabala, M., d’Anna, G., et al. (2000). Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27(2):179–200.
- Rustici, M., Ceccherelli, G., e Piazzi, L. (2017). Predator exploitation and sea urchin bistability: Consequence on benthic alternative states. *Ecological modelling*, 344:1–5.

- Sala, E., Boudouresque, C., e Harmelin-Vivien, M. (1998). Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, páginas 425–439.
- Simenstad, C. A., Estes, J. A., e Kenyon, K. W. (1978). Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities. *Science*, 200(4340):403–411.
- Sivertsen, K. (1996). Incidence, occurrence and distribution of the nematode *echinomermella matsi* in its echinoid host, *strongylocentrotus droebachiensis*, in northern norway. *Marine Biology*, 126(4):703–714.
- Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., e Tegner, M. J. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental conservation*, 29(4):436–459.
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Acad. Lincei*, 2:31–113.

