

## **Estudo de Corais Maciços e Modelamento Numérico da Dinâmica Populacional**

Rodrigo Carvalho Chagas<sup>1</sup> (UNITAU, Bolsista PIBIC/CNPq)  
Dr. Abraham Chian-Long Chian<sup>2</sup> (DGE/INPE)

### **RESUMO**

O objetivo desse trabalho de iniciação científica iniciado em Agosto de 2003 foi estudar e entender as respostas de organismos, em sua forma individual, colonial e populacional a estímulos climáticos. Como já é sabido, os corais maciços são organismos coloniais sensíveis a variações mínimas de estímulos tais quais luz e temperatura da superfície do mar (SST). O trabalho foi dividido em duas partes, na primeira parte estudou-se o comportamento dos corais maciços através de três modelos matemáticos desenvolvidos por Taylor e colaboradores (1993). Na segunda parte do trabalho um estudo de sistemas dinâmicos (caos) foi conduzido, e simulações numéricas através do mapa logístico foram realizadas a fim de se entender o comportamento de uma população genérica.

### **DETERMINAÇÃO DA ESFERA DE INFLUÊNCIA EM FUNÇÃO DAS CONDIÇÕES DE ENCONTRO.**

<sup>1</sup> Aluno do Curso de Ciências Biológicas Bacharelado, UNITAU. E-mail: carvalho@dge.inpe.br

<sup>2</sup> Pesquisador da Divisão de Geofísica Espacial. E-mail: achian@dge.inpe.br



MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS**

**INPE-11587-PRE/6971**

**ESTUDOS DE CORAIS MACIÇOS E MODELAMENTO  
NUMÉRICO DE DINÂMICA POPULACIONAL**

Rodrigo Carvalho Chagas

Relatório Final de Projeto de Iniciação Científica  
(PIBIC/CNPq/INPE)

INPE  
São José dos Campos  
2004



MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS

## **ESTUDOS DE CORAIS MACIÇOS E MODELAMENTO NUMÉRICO DE DINÂMICA POPULACIONAL**

### **RELATÓRIO FINAL DE PROJETO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA (PIBIC/CNPq/INPE)**

**Rodrigo Carvalho Chagas (UNITAU, Bolsista PIBIC/CNPq)**  
E-mail: carvalho@dge.inpe.br

**Dr. Abraham Chian-Long Chian (DGE/INPE, Orientador)**  
E-mail: achian@dge.inpe.br

#### **COLABORADORES**

**Dr. Erico Luiz Rempel (DGE/INPE)**

**Maio de 2004**

## **SUMÁRIO**

### **1 INTRODUÇÃO**

### **2 RECIFES DE CORAL**

- 2.1 Associação simbiótica entre corais e zooxanthellae
- 2.2 Fatores limitantes do crescimento dos recifes
- 2.3 Distribuição geográfica e tipos de recifes
- 2.4 Reprodução
- 2.5 Interações biológicas e estrutura comunitária dos recifes
- 2.6 Mutualismo envolvendo corais
- 2.7 Defesa contra predação
- 2.8 Danos causados pelo homem

### **3 MODELOS DE FORMAÇÃO DE BANDAS DE DENSIDADE EM CORAIS MACIÇOS**

- 3.1 Os modelos
- 3.2 Comportamento dos modelos
  - 3.2.1 O aparecimento do padrão de densificação anual

### **4 SISTEMAS DINÂMICOS**

- 4.1 Introdução em sistemas dinâmicos
- 4.2 A equação diferencial finita linear
  - 4.2.1 Comportamento da equação linear

- 4.2.2 Decaimento
- 4.2.3 Crescimento
- 4.2.4 Comportamento de estado estável
- 4.2.5 Decaimento alternante
- 4.2.6 Crescimento alternante
- 4.3 Método de iteração numérica
- 4.4 Equações diferenciais finitas não-lineares
- 4.5 Estados estáveis e sua sustentabilidade
  - 4.5.1 Encontrando-se pontos fixos
  - 4.5.2 Estabilidade local dos pontos fixos
  - 4.5.3 Comportamento transiente e assintótico
  - 4.5.4 Estabilidade e iteração numérica
  - 4.5.5 Estabilidade local de pontos fixos
- 4.6 Ciclos
  - 4.6.1 Estabilidade dos ciclos
- 4.7 Caos
  - 4.7.1 Definição de caos
  - 4.7.2 Crises
  - 4.7.3 Bifurcações

## **5 MATERIAL E MÉTODOS**

## **6 RESULTADOS E DISCUSSÃO**

- 6.1 Série temporais
- 6.2 Diagrama de bifurcação
- 6.3 Intermitências
  - 6.3.1 Intermitência Pomeau-Manneville Tipo-I
  - 6.3.2 Intermitência Induzida por Crise

## **7 CONCLUSÃO**

## **8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

## 1 INTRODUÇÃO

A previsão das mudanças climáticas futuras depende de saber e entender o que tem acontecido com o clima no passado e no presente. Por exemplo, o monitoramento da temperatura global é tal que deve-se esperar que a temperatura aumente com o aumento da emissão de gases causadores do efeito estufa. De qualquer forma, registros instrumentais precisos de condições atmosféricas e climáticas nos levam a um período de tempo curto, insuficiente para julgar se essas recentes observações de elevação na temperatura global são normais ou não. Similarmente há preocupação nacional e internacional sobre a degradação de recifes de corais, mas observações e medidas detalhadas sobre o ambiente que os cerca cobrem somente os últimos 20 anos em países como a Austrália, enquanto que no Brasil esses dados são praticamente inexistentes. O problema é o mesmo em ambos os casos, necessita-se de registros mais longos para se conhecer melhor o passado para avaliar o presente e aprimorar as técnicas em utilização para previsão do clima futuro (Lough & Barnes, 1997; Leão, Kikuchi & Testa, 2003).

Há organismos como as árvores e os corais maciços que armazenam um registro de suas respostas a estímulos do meio ambiente e o tempo em que essas respostas ocorreram, tornando-se imprescindíveis ferramentas para a reconstrução do clima do passado. Os corais maciços são formados por esqueletos rígidos constituídos principalmente de carbonato de cálcio e padronizados por bandas de crescimento que possuem o potencial de prover informações sobre o clima de vários séculos passados (Knutson, Buddemier & Smith, 1972). No Brasil, estudos na área de bandas de densidade de corais começam a ser feitos por um grupo de pesquisadores das Universidades Estadual do Rio de Janeiro e Federal da Bahia. Testes, semelhantes aos realizados por grupos de outros países, utilizando-se raio x em fatias extraídas de várias espécies de corais maciços brasileiros estão sendo conduzidos por eles. Hoje, há grupos em países como Estados Unidos e Austrália que tornaram a recuperação de registros por bandas de densidade de corais tão sofisticados e avançados quanto a ciência da dendroclimatologia (ciência que realiza recuperação de registros climáticos através de anéis de árvores). Há também métodos geológicos de recuperação de registros climáticos com precisão anual como, por exemplo,

cilindros de gelo, mas não são úteis para regiões tropicais. As regiões oceânicas tropicais são o centro do sistema climático global, pois originam oscilações climáticas como as provocadas pelo fenômeno El-Niño. Informações sobre essas áreas preencherão um grande vazio nos registros atuais. A recuperação de registros de oceanos tropicais pode também trazer novas informações sobre o El Niño-Southern Oscillation, que é a origem da curta variabilidade climática (2-10 anos) em regiões extratropicais e tropicais; bem como prover uma base de manejo para evitar a extinção de milhares de espécies de organismos marinhos vertebrados e invertebrados que vivem associados ao recifes de corais, que constituem, de longe, o mais rico ecossistema marinho da Terra (Lenvington, 1995).

Os corais maciços são colônias formadas por milhares de minúsculos animais (entre 1 e 3mm de altura) fixos que se alimentam através de tentáculos e vivem simbioticamente associados à algas chamadas zooxanthellae. As bandas de densidade dos corais começam a ser formadas a alguns milímetros abaixo da camada mais externa do coral. Os esqueletos dos corais são construções formadas por vários elementos esqueléticos verticais atados horizontalmente. Os pólipos e outros animais que vivem em associação com os corais, ocupam a camada mais externa do esqueleto, de alguns milímetros de espessura (também conhecida como tecido). O animal estende os elementos verticais como uma espécie de andaime. Ele depois engrossa essa armação, sedimenta-a e a amarra com os elementos esqueléticos horizontais. O coral estende sua armação durante a noite e depois a sedimenta durante o dia quando a fotossíntese das algas que ocupam seu tecido ajudam no processo de formação esquelético. Esse recuo do tecido ocorre em um dia ou então depois da lua cheia.

Nos corais mais investigados em estudos de registros, o tecido ocupa uma profundidade do esqueleto equivalente à extensão de seis meses. Isso quer dizer que a armação de seis meses de extensão ocupada pelo animal no verão, quando a produção esquelética é mais rápida, vem a ser mais espessa e sedimentada do que a ocupada por ele no inverno. Maior espessamento e sedimentação produzem esqueletos mais densos. Em corais com tecidos finos as bandas de densidade podem parecer ser formadas no verão enquanto em tecidos espessos elas parecem ser formadas no inverno. O aumento mensal da base da camada tecidual complica ainda mais o estudo, pois acrescenta bandas de densidade mensal ao ciclo

de densidade anual. O esqueleto na base da camada de tecido irá engrossar por um mês a mais do que o esqueleto mais abaixo da camada de tecido. A inabilidade de decidir se o esqueleto mais denso se forma no verão ou inverno, a considerável variabilidade na aparência das bandas anuais e a presença de bandas mensais no esqueleto de corais levam a pouca confiança na fidelidade dos registros em corais brasileiros. (Lenvington, 1995; Leão, Kikuchi & Testa, 2003)).

O entendimento dos ritmos fisiológicos, tais como o da formação de bandas de crescimento em corais pode ser auxiliado por estudos de matemática e fisiologia; particularmente por um ramo da matemática chamado de dinâmica não-linear ou caos (Glass, 1988). Nos últimos 30 anos cientistas biológicos, físicos e matemáticos têm dado importância ao estudo do caos em organismos vivos justamente por serem sistemas complexos como o são os corais. Popularmente refere-se a caos como sinônimo de ruído, no entanto, tecnicamente há uma grande diferença. Basicamente, caos é a aleatoriedade ou irregularidade gerada por um sistema determinístico (Glass, 1988). Por essa razão, o caos é observado até na completa ausência de ruído proveniente do meio. Um dos aspectos mais importantes do caos é o de que ele é sensivelmente dependente das condições iniciais, portanto, se iterarmos 2 valores iniciais com valores ligeiramente diferentes, suas órbitas divergirão exponencialmente com o tempo. No entanto, uma vez dada a condição inicial é possível prever a dinâmica com relação ao tempo (Glass, 1988). Em outras palavras, são equações que permitem, uma vez dada a condição inicial, iterá-las em um período de tempo estipulado afim de prever as condições seguintes.

O presente trabalho é dividido em duas partes. A primeira parte apresenta um estudo de corais e de modelos de crescimento de bandas de densidade. A segunda parte apresenta um estudo sobre o mapa logístico, modelo numérico genérico temporal para analisar a dinâmica populacional. Esse modelo pode exibir um comportamento caótico.

## 2. RECIFES DE CORAIS

Os recifes de corais são fortes estruturas que constituem o mais diversificado e complexo habitat marinho. Eles abrigam mais espécies por unidade de área do que qualquer outro ambiente marinho, e cientistas estimam que ainda há de um a oito milhões de espécies desconhecidas vivendo nos e recifes ou em volta deles (Reaka-Kudla, 1997). Muitas drogas, como possíveis curas para o câncer, artrite e infecções têm sido desenvolvidas a partir de animais e plantas que habitam os recifes. Tal biodiversidade encontrada nos recifes é considerada como uma chave para o descobrimento de novas curas no futuro. Os recifes também provêm uma incrível renda econômica de US\$ 375 bilhões por ano, e no entanto ocupam apenas cerca de menos de um por cento da superfície terrestre (Costanza et al., 1997). Eles contribuem para a economia local através de turismo, gerando milhares de empregos em hotéis, restaurantes e outros negócios como companhias de mergulho, implementados em áreas próximas a recifes. Segundo Johns e colaboradores (2001), a visitação de milhares de pessoas somente aos recifes da Flórida, todo o ano, rende cerca de US\$ 7.1 bilhões. Além disso, os recifes servem como um escudo contra a ação direta das ondas do mar, protegendo pessoas e casas, e prevenindo erosões em áreas litorâneas. Estima-se que, em todo o mundo, 500 milhões de pessoas vivam ao longo de costas margeadas por recifes de corais e se beneficiem de sua produção e proteção.



Fig.1. Existem cerca de 4000 espécies de peixes, 800 espécies de corais e centenas de outras espécies, como caracóis, caranguejos e anêmonas que habitam nos recifes.

A construção da resistente estrutura dos recifes é auxiliada por algas que vivem em associação simbiótica com corais construtores de recifes, as zooxanthellae. Outros organismos, tais como as algas coralinas e as esponjas, também contribuem, combinadas com processos de cimentação, para o crescimento do recife. Os organismos dominantes do processo de crescimento são chamados de construtores do esqueleto, pois eles provêm a matriz do recife em crescimento. Os corais e as algas coralinas, por exemplo, precipitam carbonato de cálcio, enquanto as esponjas construtoras do esqueleto podem também secretar sílica. Esses organismos, e muitos outros que colaboram para o crescimento do recife, vivem freqüentemente cimentados entre si, formando uma camada viva que ocupa toda a superfície do recife. O lento processo de precipitação move essa camada do recife para cima, em direção à superfície do mar, acrescentando novas camadas de sedimento sob ela.

A sobreposição de camadas de sedimento, as áreas fortemente sombreadas por colônias de corais que crescem como torres e a superfície irregular, mostram a complexidade topográfica que atrai milhares de espécies de peixes e invertebrados em busca de habitat seguro e abundância de alimento nos recifes. A ampla diversidade de organismos que vivem associados aos recifes e a complexa interação desenvolvida entre eles, faz com que esses sejam comparados às florestas tropicais e sejam de longe os mais ricos habitats marinhos. Normalmente os recifes possuem centenas de espécies de caracóis, dezenas de espécies de corais e centenas de espécies de peixes.

A maioria dos animais do filo Cnidária vive nos recifes, porém os principais responsáveis pela sedimentação são os corais secretantes, pertencentes ao grupo Scleractinia. A maior parte dos corais desse grupo é colonial, ocorrendo poucas vezes de modo solitário. De ambos os modos, o coral é formado por pólipos, estando presentes de um a milhares (como é no caso dos corais coloniais). Medem em média vinte e cinco centímetros quando são solitários e de um a três milímetros quando são encontrados em colônias. Cada pólipos tem um estômago com uma única abertura, a boca, que é circundada por tentáculos. Esses tentáculos são utilizados para alimentação, defesa e remoção de sujeira. O alimento é

introduzido através da boca. A excreta também é eliminada pela mesma abertura (Barnes, R.D., 1995; Levinton, 1995).

Os corais, alimentam-se, normalmente à noite, através de seus tentáculos, armados com nematocistos, utilizando-os para capturar minúsculas presas no zooplâncton ou pequenos peixes, que em seguida serão digeridas no estômago. Os nematocistos são capazes de expelir toxinas, freqüentemente letais à presa (Barnes, R.D., 1995). Finas partículas capturadas por meio de um filme de muco em seus tentáculos, também são transportadas à boca para serem ingeridas (Barnes and Hughes, 1999). As zooxanthellae contribuem na nutrição dos corais. Sabe-se que a taxa de calcificação aumenta de acordo com o aumento da nutrição, portanto, os corais chamados Hermatípicos (que possuem alta concentração de zooxanthellae), são importantes no processo de crescimento dos recifes.

Os corais formadores de recifes podem ser divididos em dois principais grupos, maciços e ramificados. Os corais maciços possuem crescimento lento, cerca de um centímetro por ano, e possuem a forma irregular, semelhante à de um monte. Os corais ramificados crescem rapidamente, em média dez cm a cada trinta e seis dias, e normalmente possuem duas formas, ou de três galhos ou de chifre de alce. Os corais ramificados podem ser quebrados ou danificados por tempestades, no entanto seus fragmentos podem originar novas colônias por brotamento (Levinton, 1995).

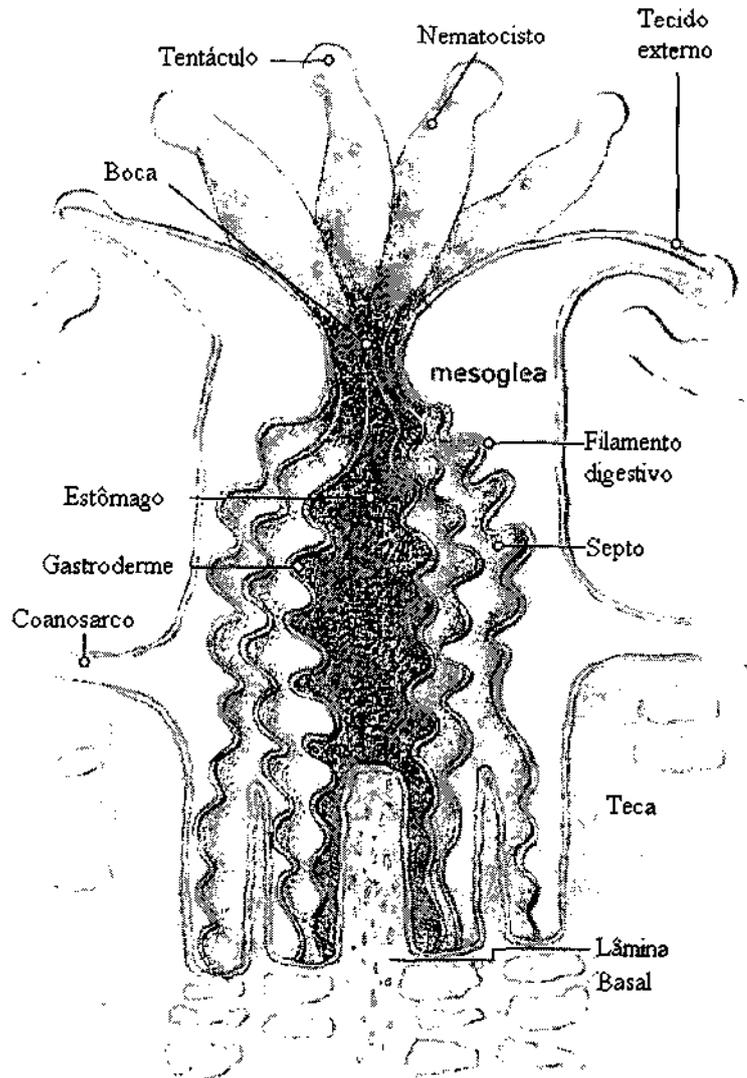


Fig. 2. Anatomia de um pólipo. A maior parte do pólipo é constituída de um estômago preenchido por filamentos digestivos. Os pólipos secretores de carbonato de cálcio são protegidos por um cálice formado em volta de seu corpo. A lâmina basal é a base do cálice, onde o pólipo se fixa. Os muros que recobrem o cálice são chamados de teca. Os coanosarcos conectam um pólipo ao outro, fazendo com que o coral seja um organismo colonial.

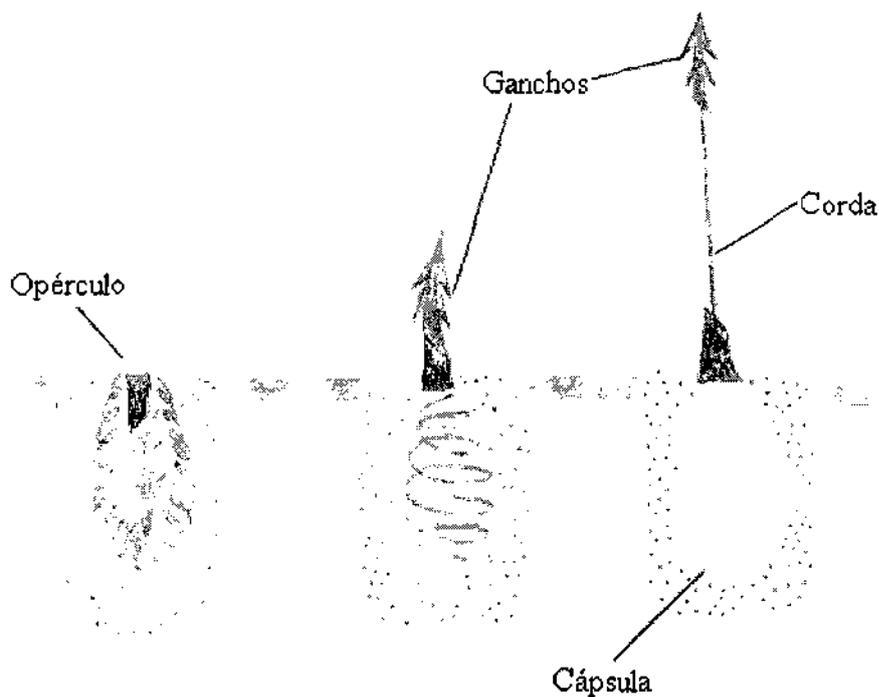


Fig. 3. Anatomia de um nematocisto. O diagrama também mostra a seqüência de disparo de um nematocisto. À esquerda, o nematocisto está dentro de sua cápsula. A corda está guardada sob pressão, envolta à uma barba. Quando um presa em potencial entra em contato com os tentáculos de um pólipos, o nematocisto é estimulado. Isso faz com que o opérculo se abra e ejete a barba. (imagem central). Na imagem da direita, a corda está totalmente estendida. A barba penetra a presa e injeta veneno, depois a corda é recolhida para dentro da cápsula novamente.



Fig. 4. Vista em "close" de parte de um coral *Acropora formosa* pertencente ao atol de Enewetak. Todo esse pedaço mede cerca de 25mm e cada "copo" é um indivíduo (pólipos).

## 2.1 ASSOCIAÇÃO SIMBIÓTICA ENTRE CORAIS E ZOOXANTHELLAE

As zooxanthellae cumprem um papel importante como fonte de nutrientes para os corais construtores de recifes. Esse mutualismo é a principal força de crescimento dos recifes. A força dessa associação é tal que os corais Hermatípicos (que possuem zooxanthellae em alta quantidade) respondem aos estímulos do meio de maneiras semelhantes a plantas. O que acaba tornando o crescimento dos corais, e até mesmo dos recifes, extremamente dependente de luz. A alta produtividade energética dos recifes é, portanto, devida grandemente às atividades fotossintéticas das zooxanthellae.

As zooxanthellae são algas unicelulares especializadas, derivadas de organismos chamados dinoflagelados. Elas vivem intracelularmente nos tecidos endodérmicos dos corais Scleractinea. Vivem em maior concentração nos tentáculos.

As zooxanthellae beneficiam-se nessa associação provavelmente obtendo nutrientes provenientes da excreta dos corais e se refugiando contra choques mecânicos. O benefícios recebidos pelos corais são incertos: 1- são ajudados pelas zooxanthellae na remoção de excreta; 2- recebem oxigenação proveniente da fotossíntese; 3- são nutridos pela transferência de carboidratos resultantes da fotossíntese; 4- têm a taxa de calcificação e consequentemente a de crescimento aumentada; 5- são auxiliados na síntese de lipídeos. As duas primeiras hipóteses não são razoáveis, pois os corais vivem em águas limpas e abundantes que removem as excretas e trazem oxigênio. Pode-se comprovar que os corais são nutridos pelos carboidratos fotossintetizados pelas zooxanthellae através do fornecimento de bicarbonato marcado com  $^{14}\text{C}$  durante a fotossíntese. Após o término da fotossíntese, constata-se que grande parte dos carboidratos é transferido para os tecidos dos corais. Para a visualização desses carboidratos é utilizada uma técnica conhecida como autoradiografia, que consiste em colocar uma fatia do coral do experimento sobre um filme sensível a radiação. O  $^{14}\text{C}$ , irá então reagir com o filme, emanando radiação.

Embora todos os corais Hermatípicos recebam carboidratos das zooxanthellae, utilizam-se ainda de seus tentáculos e nematocistos para captura de presas no zooplâncton. O carbono

transferido das zooxanthellae para os tecidos dos corais é suplementado com N, provavelmente proveniente da alimentação proveniente do zooplâncton. Essa suplementação gera aminoácidos, que são os blocos construtores das proteínas. Isso demonstra a necessidade da prática de nutrição complementar pelos corais Hermatípicos, que, no entanto, diminui conforme maior é o tamanho do coral. Por exemplo, a família Xenidae perdeu totalmente a habilidade de se alimentar por meio dos tentáculos, sendo portanto totalmente dependente dos nutrientes fotossintetizados pelas zooxanthellae. Pode-se relacionar a fotossíntese com a taxa de calcificação pois, através da introdução de  $^{45}\text{Ca}$  no meio, constata-se que, na presença de maior intensidade de luz, a assimilação de Ca é maior. Introduzindo-se inibidores de fotossíntese ou sombra, o contrário ocorre.

A lipogênese é extremamente acelerada na presença de luz, o que é razoavelmente devido a grande assimilação de acetato pelas zooxanthellae durante a fotossíntese. Os lipídeos são importantes para os corais pois correspondem a cerca de um terço de seu peso seco e servem, além de composição estrutural, também como provável fonte de energia (Levinton, 1995).

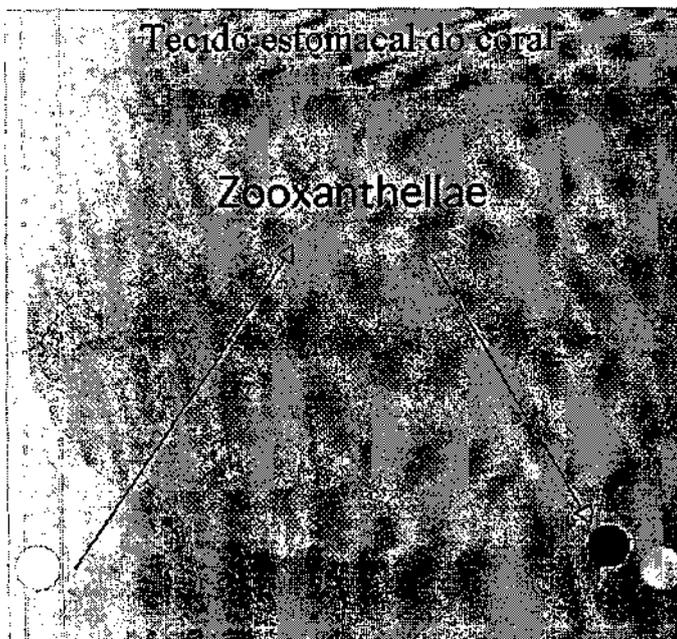


Fig. 5. Ilustração da relação mutualística entre as zooxanthellae e o coral. Círculo azul = água; amarelo =  $\text{CO}_2$ ; vermelho = oxigênio; rosa = lipídio; laranja = carboidrato. O  $\text{CO}_2$ , produto da excreta do coral, é utilizado pela zooxanthellae para a fotossíntese de carboidratos e lipídios. Essa reciclagem de nutrientes é a principal força propulsora do crescimento dos recifes.

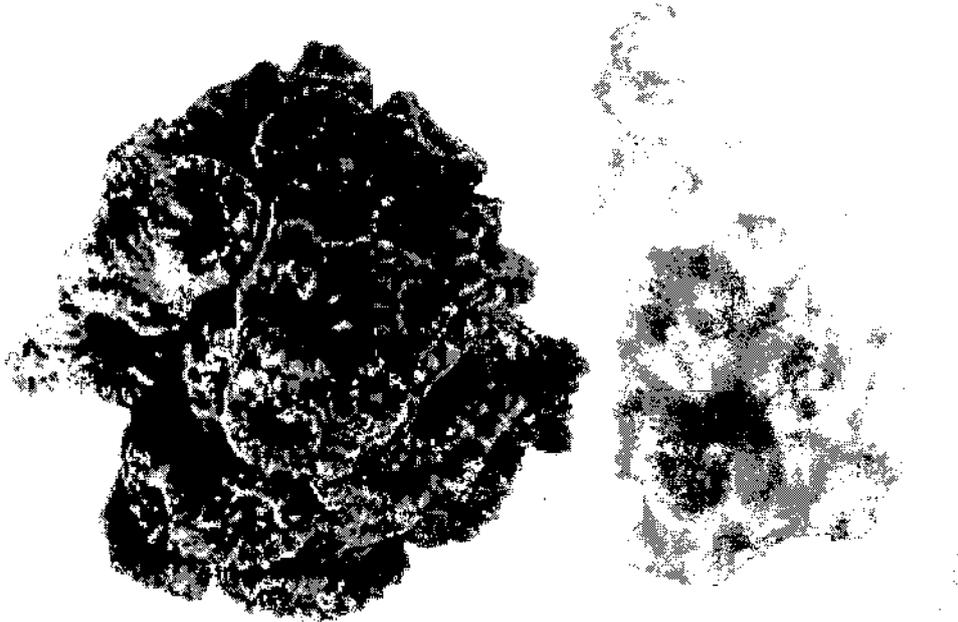


Fig. 6. Coral com zooxanthellae (esquerda) e coral branqueado.

## 2.2 FATORES LIMITANTES DO CRESCIMENTO DOS RECIFES

Os recifes são encontrados somente em águas tropicais e subtropicais, entre as latitudes 30° norte e 30° sul. Grandes recifes exigem altas taxas de calcificação, que só são possíveis em águas quentes. Normalmente, eles não são encontrados em estuários tropicais, pois necessitam da salinidade encontrada em mar aberto.

Devido à associação dos corais construtores de recifes com as zooxanthellae, a luz é provavelmente o fator limitante mais importante para o bom desenvolvimento de um recife. Devido à baixa intensidade da luz em profundidades abaixo de 25-50m, a atividade dos corais construtores cessa e a manutenção dos recifes, pode ser feita por esponjas cimentantes.

Pelo fato de o crescimento dos corais ser intrinsecamente relacionado com a luz, os recifes podem ser encontrados em águas tropicais claras e rasas, onde a incidência do espectro ultra violeta (UV) da luz é mais intenso, o que é extremamente perigoso para eles. Em alguns corais foram encontradas vários tipos de pigmentos absorventes de UV, que são

produzidos em maior quantidade quando estão recebendo radiação. Em alguns corais são encontrados pigmentos negros evidentes, que também acreditam-se ser absorventes de UV.

Os corais construtores de recifes também podem ser adversamente afetados pela turgidez e a sedimentação. As águas turvas afetam a penetração de luz, tornando a fotossíntese impossível. A sedimentação encobre os corais, e impossibilita a alimentação através dos tentáculos. A sedimentação também pode causar o crescimento e a proliferação de bactérias e doenças. Porém, alguns corais, principalmente os com as superfícies mais planas, produzem grande quantidade de muco, que prendem as partículas de sedimento, que posteriormente são transportadas pelos pólipos para fora da superfície do coral. Corais eretos, normalmente interceptam menos sedimentos, e portanto, produzem menos quantidades de muco.

Os recifes tendem a se situarem em áreas com grandes ondas. Isso é benéfico, pois a água em movimento traz nutrientes e zooplâncton. Porém, há desvantagens, como no caso dos corais de chifre de alce *Acropora palmata* do Caribe, que chegam a possuir 2m e situam-se nas cristas dos recifes, que são zonas que recebem grande turbulência. Frequentemente, tempestades, ciclones ou furacões danificam colônias de corais e trazem destruição em massa para recifes.

A cimentação, processo de deposição de carbonato de cálcio pelos corais, é o processo químico que propicia o crescimento dos recifes. No entanto, a bio-erosão (reverso da cimentação) retira o carbonato de cálcio depositado pelos corais, e constitui-se mais um fator limitante do crescimento dos recifes. O processo de bio-erosão, é conduzido por peixes e invertebrados. Há peixes, como o Parrot, que raspam a superfície do recife e outros que entram em fendas ou rachaduras e aumentam-nas. Há invertebrados, como um grupo de esponjas da família Clionidae, que penetram o esqueleto através de ataques químicos. Apesar de destrutivo, o processo de bio-erosão cria novos esconderijos para organismos quem vivem associados aos recifes. A bio-erosão produz toneladas de finas partículas que são posteriormente transportadas para profundidades de até 1km (Levinton, 1995).

Os atóis e os recifes costeiros possuem uma espécie de zoneamento por profundidade. Cada zona tem seu próprio coral construtor do esqueleto dominante. No entanto, essa dominância por determinada espécie, em relação à zona, é quase inexplicável. Há alguns fatores que podem ser importantes nessa dominância, 1- força das correntes e das ondas; 2- luz; 3- sedimentos em suspensão. A competição, freqüentemente é importante para dominância.

Os corais são extremamente dependentes de luz e lugar para se fixar no recife. Por tanto, muitas espécies praticam o ato de crescerem sobre as outras, sombreando-as e dominando aquela zona de profundidade. Por exemplo, corais ramificados podem sombrear corais maciços crescendo sobre eles. No Caribe, os corais de chifre de alce *Acropora palmata* que vivem em cristas de recifes sujeitos a fortes correntes unidirecionais, crescem inclinados seguindo a direção da corrente para evitar a forte tensão exercida pela água. Um pouco mais além dessa profundidade há a zona de suporte, dominada pelos corais maciços, que formam grandes morros sulcados ou canalizados. Os canais podem ser cobertos por corais e formarem longas cavernas. Abaixo da zona de suporte há uma ampla área formada por bosques de corais chifre de veado *Acropora cervicornis*. Abaixo dessa zona, os corais são muito mais esparsos, no entanto há uma zona de corais chatos ou planos *Montastrea annularis*. Sua forma chata serve para captar a maior quantidade possível de luz a essas profundidades.

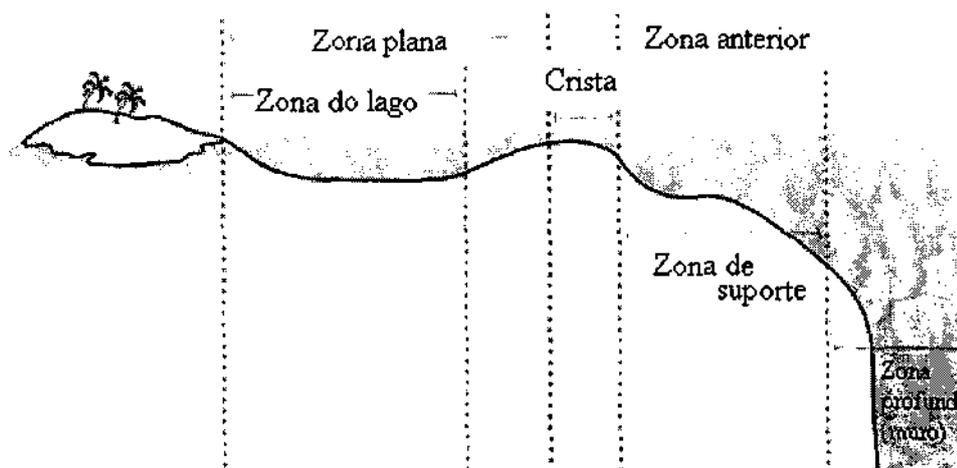


Fig. 11. Zoneamento dos recifes. À medida em que os recifes crescem, surgem perfis biogeográficos determinados.

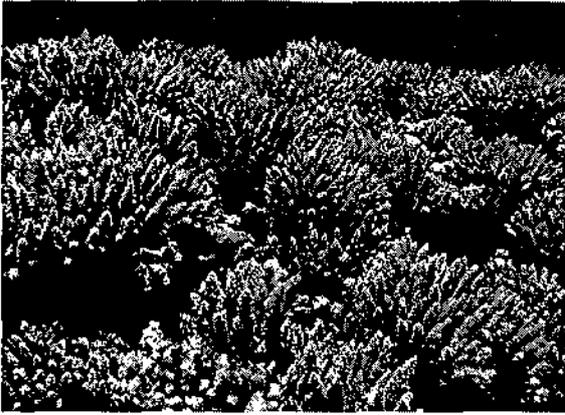


Fig. 12. Grande campo de corais ramificados da família Acroporidae, observado nos Bancos Fragata da França, um dos vários recifes formadores das cadeias de ilhas do noroeste do Hawai.

Fig. 13. Os corais de chifre de alce são membros da família Acroporidae. Têm um padrão de crescimento único, com robustos ramos. Eles possuem um crescimento geralmente rápido, com ramos crescendo cerca de 5 a 10 cm por ano. Eles normalmente vivem em áreas com grande ação de ondas.

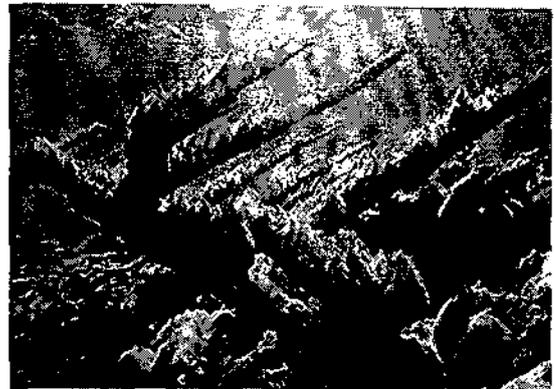


Fig. 14. Corais que formam esse tipo de superfície ampla e horizontal são chamados de corais mesa. Esse tipo de crescimento permite a eles maior contato com a coluna d'água e com a luz, favorecendo as zooxanthellae e a tomada de alimento pelos pólipos.



Fig. 15. Esses corais pilares foram vistos nos recifes da Flórida. Esses corais possuem um crescimento cilíndrico que lembra o formato de dedos, por isso são chamados também de corais digitados. Eles são distinguíveis se corais ramificados por não apresentarem ramos secundários. Foto: Harold Hudson.

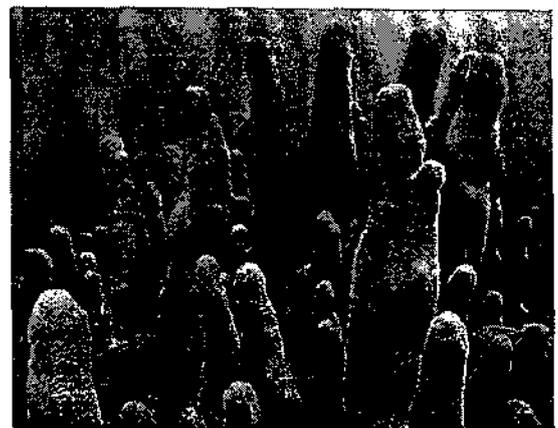


Fig. 16. Corais com formato de folhas ou flores aumentam sua superfície e suas reentrâncias servem de abrigo. FOTO: Linda Wade.

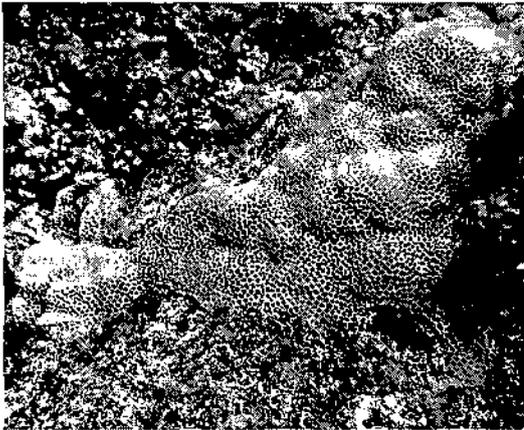
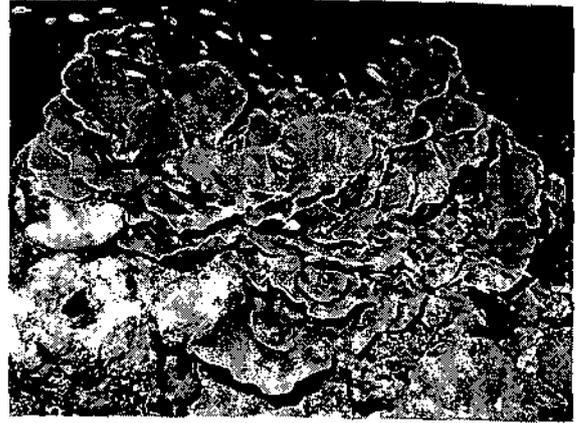


Fig. 18. Os corais maciços são estruturas em forma de pedra ou morro que possuem lento crescimento. Eles são muito estáveis e resistentes a tempestades.

Fig. 17. Corais incrustantes a possuem forma de crescimento de baixa disseminação, e normalmente se aderem a superfícies de rochas. Crescem mais em diâmetro do que em altura. São mais resistentes a danos causados por tempestades em relação aos ramificados.

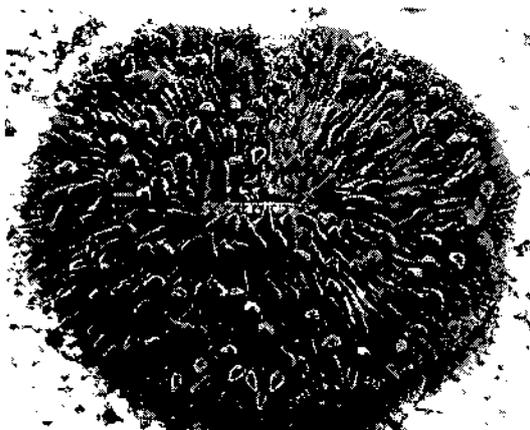
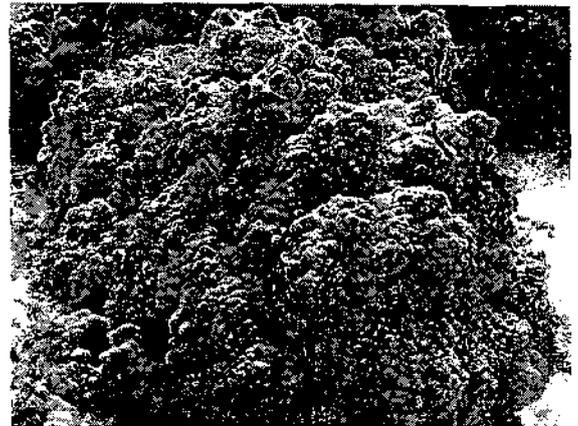


Fig. 19. Os corais cogumelo são planos ou em formato de abóbada, lembram a parte superior de um cogumelo. Muitos deles são formas solitárias vivendo fixas em algum substrato. Eles são encontrados em águas do Indo-Pacífico.

## 2.4 REPRODUÇÃO

Os corais podem se reproduzir assexuada ou sexuadamente. Na reprodução assexuada, novos clones dos pólipos originais são gerados para expandir ou iniciar novas colônias (Sumich, 1996). Isso ocorre quando um pólipo atinge determinado tamanho e divide-se. Esse processo ocorre durante toda a vida do animal (Barnes and Hughes, 1999). Cerca de três quartos de todos os corais duros produzem gametas femininos e masculinos. A maioria dessas espécies disseminam seus gametas em massa na água, afim de cobrir uma grande área (Veron, 2000). O ovo e o espermatozóide se unem para dar origem a uma larva planctônica, chamada de plânula. Um grande número de larvas é produzido para compensar a perda produzida por predadores, fortes correntes ou intempéries do meio. O período entre a produção da larva e sua fixação ao substrato é um período de grande mortalidade entre os corais (Barnes and Hughes, 1999).

Os corais costumam lançar seus gametas na coluna d'água em sincronia com outras espécies. Normalmente, as larvas tendem a retornar e se fixarem na parte do recife de onde originaram-se. Isso ocorre pelo fato de as correntes marítimas formarem redemoinhos, que ao retornarem, trazem-nas de volta.

Na Austrália, mergulhadores observaram, após muitos mergulhos noturnos de SCUBA que mais de trinta espécies do recife liberavam gametas em massa depois de poucas noites após as luas cheias na primavera.

Acredita-se que a liberação de gametas em massas é benéfica por dois motivos, 1- aumenta a probabilidade de fecundação do ovo, devido à alta concentração de espermatozoides na água; 2- provavelmente, a fertilização em massa de várias espécies ao mesmo tempo, seja uma coincidência, pois se adaptaram a utilizar algum marco temporal, como a lua cheia, como indicador de corrente marítima favorável para facilitar o encontro e a fusão dos gametas (Levinton, 1995).

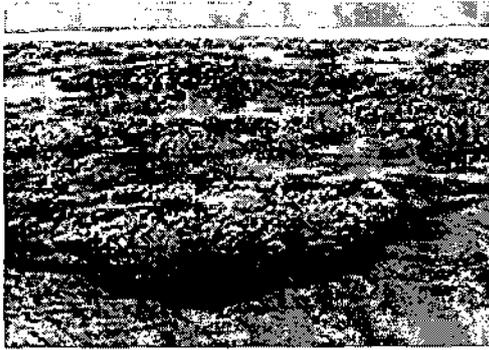


Fig. 7. Corais que crescem em locais de água rasa são os mais danificados pelo meio. Além da grande exposição aos raios UV, eles também sofrem ressecamento pelo ar atmosférico. Corais ramificados, por exemplo, podem facilmente ser quebrados por tempestades. Foto: Great Barrier Reef Marine Park Authority

### 2.3 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E TIPOS DE RECIFES

O número de espécies de corais é duas vezes maior nos recifes do Oceano Pacífico em relação ao Atlântico, sendo mais abundante no sudoeste do Pacífico. Há grande diferença na composição das espécies dos recifes dos dois oceanos. Por exemplo, antes da existência do istmo do Panamá, muitas espécies do Pacífico viviam no Mar do Caribe. Após o surgimento do istmo, as formas do Pacífico, que viviam no Caribe, foram amplamente extintas.

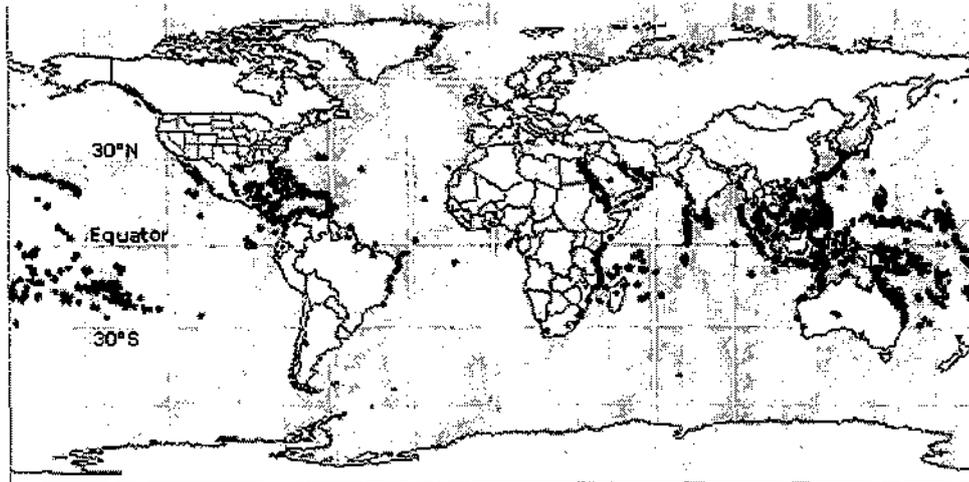


Fig. 8. Distribuição geográfica dos maiores recifes de corais do mundo (os pontos escuros).

Locais que passaram por mínimas eliminações de habitats, devido a mudanças climáticas ou mudanças no nível do mar, parecem alcançar maior nível de diversidade. Por exemplo, o sudoeste do Pacífico passou pelas menores mudanças climáticas e tem tido a mais contínua ocupação por recifes de toda a história geológica.

Os recifes podem ser divididos entre atóis e recifes costeiros. Os atóis são cadeias de ilhas (parecidas com ferraduras ou anéis) que circundam uma ilha oceânica de origem vulcânica, como um colar. São estruturas encontradas em mar aberto, pouco vistas próximas à costa continental. A maioria está no Oceano Pacífico, poucos são encontradas no Atlântico. Os recifes costeiros são estruturas alongadas que margeiam uma costa continental. Eles podem ser gigantescas estruturas, como a Grande Barreira na costa leste da Austrália, ou um pequeno recife como os do Mar Vermelho, nas costas de Israel e Egito. Recifes de plataforma são encontrados em plataformas continentais, como os são os recifes vistos nos bancos de Bahamas.

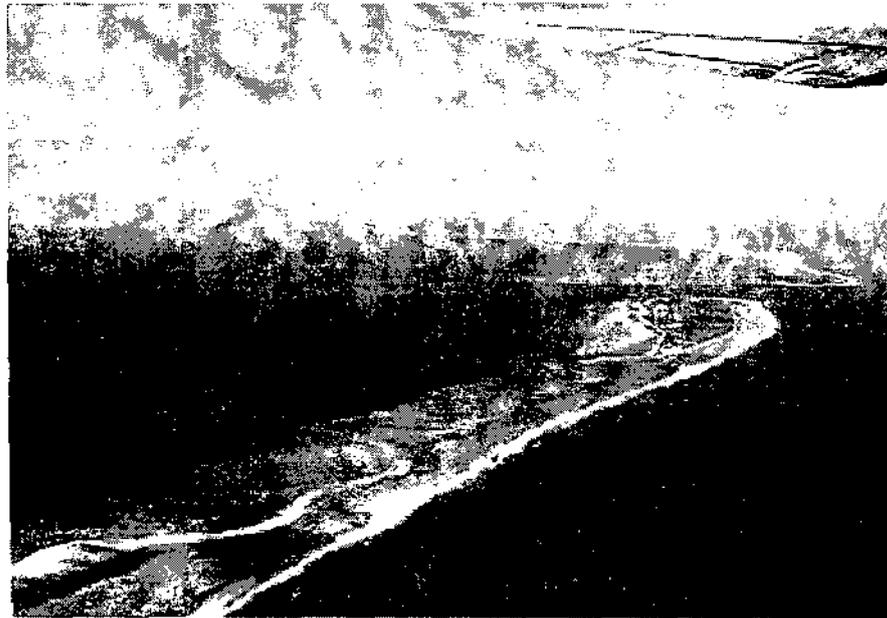


Fig. 9. Parte do atol de Enewetak nas ilhas Marshall. À esquerda está o lago formado no centro do atol e à direita o oceano.

Os atóis, se desenvolvem quando corais começam a se fixar ao redor de uma ilha oceânica e formar um pequeno recife. Pode levar até dez mil anos para que se forme esse pequeno recife. O recife continuará a se expandir nos próximos cem mil anos, se as condições forem favoráveis. Enquanto isso, normalmente, a ilha tende a se submergir, e o recife passa então a ser uma barreira. Quando então a ilha está totalmente submersa, deixando um anel de corais e um lago no centro, isso é chamado de atol. Esse processo, deve demorar, em média, trinta milhões de anos para ser concluído. Na década de cinquenta, Harry Ladd e colaboradores fizeram uma perfuração de mil e quatrocentos metros de profundidade na rocha de um atol (Enewetak) antes de encontrar rocha vulcânica. As rochas analisadas datavam do Eoceno, há cerca de quarenta a sessenta milhões de anos.

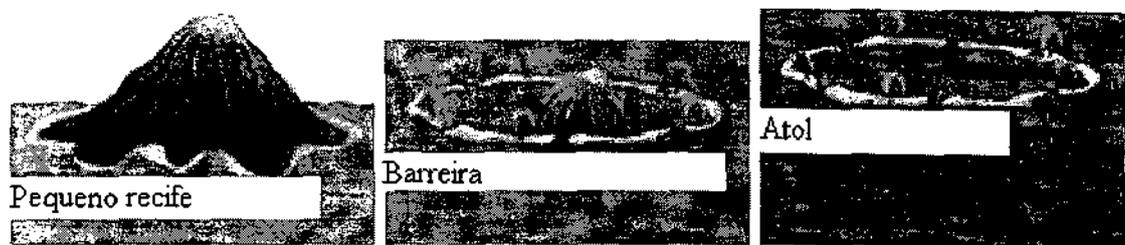


Fig. 10. Processo de formação de um atol.

Os corais costumam apresentar um crescimento maior em locais de ventos estáveis. Na face dos atóis onde há maior incidência de ventos, há maior choque de ondas e um grande acúmulo de algas vermelhas formadoras de arestas, portanto, os corais crescem melhor fora dessa zona. As arestas são formadas pela precipitação de carbonato de cálcio por essas algas e a retenção de sedimentos pelas algas vermelhas coralinas. Essas arestas acabam servindo de proteção para uma superfície plana abundante em pequenas colônias de corais.

Os recifes costeiros crescem paralelamente às margens da praia e têm diversas origens. Por exemplo, há recifes que se fixam em rochas submersas. No entanto, a formação de um recife costeiro se deve ao conjunto dos sucessivos crescimentos do recife quando o nível do mar subia, e a erosão dele quando o nível do mar descia (em eras geológicas passadas). A erosão provocava fendas e cavernas por onde a água entrava e modificava, através do desgaste, a topografia do recife.

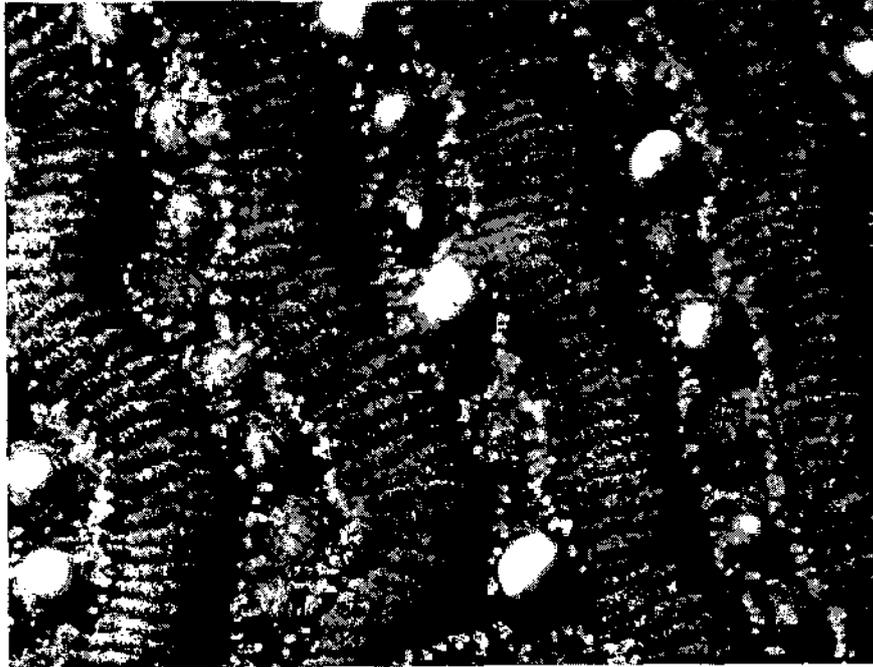


Fig. 20. Fileiras de pólipos de um coral cérebro liberando seus óvulos. Foto: Burek.



Fig. 21. Pólipos liberando espermatozoides na água. Foto: Brendan Holland.

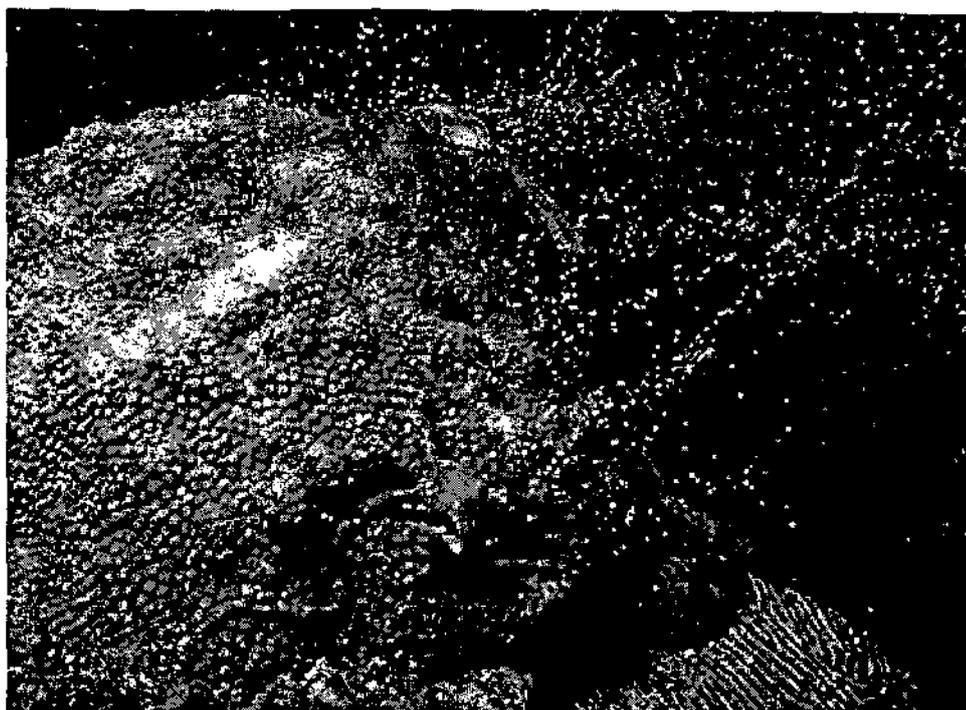


Fig. 22. Uma estrela-do-mar descansa sobre um coral enquanto ele e várias outras espécies de corais liberam milhares de óvulos e espermatozoides simultaneamente na coluna d'água. Foto: Emma Hickerson.

## **2.5 INTERAÇÕES BIOLÓGICAS E ESTRUTURA COMUNITÁRIA DOS RECIFES**

Locais do recife onde se acumulam sedimentos superficialmente, normalmente atraem a fixação de gramíneas do mar e de algas, o que pode prejudicar o crescimento do recife. Muitas espécies de animais que vivem em associação com os recifes são herbívoros e podem exercer grande influência no controle da abundância dessas espécies vegetais ou animais. Os peixes Parrot (Scaridae), por exemplo, possuem a boca especializada em arrancar as algas das rochas dos recifes. Urchins, são mais especializados, eles são capazes de desnudar um recife de suas plantas.

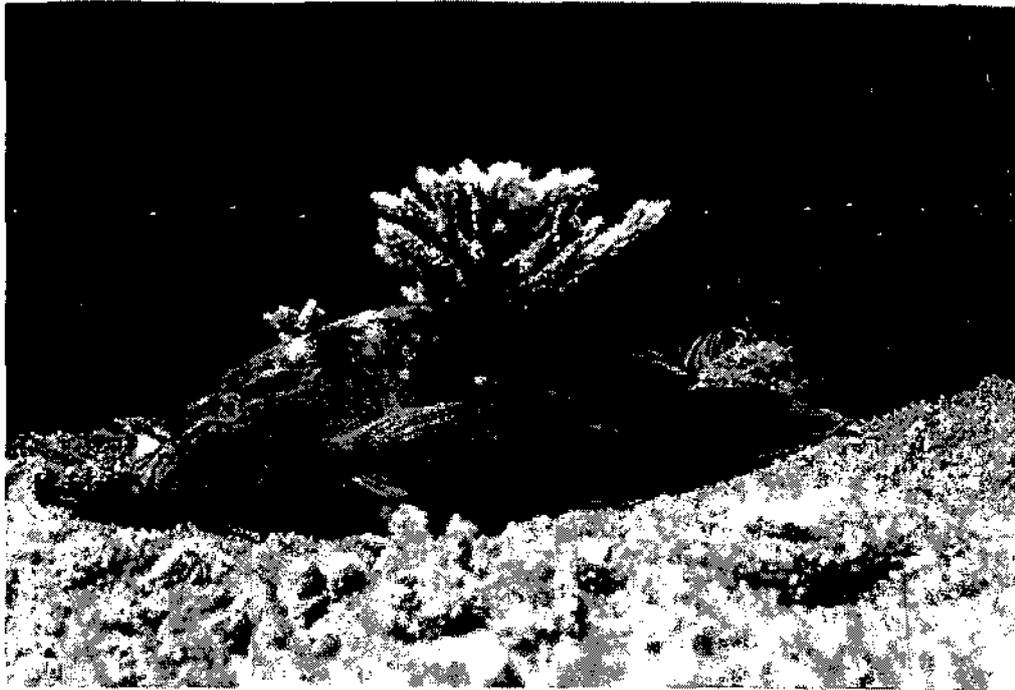


Fig. 23. Peixe Parrot (Scaridae). Esses peixes vivem associados aos recifes e possuem a boca especializada na extração de algas.

Os recifes são habitados por centenas de espécies, e o espaço está quase sempre totalmente ocupado. Muitos dos invertebrados dominantes no recife são invertebrados coloniais. As espécies vivem competindo por espaço, muitas vezes agressivamente. Muitas delas, utilizam-se da tática de crescer sobre seus vizinhos, bloqueando-lhes a luz, que é imprescindível para o crescimento por meio da simbiose com a alga fotossintetizante zooxanthellae. Há outro meio importante de competição, no qual um indivíduo digere seu vizinho, a digestão interespecífica. Judith Lang (1973), foi quem observou esse fenômeno pela primeira vez, através de um experimento no qual duas espécies de coral do gênero *scolymia* foram colocadas lado a lado. Após muitas horas uma das duas espécies havia digerido parte da outra espécie por meio da projeção de filamentos mesentéricos através do outro indivíduo.

Geralmente, as espécies que crescem mais devagar, possuem maior capacidade de digerir seu vizinhos. Algumas dessas espécies possuem longos tentáculos em forma vassoura que danificam seus vizinhos através do contato com seus nematocistos.

Membros da mesma espécie de coral fundem-se quando se encostam. A fusão de indivíduos aumenta a taxa de sobrevivência da colônia, pois reduz o perímetro aberto para predadores ou competidores.

Centenas de espécies de invertebrados coexistem sob ou em cavernas de corais achatados do gênero *Agaricia* no Caribe. Essas espécies coexistem nesses locais pois há uma espécie de empate na competição. Apesar do espaço ser quase completamente ocupado, as espécies maiores não podem encobrir totalmente as menores, pois essas são venenosas; outras espécies também não permitem a aproximação pois possuem longos tentáculos em forma de vassoura ou realizam a digestão interespecífica.

Devido à grande diversidade de competidores, à complexidade das interações entre as espécies, e aos distúrbios que ocorrem em pequenas escalas, não é razoável dizer que recifes de corais possam ser controlados por uma espécie chave.

Ao longo das eras geológicas os recifes passaram por muitas mudanças catastróficas. A elevação e a diminuição do nível do mar durante as últimos centenas de milhares de anos trouxeram muitos distúrbios; muitos recifes não conseguiram se manter durante a elevação do nível do mar. O decréscimo do nível do mar causou elevada erosão nos recifes. Nos dias de hoje, muitos recifes têm sido devastados por furacões e tempestades severas. Por exemplo, por duas vezes os recifes jamaicanos da costa norte foram atingidos por furacões e a recuperação levará muitos anos (década de 70 - Allen e 1998 - Gilbert). No Pacífico, frequentemente recifes são atingidos por ciclones, e corais cérebro são arrancados inteiros.

Muitas vezes, recifes e corais são devastados pela superpopulação de predadores, como aconteceu na década de 60, quando a estrela do mar coroa de espinhos *Acanthaster planci* atacou recifes e corais do Pacífico. Ainda levarão anos para que os recifes do Pacífico se

recuperem, pois os locais vazios foram ocupados por algas que não permitem o crescimento de corais nos recifes.

O *El-niño* tem trazido drásticos efeitos para os recifes do leste equatorial do Pacífico e outras regiões, pois traz água quente e pobre em nutrientes para as regiões dos recifes (Douglas, 2003).

Doenças em animais que vivem associados aos recifes podem mudar o padrão de dominância no recife. Por exemplo, o *Diadema antillarum*, peixe especializado em raspar os recifes teve sua tão evidente população dizimada quase em cem por cento no período de um ano na costa do Panamá. Acredita-se que a doença tenha tido hospedeiro específico (por não ter contaminado outras espécies) e tenha sido disseminada pelas correntes marítimas.

Muitas vezes, doenças em corais, levam ao fenômeno conhecido como branqueamento (Douglas, 2003). Tal fenômeno consiste na expulsão das zooxanthellae por alguma espécie de reação fisiológica praticada pelo coral, como aquecimento por exemplo. O fenômeno *El-niño* tem sido associado aos fenômenos de branqueamento dos corais pelo fato do aumento da temperatura da superfície do mar. O branqueamento também é observado em locais onde a água é clara e estável, levando também à conclusão de que a radiação UV também pode ser um causador do branqueamento.

A doença da banda preta, causada pela cianobactéria *Phormidium corallyticum*, tem atingido muitos corais do Atlântico especialmente na Flórida. Acredita-se que está havendo um enfraquecimento dos corais em relação à essa doença. A doença tem a característica de desprender o tecido do coral de seu esqueleto de carbonato de cálcio, através de um denso entrelaçamento de filamentos negros (Levinton, 1995).

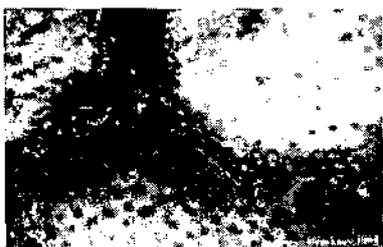


Fig. 24. Doença da banda preta. Foto: A. Bruckner.

## 2.6 MUTUALISMO ENVOLVENDO CORAIS

Muitos dos relacionamentos que ocorrem nos recifes de corais envolvem espécies diferentes. Normalmente uma espécie móvel e pequena busca refúgio dentro das fendas ou sulcos de uma grande espécie sésil. Comumente um sulco é habitado por muitas espécies. Muitas dessas relações, aparentemente comensais, são mutualistas. Por exemplo, *Pocillopora damicornis*, um tipo de coral ramificado do Pacífico abriga um grupo de espécies de caranguejos, siris e peixes. Quando a estrela-do-mar coroa-de-espinhos, maior predador desse coral, avança para predá-lo, os caranguejos e siris emergem das fendas e atacam-no.

Os peixes palhaço da família Pomacentridae vivem entre os tentáculos de grandes anêmonas tropicais. Ele se envolve no muco da anêmona, fazendo com que ela não o perceba como uma presa. A relação é mutualística pois o peixe se alimenta de excrementos e tecidos mortos da anêmona, bem como dos restos de suas presas, realizando um trabalho de limpeza para ela. Além disso, a anêmona se beneficia do forte comportamento territorialista do peixe palhaço que acaba espantando alguns predadores das anêmonas. Enquanto isso, o peixe ganha abrigo e alimentação.



Fig. 25. Peixe palhaço da família Pomacentridae.

Peixes como o *Labroides dimidiatus* e siris realizam o mais claro mutualismo dos recifes. Eles mantêm outros peixes limpos, comendo seus ectoparasitas. Essa espécie de peixe atrai outros peixes que estejam “interessados” em se limparem, através de característicos movimentos ondulatórios de seu corpo (Levinton, 1995).



Fig. 26. Um *Labroides dimidiatus* limpando um peixe palhaço marrom da família Pomacentridae.

## 2.7 DEFESA CONTRA PREDACÃO

Apesar de muitos peixes e invertebrados passarem maior parte do dia a salvo em sulcos e fendas do recife, muitos estão expostos a predadores a todo o momento. Apesar dos corais e outras espécies calcificantes possuírem um certo grau de defesa, seu frágil tecido ainda é exposto a predadores como a estrela-do-mar, caracóis e poliquetas.

Muitas espécies viventes em recifes adquiriram fortes armas químicas contra predadores. Por exemplo, o tunicado caribenho *Phallusia nigra* tem vacúolos de ácido cheios de ácido sulfúrico. Muitas espécies possuem o metal tóxico vanádio como arma. Muitos pepinos do mar produzem triterpeno glicosídeos que matam o peixe, após sua ingestão.

Muitos dos animais venenosos são evidentes e podem ser detectados de longe pelo mal cheiro. Normalmente os animais venenosos tropicais são vermelho brilhantes ou amarelos. O tunicado panamenho *Rhopalea birklandii* é ácido e possui cor brilhante azul elétrico. Normalmente a defesa contra predação ocorre pelo fato de que ao experimentar uma presa tóxica, o predador não tente comer mais indivíduos daquela espécie (Levinton, 1995).

## 2.8 DANOS CAUSADOS PELO HOMEM

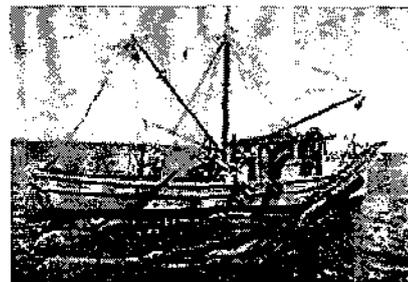
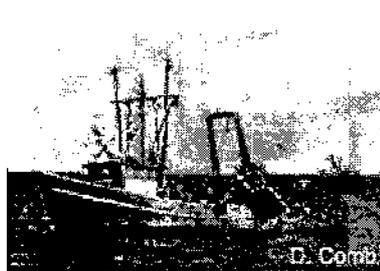
Certos tipos de pescaria podem danificar severamente os recifes. Barcos de arrasto, por exemplo, capturam os peixes arrastando redes através da superfície do oceano. Os recifes pelo caminho são todos despedaçados pela rede. Vários montes de pedra e areia são tudo o que sobram em suas trilhas. Atividades humanas são as maiores causas de risco para os recifes. Algumas exemplos de atividades humanas que colocam os recifes em risco todos os dias por todo o planeta são: poluição, pesca ilegal (utilizando dinamite ou cianeto), coleta de corais vivos para venda em aquários e exploração do mineral dos recifes para utilização em construções. (Bryant et al., 1998).

Um das mais significativas atividades é a poluição. O escoamento de poluentes para o mar pode estar relacionado a fatores tais como o desenvolvimento costeiro, a agricultura, o desflorestamento e o tratamento de água de esgoto. Esse escoamento pode conter sedimentos, nutrientes, produtos químicos, inseticidas, óleo e escombros (UVI, 2001). Quando alguns poluentes entram na água, os níveis de nutriente tendem a aumentar, promovendo o rápido crescimento de algas e outros organismos que podem sufocar os corais (Jones & Endean, 1976). Os recifes de corais também são afetados por combustíveis, determinados tipos de tintas e revestimentos (UVI, 2001). Derramamentos de petróleo nem sempre danificam os recifes, porque normalmente ele tende a ficar na superfície do mar, e muito dele se evapora em alguns dias. No entanto, se o derramamento ocorrer enquanto os corais estiverem liberando gametas, os espermatozoides e os ovos podem ser danificados, pois eles flutuam próximo à superfície durante certo tempo antes de afundar. Então, a poluição por óleos pode, além de comprometer a qualidade da água, causar insucesso reprodutivo, deixando os recifes suscetíveis a outros danos (Bryant, et al, 1998).

Na pesca explosiva, dinamites ou outros explosivos são detonados para que os peixes abandonem seus esconderijos. Essa prática pode danificar muitas espécies, quebrar os recifes e deixá-los estressados a ponto de expelirem sua zooxanthellae. O ato de jogar cianeto sobre recifes para capturar peixes vivos, mata os pólipos e degrada o habitat do

recife (NMFS Office of Protected Resources, 2001). Mais de 40 países são afetados pela pesca explosiva, e mais de 15 noticiam a pesca com cianeto (ICRI, 1995). Outra prática de pescaria que danifica recifes é a pescaria muro-ami, em que os recifes são golpeados com bolsas pesadas para que os peixes saiam das fendas (Bryant, et al, 1998). Frequentemente redes deixadas como entulho em áreas de distúrbio de ondas são problemáticas. Em águas rasas, os corais ficam embaraçados nessas redes e são arrancados de suas bases (Coles, 1996).

Em muitas áreas, recifes são danificados pelas atividades de coleta de corais e peixes brilhantes e coloridos para aquarismo ou troca por jóias. Muitos mergulhadores podem danificar os recifes por falta de cuidado também. Além disso, os recifes podem ser também danificados pelas âncoras jogadas por navios pesqueiros (Bryant, et al, 1998).



Figs. 27 A e B. Navios de arrasto. Realizam pesca nociva para os recifes de corais.



Fig. 29. Um pedaço de plástico preso a um coral. Ele pode, associado à corrente marítima, arrancar o coral de seu substrato.



Fig. 28. Navios encalhados em recifes podem danificar imediatamente grandes áreas, e posteriormente, com o lento vazamento de óleos e outros produtos químicos, podem prejudicar outras áreas.

### **3. MODELOS DE FORMAÇÃO DE BANDAS DE DENSIDADE EM CORAIS MACIÇOS**

Em radiografia X de fatias retiradas de um eixo de crescimento, esqueletos de grandes corais exibem variação anual de densidade que aparece como pares de bandas sub anuais de alta e baixa densidade (Barnes & Lough, 1993; Taylor, Barnes & Lough, 1993). Existem inúmeras descrições discordantes sobre este padrão na literatura, o que sugere que o aparecimento desse padrão é variável. Existem também grandes diferenças na intra-estrutura dos padrões de densidade, o que sugere que bandas sub anuais similares podem ser geradas em estações diferentes. Alguns esqueletos de grandes corais incluem um padrão de densidade de bandas finas e um padrão anual de densidade. A frequência de bandas finas sugere a formação em intervalos aproximadamente mensais. Intensidade de luz e temperatura da água do mar são fatores primários que afetam o crescimento do coral e, conseqüentemente, esses são os principais fatores utilizados para explicar a densificação anual de bandas. Barnes & Lough (1993), forneceram descrições dos mecanismos de formação desses padrões de densidade em *Porites*. Esses autores propuseram três processos de crescimento que contribuem para a formação de bandas de densidade. Primeiro, extensão por adição de novo esqueleto na superfície exterior da colônia. Segundo, espessamento do esqueleto existente através da densidade da camada do tecido. Terceiro, levantamento abrupto da margem mais baixa do tecido lateral em intervalos mensais adicionando densidade de bandas finas ao padrão existente. Adicionalmente, menos regularmente, bandas finas são geradas dentro do tecido lateral, provavelmente como um resultado da variação na calcificação pela superfície do esqueleto.

A seguir, serão explicados os três modelos matemáticos gerados a partir das descrições de Barnes e Lough (1993) que explicam as características principais da formação de bandas de densidade em corais maciços. As descrições dos mecanismos de formação de bandas de densidade são limitados a *Porites*. Nota-se, que os mecanismos em outros gêneros são similares, porém variam com a anatomia e com a arquitetura do esqueleto (Barnes & Lough, 1989). Os modelos são baseados em um ciclo anual e em uma única função forçante.

### 3.1 OS MODELOS

- (i) – o esqueleto da colônia se estende pelo crescimento da superfície exterior;
- (ii) – a armação criada pela superfície exterior é espessada de acordo com a densidade do tecido lateral;
- (iii) – o tecido mantém-se como uma camada na superfície exterior da colônia porque sua margem mais baixa é levantada abruptamente em intervalos aproximadamente mensais;

Os modelos serão descritos e discutidos na forma de uma função de crescimento do esqueleto que se maximiza no verão. A função forçante é uma curva senoidal (Equação 3.1). Uma curva senoidal seria uma simples aproximação, mas razoável, para a variação na intensidade de luz e temperatura da água do mar. Isso usualmente se maximiza no verão. Um fator ambiental único não deve definir a formação da densidade de bandas. A função forçante deve ser a resultante da variação anual de vários fatores. Uma função forçante baseada em uma senoidal:

$$F = F_0 \{ 1 + F_1 \text{sen} ( 2\pi t + \delta ) \}, \quad (3.1)$$

onde  $F_0$  é o valor médio do crescimento anual para função forçante (por exemplo, temperatura da superfície do mar ou luminosidade medidas durante um ano). Tempo é indicado por  $t$  e é em unidade de um ano.  $\delta$  é uma conveniência matemática escolhida para permitir que  $t = 0$  represente qualquer ponto no esqueleto abaixo da camada de tecido. A função forçante estará variando durante o 1º ano se  $t$  está entre 0 e 1, acima do 2º ano se  $t$  estará entre 1 e 2, e assim por diante.  $F_1$  dá a variação total na função forçante durante o ano. Os extremos são 0 e 1. Se  $F_1=0$ , não há variação e  $F = F_0$  durante o ano: Se  $F_1 = 1$  então  $F = 0$  em meados do inverno e  $F = 2 F_0$  em meados do verão (os extremos na intensidade de luz entre os pólos e o equador).

Seguindo pela função forçante, a razão da extensão do esqueleto será tomada como :

$$E = EO \{ 1 + EI \text{ sen } ( 2\pi t + \delta ) \}, \quad (3.2)$$

onde  $EO$  é a distância que o esqueleto se estende a cada ano. A extensão é devido ao crescimento vertical dos elementos do esqueleto com forma de haste que têm um diâmetro inicial (Barnes & Lough, 1993). Assim o fim da haste deve ser considerada como tendo uma área inicial ( $AI$ ). Deve-se assumir, inicialmente, que  $AI$  não muda. A razão em que os esqueletos são concrecidos ao lado destas hastes verticais (a razão do espessamento) é dada por:

$$AA = AA0 \{ 1 + AA1 \text{ sen } ( 2\pi t + \delta ) \} \quad (3.3)$$

onde  $AA0$  é o aumento da área seccional (área adicional) das hastes que devem ocorrer se o espessamento continuar pelo ano.

As variáveis  $EI$  e  $AA1$  nas equações (2.2) e (2.3) são similares a  $EI$ . Na equação (3.1). Os valores de  $EI$  e  $AA1$  maiores que 1 significariam que houve crescimento externo negativo e que, na vertical, os elementos do esqueleto com forma de haste se tornariam mais finos (diminuição da área transversal) no inverno.

Não há evidências de que os corais possam reabsorver seus esqueletos. Valores abaixo de 0 não são considerados realísticos. Nos modelos descritos aqui  $EI$  e  $AA1$  são restritos à variação de 0 a 1.

O tecido ocupa apenas alguns milímetros da superfície externa do esqueleto da colônia (Levinton, 1995). A densidade da camada de tecido (DCT) da superfície externa de Porites da Grande Barreira de Corais é em média de  $5 \pm 2$  mm e varia de 2 a 10mm (Barnes e Lough, 1992). O espessamento dos elementos do esqueleto pode ocorrer apenas dentro da camada de tecido. Grandes corais depositam essencialmente anteparos muito finos chamados “dissepiments” na margem inferior da camada de tecido. “Dissepiments” em Porites de crescimento rápido usualmente ocorrem em lâminas. O levantamento periódico

da base da camada de tecido é abrupto e leva à deposição de uma nova lâmina de “dissepiments”.

Construindo os modelos matemáticos, deve-se assumir que o tecido se projeta em lâminas e que essas lâminas são formadas em intervalos mensais, isto é, nós deve-se assumir que 12 lâminas são formadas em cada ano. Modelos matemáticos similares, porém mais complicados serviriam para colônias em que a margem inferior da camada de tecido levanta em “bolhas” (Barnes e Lough, 1993).

Considerando o caso em que a razão da extensão e a DCT permanecem constante através do ano e a margem inferior da camada de tecido é levantada gradualmente e continuamente, a área transversal total (AT) dos elementos do esqueleto vertical é dada por:

$$AT = AI + AA0 \{ 1 + AA1 ( \text{sen} ( 2\pi t + \delta ) ) \} dt \quad (3.4)$$

OU

$$AT = AI + AA0 ( \Delta t + (AA1 / \pi) \text{sen} ( 2 \pi \{ t + \Delta t/2 \} + \delta ) \text{sen} ( \pi \Delta t ) ), \quad (3.5)$$

onde  $\Delta t$  é o tempo que levaria para o esqueleto estender-se a uma distância igual ao DCT.

As equações (4) e (5) têm que ser modificadas para levar em conta o levantamento abrupto da margem inferior da camada de tecido em intervalos mensais. Tais modificações na equação (4) resultam em:

$$AT = AI + AA1 \{ 1 + AA1 \text{sen} ( 2\pi t + \delta ) \} dt, \quad (3.6)$$

onde  $t' = j * t_d$ ,  $j$  = valor inteiro de  $(t/t_d)$  e  $t_d$  = tempo médio para o esqueleto aumentar a distância entre “dissepiments” consecutivos. Em integração isso se torna:

$$AT = AI + AAO (\Delta t + t' - t) + (AAOAA1 / \pi) \sin (\pi \{ \Delta t + t' - t \}) \sin (\pi \{ \Delta t + t' + t \}) + \delta, \quad (3.7)$$

Se a taxa da extensão não é constante, a distância atual estendida (Ext) é dada por:

$$Ext = E0 \int \{ 1 + EI \sin (2\pi t + \delta) \} dt, \quad (3.8)$$

que em integração dá:

$$Ext = E0t + (E0EI / 2\pi) \{ \cos (\delta) - \cos (2\pi t + \delta) \}. \quad (3.9)$$

A relação entre área transversal total (AT) e extensão (Ext) pode ser determinada pela variação de AT e EXT para vários valores de t. Para o caso em que a razão da extensão é constante,  $EI=0$  nas equações (3.8) e (3.9). Baseado nos estudos de Barnes & Devereux (1988), assumi-se que a margem inferior da camada de tecido foi abruptamente levantada 12 vezes por ano por uma distância de 1 mm (na periodicidade lunar seria 12,4 vezes por ano).

Isso estabelece a medida do espaço de “dissepiments” consecutivos de 1mm e a razão da extensão (E0) de 12mm/ano. Estes valores foram escolhidos para se aproximar da realidade; o uso de diferentes valores teria um pequeno efeito sobre a produção dos modelos. Com  $EI = 0$ , a razão da extensão será constante (1mm/mês). Com  $EI = 1$ , a razão da extensão varia de 0 mm/mês em meados do inverno a 2mm/mês em meados do verão. A razão da extensão no inverno: verão (R) varia de nenhuma diferença (R=1;  $EI = 0$ ) a nenhuma extensão no inverno (R=0;  $EI=1$ ). Os modelos utilizados para gerar perfis da densidade do esqueleto foram baseados nas seguintes variações em parâmetros:

- (i) espessamento constante e expansão constante ( $AA1 \& EI = 0$ )
- (ii) espessamento variável e expansão constante ( $AA1 > 0, EI = 0$ )
- (iii) espessamento variável e expansão variável ( $AA1 \& EI > 0$ )

- (iv) espessamento constante e expansão variável ( $AA1 = 0, EI > 0$ )

O valor de  $1 A$  foi estabelecido para fazer 50% de AT (deposição inicial de 50% da deposição total) no caso onde  $DCT / E0 = 0.50$ . Esse valor para  $1 A$  foi usado na geração de todos os perfis de crescimento.

### 3.2 COMPORTAMENTO DOS MODELOS

#### (i) Expansão constante e espessamento constante

O modelo mais simples adotou expansão constante ( $EI=0$ ) e espessamento constante ( $AA1 = 0$ ) através da profundidade do tecido (DCT). O levantamento mensal da margem inferior da camada de tecido produziu um padrão de bandas finas de 1mm. Não houve variação anual na densidade. A diferença entre as densidades máxima e mínima de bandas finas variam com  $AA$ . A densidade absoluta variou linearmente com DCT.

#### (ii) Espessamento variável e expansão constante

A variação anual da densidade ocorreu quando a razão do espessamento foi admitido a variar com o ciclo anual da função forçante ( $AA1 > 0$ ) mas a razão da expansão foi mantida constante ( $EI = 0$ ).

A amplitude da densidade mensal fixada como, no modelo (i) acima, por  $AA0$ . A amplitude do padrão de bandagem anual variou com o espessamento do tecido: extensão anual ( $DCT/E0$ ) e com a variação intra anual em proporção à expansão ( $AA1$ ). A amplitude atingiu o pico quando  $DCT/E0=0,5$  e isso variou lunarmente com  $AA1$ .

A densidade absoluta aumentou quando DCT aumentou. Aparentemente o tempo da densidade máxima foi progressivamente deslocado pelo tempo da forçante máxima com aumento dos valores da razão de  $DCT/E0$ . A variação no espessamento ( $AA1$ ) não afetou o tempo de densidade máxima.

### **(iii) Expansão variável e espessamento variável**

A variação intra-anual na taxa de extensão ( $EI > 0$ ) distorceu a relação entre tempo e expansão (distância). Isso aconteceu porque distâncias iguais representam tempos diferentes se a taxa da expansão variar. Quando a expansão ( $EI$ ) e o espessamento ( $AA1$ ) foram admitidos a variar com a função forçante ( $EI \& AA1 > 0$ ) o padrão da densidade anual se tornou assimétrico em relação à distância, porém manteve-se simétrico em relação ao tempo. A assimetria envolveu um aumento de picos na densidade seguidos por uma diminuição gradual. O tempo aparente da densidade máxima foi como no caso (ii), portanto aumentando a variação anual na razão da extensão aumentou a distância entre deposição de esqueleto na extensão máxima. A maioria dos pesquisadores de densidade de bandas tem encontrado isso de forma conveniente a assumir que a taxa da extensão não varia significativamente através do ano (Taylor *et al*, 1993).

Admitindo que a área inicial dos elementos do esqueleto (IA) varia com o decréscimo da função forçante, o deslocamento da densidade maximiza o máximo da forçante e reduz ligeiramente a assimetria do padrão de densidade anual.

### **(iv) Expansão variável e espessamento constante**

Os resultados obtidos com esse padrão foram similares aos resultados de (i), acima. Os modelos (i) e (iv) são irrealistas pois eles não geram sinal de densidade anual. Ambos os modelos requerem espessamento constante e há fortes evidências de que o espessamento é um pouco variável. Micrografias da região do esqueleto de Porites ocupado por tecido sugere que o espessamento é um processo variável. A evidência de 3 décadas de aferimento da calcificação de corais (Barnes e Chalber, 1990) também apresenta uma figura em que a calcificação é um processo altamente variável entre colônias de corais.

Os modelos (ii) e (iii) mostram que a variação anual na densidade será máximo quando  $AA1 = 1$  (a expansão só para no inverno) e quando  $DCT/E0 = 0,5$ . As variações na densidade anual não ocorrerão quando  $DCT/E0$  for diferente de 0 ou  $DCT/E0$  for igual a 1.

Quando o espessamento da camada de tecido é maior que a extensão anual ( $DCT/E0 > 1$ ) a variação de densidade anual será o mesmo para situações equivalentes na qual o espessamento da camada de tecido é menor que a expansão anual ( $DCT/E0 < 1$ ). Por exemplo, a variação da densidade anual para  $DCT/E0=1,3$  será a mesma para  $DCT/E0=0,3$ .

Os modelos mostram que mudanças na razão da extensão inverno/verão não afetarão a variação da densidade anual ou a média da densidade anual.

### **3.2.1 O aparecimento do padrão de densificação anual**

O aparecimento desse padrão em radiografias X é descrito como: bandas alternadas escuras e claras que refletem variações cíclicas na densidade do esqueleto dos corais maciços (Knutson *et al*, 1972). A calcificação é diretamente proporcional aos modelos apresentados aqui.

Nos modelos, bandas sub anuais de diferentes espessuras foram geradas somente onde o espessamento e a extensão variaram com a função forçante ( $AA1 \& E1 > 0$ ).

A taxa de espessamento anual da camada de tecido ( $DCT/E0$ ) afetou o aparecimento do sinal de bandas de densidade anual mesmo com variações em  $AA1$  e  $E1$  (exceto quando  $E1 = A1 = 0$ , quando não há sinal anual). O sinal anual foi máximo quando ( $DCT/E0 = 0,5$ ). Não houve crescimento quando  $DCT/E0 = 1$  ou  $DCT/E0 = 0$ .

## 4. SISTEMAS DINÂMICOS

**Sistema dinâmico** é um sistema de equações que permite, em princípio, prever o futuro dando-se o passado (Glass & Mackey, 1988). Um **mapa** é um exemplo de sistema dinâmico.

### 4.1 INTRODUÇÃO

Diferentes abordagens podem ser utilizadas para estudar a variação de uma população, como a de corais, por exemplo. Pode-se fazer análises estatísticas dos dados para calcular o valor médio ou para detectar as tendências a longo prazo. Pode-se também tentar desenvolver um modelo de ecossistema detalhado e realístico, levando em conta fatores como clima, predadores, e a densidade populacional nos anos anteriores. Ou pode-se construir um modelo teórico simplificado para densidade populacional (Kaplan & Glass, 1995).

Em um modelo que descreve a variação populacional em períodos com medidas reais, o número de indivíduos em uma geração depende do número de descendentes gerados na geração anterior. O número de descendentes depende do número de indivíduos férteis vivos naquela geração. Então, o número de indivíduos em uma geração depende do número de indivíduos na geração passada. Em termos matemáticos, isso é uma relação, ou **função**,

$$N_{t+1} = f(N_t) \quad (4.1)$$

Esta equação diz simplesmente que o número de indivíduos na geração  $t + 1$  é determinado pelo (ou é *uma função de*) número de indivíduos na geração  $t$ , que é a geração anterior. Equações dessa forma, que relacionam valores em **tempos discretos**, são chamadas **equações de diferenças finitas** ou **mapas**.  $N_t$  é chamado de **estado** do sistema no tempo  $t$ .

No modelo proposto anteriormente, o objetivo é entender como o estado muda no tempo: a **dinâmica** do sistema (Kaplan & Glass, 1995; May, 1976).

Como o ecossistema do mundo real é complicado e como as medidas são imperfeitas, não se espera que um modelo como o da equação 4.1 seja capaz de reproduzir exatamente as medidas atuais de uma população. Por exemplo, pescadores destroem corais, então a população de corais é influenciada pela população de pescadores, que por sua vez, depende de uma complicada quantidade de fatores, como educação. A equação 4.1 assume que o número de indivíduos no ano  $t+1$  depende somente do número de indivíduos no ano  $t$ . Apesar de que isso não é estritamente verdade, deve servir apenas como um trabalho de aproximação (Kaplan & Glass, 1995; May, 1976).

## 4.2 O MAPA LINEAR

Supõe-se para a propagação dos indivíduos: Para cada indivíduo na geração  $t$  haverá  $R$  indivíduos na geração  $t+1$ . O mapa correspondente é

$$N_{t+1} = RN_t \quad (4.2)$$

A equação anterior é chamada de **equação linear** porque o gráfico de  $N_{t+1}$  versus  $N_t$  é uma linha reta, com uma inclinação de  $R$  (Kaplan & Glass, 1995).

A **solução** para a equação é uma seqüência de estados,  $N_1, N_2, N_3, \dots$ , que satisfazem a equação para cada valor de  $t$ . Ou seja, a solução satisfaz  $N_2 = RN_1$ ,  $N_3 = RN_2$ ,  $N_4 = RN_3$ , e assim por diante. Uma maneira de encontrar essa solução é pelo processo de **iteração**. Dado o número de indivíduos em  $N_0$  na geração inicial, pode-se calcular o número de indivíduos na próxima geração,  $N_1$ . Então, tendo calculado  $N_1$ , pode-se repetir o processo para calcular  $N_2$ . Pode-se repetir o processo tanto quanto se queira. O estado  $N_0$  é chamado de **condição inicial** (Kaplan & Glass, 1995; May, 1976).

Para a equação linear, é possível conduzir o processo de iteração usando álgebra simples. Iterando-se a equação encontra-se  $N_1, N_2, N_3$ , e assim por diante.

$$\begin{aligned}
N_1 &= RN_0, \\
N_2 &= RN_1 = R^2N_0, \\
N_3 &= RN_2 = R^2N_1 = R^3N_0, \\
&\vdots \\
&\vdots \\
&\vdots
\end{aligned}$$

Há um padrão simples aqui: ele sugere que a solução da equação poderia ser escrita como

$$N_t = R^t N_0. \quad (4.3)$$

Verifica-se que a equação acima é de fato a solução da equação 4.2 por **substituição**. Visto que a equação acima é válida para todos os valores de tempo  $t$ , ela também é válida para o tempo  $t + 1$ . Substituindo-se a variável  $t$  na equação acima por  $t + 1$ , vê-se que  $N_{t+1} = R^{t+1} N_0$ . Expandindo isso, tem-se

$$N_{t+1} = R^{t+1} N_0 = N_{t+1} = RR^t N_0 = N_{t+1} = RN_t \quad (4.4)$$

que mostra semelhança com o mapa 4.2 (Kaplan & Glass, 1995).

#### 4.2.1 Comportamento da equação linear

A equação 4.3 pode produzir vários tipos diferentes de comportamentos, dependendo do valor do parâmetro  $R$ :

##### 3.2.2 Decaimento

Quando  $0 < R < 1$ , o número de indivíduos em cada geração é menor do que o da geração anterior. Eventualmente, o número cai para zero e os indivíduos se extinguem. Visto que a

solução é uma função exponencial de tempo, esse comportamento é chamado de **decaimento exponencial** (Kaplan & Glass, 1995).

### **3.2.3 Crescimento**

Quando  $R > 1$ , a população aumenta de geração em geração sem limite. A solução é tender ao infinito (explosão). De novo, a solução é uma função exponencial, e seu comportamento é então chamado de **crescimento exponencial** (Kaplan & Glass, 1995).

### **3.2.4 Comportamento de estado estável**

Quando  $R$  é exatamente 1, a população fica no mesmo nível, ou seja, não há variação no número de indivíduos. Isto é claramente uma solução extraordinária, porque isso somente ocorre para um único, exato valor de  $R$ , enquanto que os outros tipos de soluções ocorrem para uma variedade de valores.

Os estudos dos comportamentos na população envolvem  $R > 0$ . Pois não faz sentido biológico considerar casos onde  $R < 0$  na equação 4.2. Afinal, como podem os indivíduos gerar descendentes negativos? (Kaplan & Glass, 1995; Glass & Mackey, 1988)

### **3.2.5 Decaimento alternante**

Quando  $-1 < R < 0$ , a solução para a equação 4.2 alterna entre valores positivos e negativos. Ao mesmo tempo, a amplitude da solução decai exponencialmente para zero, como observado para  $0 < R < 1$  (Kaplan & Glass, 1995).

### **3.2.6 Crescimento alternante**

Quando  $R < -1$ , a solução ainda alterna entre valores positivos e negativos. No entanto, a amplitude da solução cresce exponencialmente e “explode” ao infinito positivo ou negativo (Kaplan & Glass, 1995).

### 3.2.7 Ciclo periódico

Quando  $R$  é exatamente  $-1$ , a solução alterna entre  $N_0$  e  $-N_0$  e nem cresce nem decai em amplitude. Um ciclo periódico ocorre quando a solução se repete. Nesse caso, a solução repete-se a cada dois passos, ...,  $N_0, -N_0, N_0, -N_0, \dots$ , e então a duração do período é de dois passos temporais (Kaplan & Glass, 1995; Glass & Mackey, 1988).

### 3.3 MÉTODO DE ITERAÇÃO NUMÉRICA

É um procedimento simples, facilmente implementado em um computador ou em uma calculadora. Para ilustrar, suponha que se quisesse encontrar uma solução numérica para  $N_{t+1} = R N_t$ , com  $R = 0.9$  e  $N_0 = 100$ .

$$\begin{aligned} N_0 &= 100, \\ N_1 &= f(N_0) = 0.9 \times 100 = 90, \\ N_2 &= f(N_1) = 0.9 \times 90 = 81, \\ N_3 &= f(N_2) = 0.9 \times 81 = 72.9. \\ &\cdot \\ &\cdot \\ &\cdot \end{aligned}$$

Quando esse método é aplicado à mapa 3.2, pode-se confirmar a existência dos comportamentos encontrados algebricamente. Levando-se em conta que o método de iteração numérica requer que valores numéricos específicos sejam atribuídos para o parâmetro  $R$  e para a condição inicial  $N_0$ , deve parecer que ele é inferior ao método algébrico. No entanto, quando consideramos equações não-lineares, métodos algébricos são freqüentemente inviáveis e o método de iteração numérica provê um meio para encontrar as soluções (Kaplan & Glass, 1995, May, 1976).

#### 4.4 MAPAS NÃO-LINEARES

O modelo da equação 4.2 não é muito realista. Embora seja certo que haja crescimento das populações de baixa densidade, quando a população for alta a competição por alimentos limitará o crescimento e a fome deverá causar um decréscimo na fertilidade. A população mais densa deve também incrementar a predação, porque predadores focam sua atenção sobre um suprimento alimentar abundante. Uma maneira simples de modificar o modelo é adicionando-se um novo termo que diminui o número de cria sobrevivente quando a população é maior. Na equação linear,  $R$  era o número de cria de cada indivíduo na geração  $t$ . Para fazer com que o número de cria por indivíduo diminua enquanto  $N_t$  se torna maior, poder-se-ia fazer a taxa de crescimento ser uma função de  $N_t$ . Para simplificar, escolhe-se a função  $(R - bN_t)$ . O número positivo  $b$  governa como a taxa de crescimento decai enquanto a população se torna maior.  $R$  é a taxa de crescimento quando a população é muito pequena (May, 1976; Kaplan & Glass, 1995).

Assumindo que o número de cria por indivíduo é  $(R - bN_t)$ , temos a seguinte mapa,

$$N_{t+1} = (R - bN_t) N_t. \quad (4.5)$$

A equação acima é uma **equação não-linear**, pois o termo da direita não gera uma linha reta. Equações não-lineares aparecem freqüentemente em modelos matemáticos de sistemas biológicos (May, 1976; Kaplan & Glass, 1995).

Na equação 4.5 há dois parâmetros,  $R$  e  $b$ , que podem variar independentemente. No limite  $b = 0$ , descreve-se um crescimento populacional puramente exponencial (para  $R > 1$ ); para  $b \neq 0$ , a não linearidade quadrática produz uma linha de crescimento com uma curva, cuja intensidade é graduada pelo parâmetro  $R$ . Assumindo-se, então, uma nova variável  $x_t = bN_t/R$ . Substituindo  $x_t$  e  $x_{t+1}$  na equação 4.5, encontra-se a equação

$$x_{t+1} = Rx_t(1 - x_t). \quad (4.6)$$

Embora a equação 4.6 (chamada de **mapa quadrático ou logístico**) não pareça ser tão mais complicada do que a equação 4.2, a solução não pode geralmente ser obtida usando-se álgebra. O método numérico, por exemplo, deve ser, então, utilizado (Kaplan & Glass, 1995).

#### 4.5 ESTADOS ESTÁVEIS E SUA ESTABILIDADE

Um simples, mas importante, tipo de comportamento dinâmico é quando o sistema fica em um **estado estável**. Um estado estável é um estado do sistema que se mantém fixo, ou seja, quando  $x_{t+1} = x_t$  (Glass & Mackey, 1988; Kaplan & Glass, 1995).

Estados estáveis nos mapas estão associados ao conceito matemático de um **ponto fixo** (Glass & Mackey, 1988). Um ponto fixo de uma função  $f(x_t)$  é um valor  $x_t^*$  que satisfaz  $x_t^* = f(x_t^*)$ .

##### 4.5.1 Encontrando-se pontos fixos

Para o mapa linear,  $x_t^*$  é um ponto fixo se ele satisfaz a equação  $x_t^* = Rx_t^*$ . Uma solução para essa equação pode ser, por exemplo,  $x_t^* = 0$ . Isso significa que a origem é um ponto fixo para um sistema linear. Uma interpretação biológica para isso é a extinção populacional, pois se em uma geração não há indivíduos, na próxima também não haverá (Shulenburger et al, 1999; Kaplan & Glass, 1995).

A solução  $x_t = 0$  é o único ponto fixo, a menos que  $R = 1$ . Se  $R$  for exatamente 1, então todos os pontos são fixos. Claramente, esse é um caso excepcional, porque qualquer mudança no  $R$ , não importa quão pequena, iria eliminar todos os pontos fixos exceto o da origem (Kaplan & Glass, 1995).

Mapas não-lineares podem ter mais do que um ponto fixo. Novamente,  $x_t = 0$  caracterizaria a extinção populacional dos indivíduos. Um outro ponto fixo é  $x_t = R - 1 / R$ . A

interpretação biológica para  $x_t = R - 1/R$  é de que esse é um nível de auto-sustentação da população, sem incremento e nem decréscimo (Kaplan & Glass, 1995).

#### 4.5.2 Estabilidade local dos pontos fixos

Se para uma dada condição inicial suficientemente próxima do ponto fixo subseqüentes iterações se aproximarem do ponto fixo, diz-se, então, que esse ponto fixo é **localmente estável** (Alligood, 1995; Kaplan & Glass, 1995).

Em um mapa linear, a estabilidade do ponto fixo na origem depende da inclinação  $R$  da reta. Se  $|R| < 1$ , iterações futuras são sucessivamente mais próximas ao ponto fixo da origem – isso é uma decaimento exponencial para zero. Se  $|R| > 1$ , iterações futuras são sucessivamente mais distantes do ponto fixo da origem (Alligood, 1995; Kaplan & Glass, 1995).

Para mapas não-lineares, a estabilidade do ponto fixo é estabelecida pela inclinação da reta tangente à curva no ponto fixo,  $df/dx_t|_{x^*}$ . Sendo que  $x^*$  é o ponto fixo de  $f(x)$ , que é um estado para o qual  $x^* = f(x^*)$  (Kaplan & Glass, 1995). Supondo que a inclinação da reta seja  $m$ , observa-se:

1 – Se  $|m| < 1$ , o ponto fixo é *estável* e os pontos vizinhos se aproximam dele quando iterado.

2 – Se  $|m| > 1$ , o ponto fixo é *instável* e os pontos deixam a vizinhança do ponto fixo.

### **4.5.3 Comportamento transiente e assintótico**

Dado um ponto fixo localmente estável, condições iniciais próximas tendem a convergir para o ponto fixo. Antes que o estado toque o ponto fixo, ele assume um comportamento variável, chamado de **transiente**. Após o transiente, a dinâmica referente ao tempo tendendo ao infinito é chamada de **dinâmica assintótica** (Kaplan & Glass, 1995).

### **4.5.4 Estabilidade e iteração numérica**

Para encontrar pontos fixos utilizando-se iteração numérica, é necessário que se tome uma variedade de condições iniciais e itere cada uma delas numericamente. Se as iterações convergirem para determinado valor, então esse é o ponto fixo (Alligood, 1995; Kaplan & Glass, 1995).

Se um ponto fixo é localmente estável, então essa estratégia deve ser bem sucedida, tendo em vista que o ponto eventualmente irá se aproximar do inicial se qualquer das condições iniciais estiver próxima ao ponto fixo. Uma vez que o estado inicial está próximo ao ponto fixo, ele irá convergir para o ponto fixo. No entanto, se um ponto fixo é instável, então somente se encontraria ele se umã das condições iniciais acontecer de pousar exatamente sobre o ponto fixo, e isso é extremamente improvável de se acontecer aleatoriamente. Geralmente, pode-se utilizar iteração somente para se encontrar pontos fixos estáveis (Alligood, 1996; Kaplan & Glass, 1995).

### **4.5.5 Estabilidade local de pontos fixos**

Para um mapa linear, um ponto fixo localmente estável é também globalmente estável. A despeito da condição inicial, as iterações irão eventualmente alcançar o ponto localmente estável partindo-se de qualquer condição inicial (Kaplan & Glass, 1995).

Para mapas não-lineares, pode haver mais de um ponto fixo. Quando múltiplos pontos fixos estão presentes, nenhum dos pontos fixos pode ser globalmente estável (Kaplan & Glass, 1995).

O conjunto das condições iniciais que eventualmente levam a um ponto fixo é chamado de **bacia de atração** do ponto fixo. Frequentemente, a bacia de atração para pontos fixos em sistemas não-lineares pode ter uma geometria complicada. Se múltiplos pontos fixos são localmente estáveis diz-se que há **multi-estabilidade** (Kaplan & Glass, 1995).

## 4.6 CICLOS OU ÓRBITAS PERIÓDICAS

Basicamente, um **ciclo** ou **órbita periódica** é um padrão que se repete, e o **período** do ciclo é o tempo mínimo entre as repetições. Em mapas, um ciclo aparece quando

$$x_{t+n} = x_t, \text{ mas } x_{t+j} \neq x_t \text{ para } j = 1, 2, \dots, n-1.$$

Numericamente pode-se encontrar ciclos ao observar que, durante sucessivas iterações, um resultado obtido anteriormente se repete periodicamente.

### 4.6.1 Estabilidade dos ciclos

Assim como um ponto fixo pode ser localmente estável ou instável, um ciclo pode se estável ou instável. Diz-se que um ciclo é **localmente estável** se, dado que a condição inicial é próxima a um ponto do ciclo, iterações subsequentes se aproximam do ciclo (Estabilidade local assintótica). Ciclos instáveis não podem ser encontrados numericamente, a menos que o ponto inicial seja exatamente igual a um ponto do ciclo (Glass & Mackey, 1988; Kaplan & Glass, 1995).

## 4.7 CAOS

### 4.7.1 Definição de caos

Caos é definido como uma **dinâmica aperiódica e limitada** em um **sistema determinístico com sensível dependência** a condições iniciais. A dinâmica é chamada de aperiódica porque o mesmo estado nunca se repete. A dinâmica é limitada pois, após sucessivas iterações, o estado se mantém em um intervalo finito e não se aproxima do infinito positivo ou negativo. Nesse trabalho, os limites são definidos por  $0 \leq x_0 \leq 1$ , então futuras iterações não sairão desse limite. Sistema determinístico quer dizer que há uma regra definida com termos não aleatórios governando a dinâmica. Para mapas de uma dimensão, “determinístico” significa que para cada possível valor de  $x_t$ , há só um valor possível para  $x_{t+1} = f(x_t)$ . A sensível dependência a condições iniciais significa que dois pontos inicialmente próximos se afastam um do outro à medida que o tempo passa (Kaplan & Glass, 1995; Glass & Mackey, 1988).

Apesar de a ocorrência do caos em sistemas determinísticos já ser conhecida desde o século XIX pelo matemático francês Henri Poincaré, o conceito só ganhou amplo reconhecimento entre os cientistas quando T. -Y Li e J. Yorke introduziram o termo “caos” em 1975 na análise do mapa quadrático (Glass & Mackey, 1988).

Sistemas dissipativos são tipicamente caracterizados pela presença de atratores. Dado um conjunto de condições iniciais, ocupando uma determinada área no espaço de fase, a aplicação do mapa sobre este conjunto irá tornar a área menor. Então, um **atrator** é um subconjunto do espaço de fase que atrai as condições iniciais enquanto o tempo tende ao infinito. Um conjunto atrator pode ser dado por um ponto fixo ou um ciclo, mas pode ser também estranho. Um **atrator estranho** caracteriza-se por um conjunto irregular de pontos com uma geometria complicada, chamada fractal, que atrai certas condições iniciais.

Um ponto  $y$  é um ponto  $\omega$ -limite de uma condição inicial  $x$  se, para qualquer vizinhança  $U$  de  $y$ , a trajetória de  $x$  entra em  $U$  repetidamente quando  $t \rightarrow \infty$ . O conjunto de todos os

pontos  $\omega$ -limite de  $x$  é chamado de *conjunto  $\omega$ -limite* de  $x$ . Considere um ponto  $x$  pertencente a uma órbita caótica. Se  $x$  pertence ao seu próprio conjunto  $\omega$ -limite,  $\omega(x)$ , então  $\omega(x)$  é chamado de **conjunto caótico**. Se o conjunto atrai um conjunto de condições iniciais com medida diferente de zero (medida não nula para comprimento, área ou volume, dependendo se a dimensão do espaço de fase for um, dois ou maior), ele denomina-se **atrator caótico** (Alligood, 1995).

#### 4.7.3 Crises

Sistemas dinâmicos podem sofrer mudanças a medida que se varia um parâmetro de controle, dentre eles a **crise**. Crise é o resultado da colisão entre uma órbita periódica instável e um atrator caótico coexistente. Alguns dos fenômenos associados com a crise incluem súbitas mudanças no tamanho dos atratores caóticos, súbitos aparecimentos e súbitas destruições deles e de suas bacias. O tipo de crise em que um atrator caótico colide com uma órbita instável que está na margem da bacia de atração é chamada de **crise de fronteira**. Outro tipo de crise, chamado de **crise interior**, é o resultado da colisão de uma órbita não estável dentro da bacia de atração (Grebogi, Ott & Yorke, 1983).

O **regime** consiste de um conjunto no espaço de fase para o qual a órbita de uma condição inicial  $x_0$  converge assintoticamente após uma fase inicial **transiente** (Rempel, 2003). Essa fase inicial pode apresentar comportamento caótico, sendo, nesse caso, chamada de **transiente caótico**.

#### 3.7.2 Bifurcações

**Bifurcação** indica a mudança de uma forma qualitativa para outra enquanto o parâmetro da equação é mudado (Grebogi, Ott & Yorke, 1987). A **bifurcação de duplicação de período** ocorre quando um ponto fixo de órbita  $n$  perde sua estabilidade e uma nova órbita de período  $2n$  é criada (Alligood, 1996). A transição de ciclos periódicos estáveis para o comportamento caótico por meio de sucessivas bifurcações de duplicação de período é chamada de **rota de duplicação de período para o caos** (Grebogi, Ott & Yorke, 1983). A

**bifurcação tangencial** ou **sela-nó** refere-se ao surgimento de duas órbitas à medida que o parâmetro  $a$  é incrementado, sendo uma instável e outra estável (Alligood, 1996). Esse tipo de bifurcação está relacionada com as crises de fronteira e interior (Grebogi, Ott & Yorke, 1983), já descritas anteriormente.

A figura abaixo, gerada em computador, foi repetindo-se os seguintes passos: (1) Escolhe-se um valor para  $a$ , começando com  $a = 1$ , (2) escolhe-se  $x$  aleatoriamente em  $[0,1]$ , (3) calcula-se a órbita de  $x$  iterando-se o mapa logístico, (4) ignora-se as 100 primeiras iterações e plota-se a órbita iniciando-se pela iteração 101. Depois incrementa-se  $a$  e começa-se o processo novamente. A figura resultante da plotagem dos pontos é chamada de **diagrama de bifurcação**. Através de um **diagrama de bifurcação**, observa-se o nascimento e a morte de conjuntos atratores (Alligood, 1996). No diagrama de bifurcação (Fig. 33) pode-se ver inicialmente uma órbita periódica que bifurca-se no **ponto de bifurcação** ( $a = 3$  e  $x = 0,5$ ). Conforme  $a$  é incrementado após esse ponto, sucessivas bifurcações de duplicação de período (**cascata de bifurcação**) levam à formação do caos, onde o período tende ao infinito (rota de duplicação de período para o caos). Pode-se notar a presença de **janelas periódicas** que possuem algumas características tais como a presença de um conjunto de órbitas periódicas estáveis que são criadas em bifurcações tangentes e de regiões de crise. As janelas periódicas seguem um padrão dinâmico semelhante ao descrito para o diagrama de bifurcação (**autosimilaridade**) (Alligood, 1996).

## 5 MATERIAL E MÉTODOS

O modelo é baseado em um mapa logístico genérico, cujos parâmetros de controle são variados a fim de obter-se dados para identificação de janelas periódicas e pontos de transição para caos. Os dados são gerados através de simulações computacionais através de um *software* desenvolvido em linguagem C especificamente para esse fim. O método utilizado é o de iteração numérica. Esse método pode ser implementado em um computador ou em uma calculadora. Para ilustrar, suponha que se quisesse encontrar uma solução numérica para

$$N_{t+1} = R N_t, \text{ com } R = 0.9 \text{ e } N_0 = 100.$$

$$N_0 = 100,$$

$$N_1 = f(N_0) = 0.9 \times 100 = 90,$$

$$N_2 = f(N_1) = 0.9 \times 90 = 81,$$

$$N_3 = f(N_2) = 0.9 \times 81 = 72.9.$$

Quando esse método é aplicado ao mapa, pode-se confirmar a existência dos comportamentos encontrados algebricamente. Levando-se em conta que o método de iteração numérica requer que valores numéricos específicos sejam atribuídos para o parâmetro  $R$  e para a condição inicial  $N_0$ , deve parecer que ele é inferior ao método algébrico. No entanto, quando consideramos equações não-lineares, métodos algébricos são freqüentemente inviáveis e o método de iteração numérica provê um meio para encontrar as soluções (Kaplan & Glass, 1995, May, 1976).

Os dados gerados foram armazenados automaticamente em arquivos de texto e de imagem para análises.

## 6. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os seguintes resultados foram obtidos a partir do mapa logístico  $f(x) = Rx(1 - x)$ .

### 6.1 Série temporais

Biologicamente, os seguintes resultados de séries temporais podem ser interpretados como a variação do número de indivíduos em uma população de qualquer espécie de organismo em um período de tempo representado por sucessivas gerações, enquanto a taxa de natalidade e morte  $R$  se mantém fixa (supõe-se que não haja migração). O  $x_0$  representa o tamanho inicial da população (não é plotado no gráficos). Nota-se que nos gráficos 29 a e b, o número de indivíduos das populações testadas (para  $R = 1$ ) decai até alcançar um número fixo de indivíduos que tende a se repetir até o infinito, ou até que o parâmetro de controle seja alterado. Esses gráficos denotam o caráter atrator do ponto fixo que é representado pelo número constante de indivíduos que tende a se repetir a partir da geração que sucede o período transiente.

Para todos os valores do parâmetro  $R$  variando de 1 a 3, um comportamento periódico ( $k = 1$ ) se repetirá. Para valores de  $R$  menores que 1 ou maiores que 4, a população inevitavelmente se extinguirá.

Para  $R = 3$ , tem-se exatamente um ponto de bifurcação de duplicação de período. Portanto, para um valor ligeiramente acima de 3, observa-se uma órbita de período 2. Nos gráficos 31 a e b, adota-se o valor 3,05 ao parâmetro  $R$ . Observa-se, então, nas gerações posteriores após o período transiente, o número de indivíduos da população tende a manter-se variando entre dois valores fixos. Ou seja, as condições iniciais são atraídas sucessivamente, por uma órbita de período dois a se repetir até o infinito ou até que o parâmetro de controle seja mudado.

Na figura 32, incrementando-se  $R$ , após a bifurcação que ocorre quando  $R = 3$ , novas bifurcações de duplicação de período ocorrem constantemente levando ao caos. Para  $R =$

3,45, nota-se a duplicação da órbita de período 2 demonstrada nos gráficos 31 a e b. Nesse caso, segue-se após o período transiente, um comportamento periódico, semelhante ao anterior, em que o número total de indivíduos na população mantém-se flutuando entre 4 valores fixos infinitamente, desde que o parâmetro não seja alterado.

Observa-se a presença de caos para valores de  $R$  próximos a 4. Na figura 33 nota-se a dinâmica da população quando o valor de  $R = 3.9$ . Dois tamanhos iniciais diferentes, mas próximos, da população são utilizados e percebe-se que ao decorrer do tempo os valores do número de indivíduos por geração torna-se gradativamente mais distante um do outro. O distanciamento dos pontos iniciais entre si exemplifica a sensível dependência das condições iniciais observada em um comportamento caótico.

Para cada valor de  $R$  testado ( $R = 1, 3, 3.45, 3.9$  e  $4.1$ ) foi gerada uma órbita com 500 pontos utilizando-se  $x_{01} = 0.5$  e  $x_{02} = 0.5001$ .

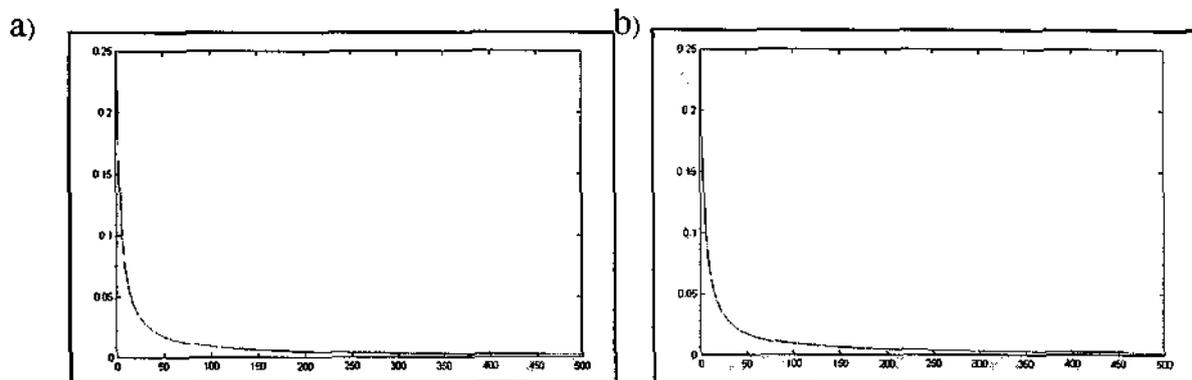


Fig. 29. Órbitas periódicas. (a)  $R = 1$  e  $x_0 = 0.5$  e (b)  $R = 1$  e  $x_0 = 0.5001$ .

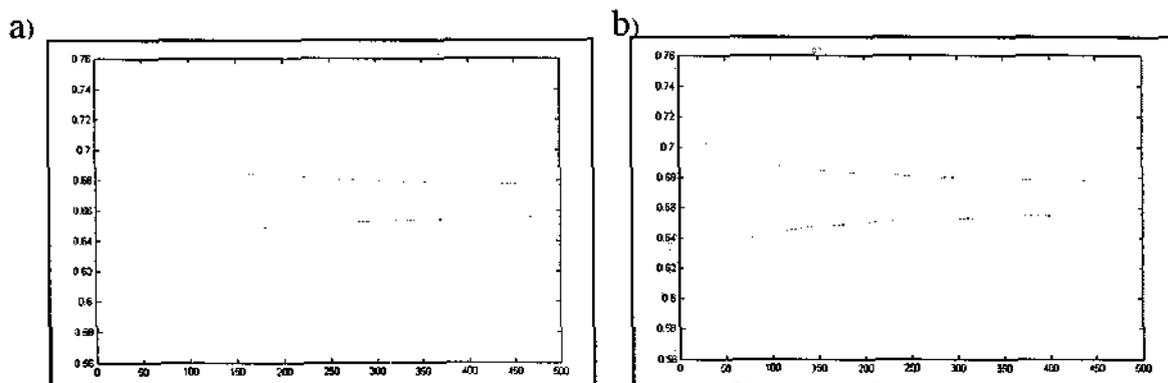


Fig. 30. Órbitas de período 2 ( $k = 2$ ). (a)  $R = 3.05$  e  $x_0 = 0.5$  e (b)  $R = 3.05$  e  $x_0 = 0.5001$ .

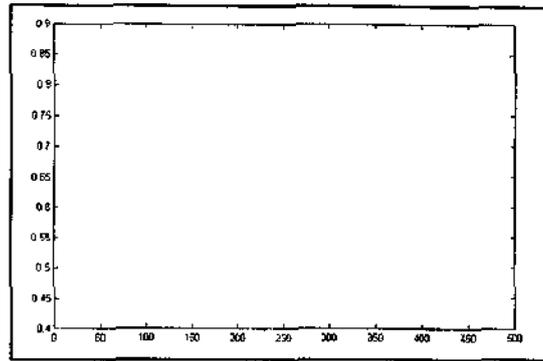


Fig. 31. Órbitas de período 4.  $R = 3.45$  e  $x_0 = 0.5$ .

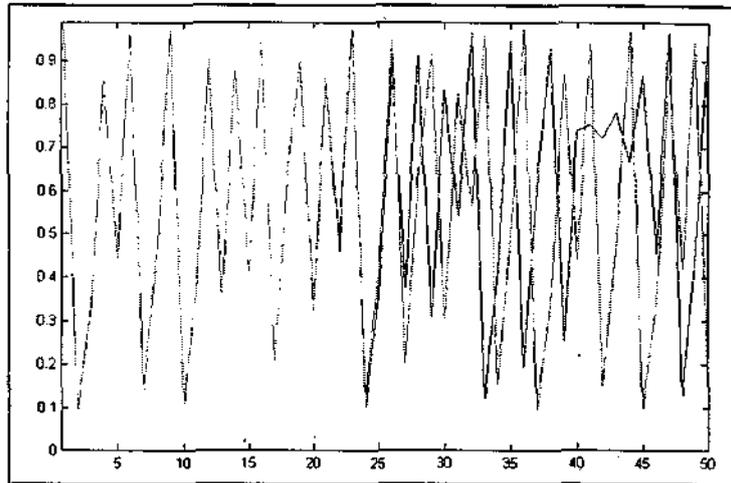


Fig. 32. As órbitas com valores iniciais  $R = 3.9$  e  $x_{01}$  e  $x_{02}$  foram plotadas sobrepostas.

## 6.2 Diagrama de bifurcação

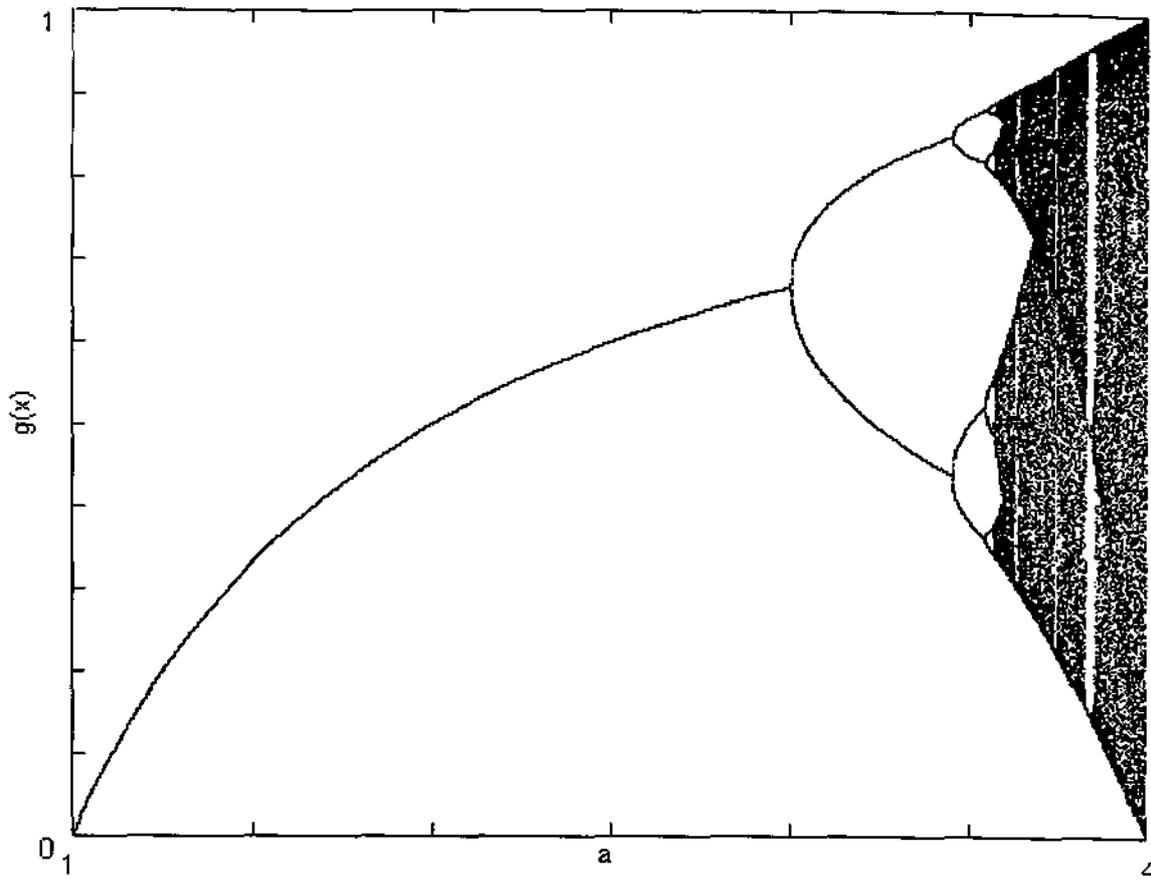


Fig. 33. Diagrama de bifurcação.

A fig. 33 representa um diagrama de bifurcação com  $R$  variando entre 1 e 4. Através dessa figura, pode-se observar o nascimento, a evolução e a morte de conjuntos atratores. O termo bifurcação refere-se a significantes mudanças no conjunto de pontos fixos periódicos.

De um a três, para valores de  $R$ , observa-se pontos fixos. A partir de  $R = 3$  (ponto de bifurcação) surge uma órbita de período dois que sofre uma cascata de duplicação de período à medida que os valores de  $R$  aumentam. A figura 34 mostra uma ampliação da figura 33, contendo uma janela periódica de período 3. Na figura 35, para  $R = T$ , nota-se a conversão de um atrator caótico para um periódico. Para  $R < T$ , tem-se uma intermitência de Pomeau-Manneville de tipo-I. Para  $R = I$ , a colisão de uma órbita periódica instável com

um atrator caótico leva a uma crise interior, resultando em uma expansão repentina do atrator caótico. Para  $R > I$ , nota-se intermitência induzida por crise.

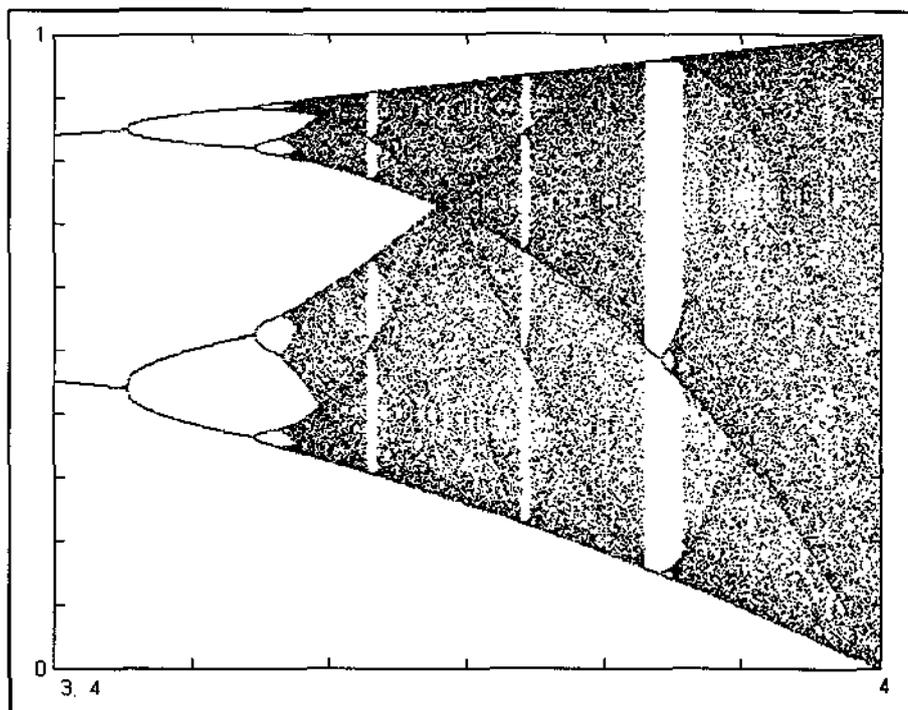


Fig. 34. Magnificação do diagrama de bifurcação. Nota-se a janela periódica mostrada na figura 35.

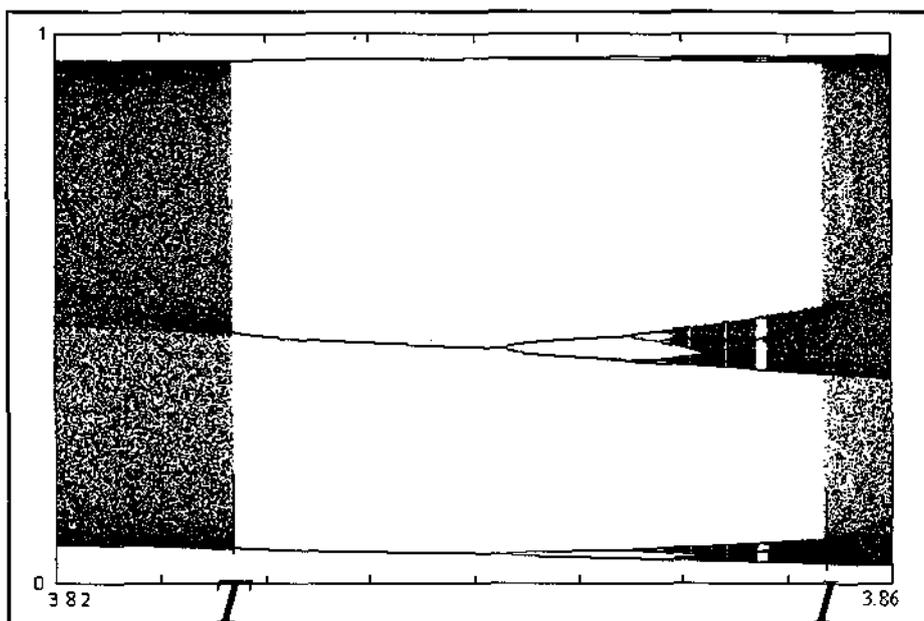


Fig. 35. Janela periódica de período três. Ampliação de uma região da figura 34.

## 6.3 Intermitências

### 6.3.1 Intermitência Pomeau-Manneville Tipo-I

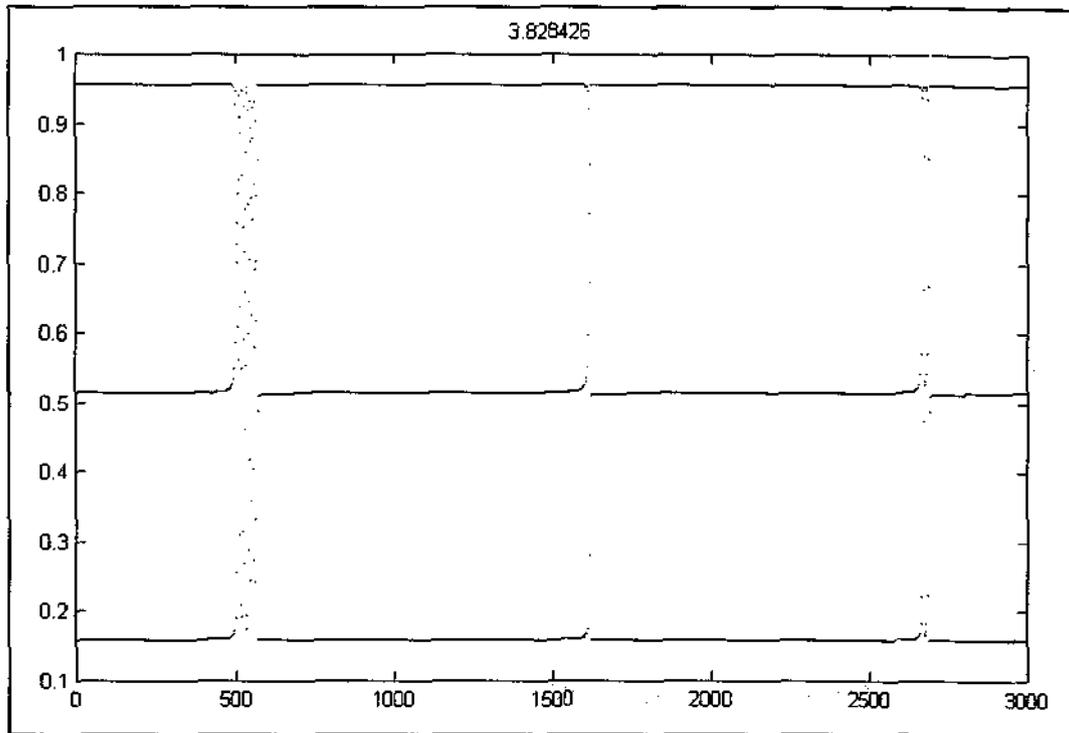


Fig. 36. Série intermitente de Pomeau-Manneville Tipo-I com 3000 pontos para os valores de  $R = 3.828426$  e  $x_0 = 0.5$ .

A figura 36 mostra uma serie temporal intermitente de Pomeau-Manneville Tipo-I com 3000 gerações. Percebe-se nessa figura que o tamanho da população permanece aproximadamente periódico durante varias gerações, mas e, no entanto, intercalado por gerações com comportamento aperiódico. O valor dado ao parâmetro  $R$  (3.828426) indica que essa orbita situa-se logo antes da bifurcação tangencial (ver fig. 35). O padrão visto nessa figura se repete infinitamente, ou enquanto o parâmetro de controle se mantiver fixo.

### 6.3.2 Intermittência Induzida por Crise

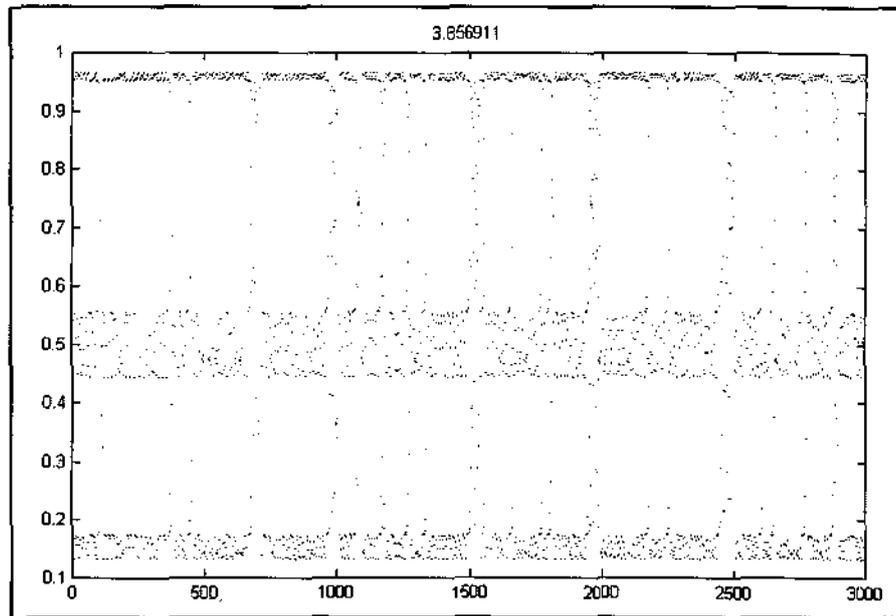


Fig. 37. Intermittência induzida por crise.

A fig. 37 mostra a intermitência logo após a crise através de uma série temporal. Nota-se que, durante o período de 3000 gerações, o tamanho da população é atraído na maior parte do tempo por três regiões de valores distintas, enquanto em certos períodos torna-se evidente em uma escala maior de valores.

## 7. CONCLUSÃO

Desde a década de 70 muitos trabalhos têm provado que os corais são sensíveis organismos que registram variações climáticas por meio de processos de sedimentação. Constituindo-se, portanto, importantes instrumentos naturais de registro climático que podem ser utilizados para recuperação do clima do passado. Além disso, os corais são refúgio e fonte de alimento para milhares de espécies viventes no mar, tais como moluscos, crustáceos e peixes. Colaborando, portanto, para a manutenção e o equilíbrio dinâmico dessas populações que vivem associadas a eles. Os corais, no entanto, além da sensibilidade a variações climáticas, também são sensíveis à ação humana (antropogênica). Por essa razão, muitas populações de corais têm sofrido danos que levam à sua própria morte e a de muitas espécies que dependem delas. Derramamento de óleo de navios e pesca nociva (como pesca com dinamite), são exemplos de ações antropogênicas prejudiciais.

Os corais estão sujeitos a muitos parâmetros de controle, como luz e temperatura da superfície do mar, por essa razão, sofrem variações constantes nas taxas de sedimentação e de crescimento em extensão, e densificação da camada de tecido vivo.

O mapa logístico é uma equação simples que gera uma dinâmica complexa tais como fenômenos caóticos, semelhante à dinâmica observada nos ritmos biológicos (como batimento cardíaco, por exemplo) e na dinâmica populacional. Os ritmos que compreendem os mecanismos fisiológicos e a dinâmica das populações são semelhantes, embora variem em complexidade de acordo com a escala evolutiva e o nível de interação ente os organismos e o meio. Portanto, o mapa logístico pode funcionar como um modelo genérico aproximado da realidade de qualquer espécie.

Conclui-se, por final, que, basicamente, os organismos respondem de forma fisiológica a estímulos climáticos, como temperatura e luz, que levam a mudanças nas taxas de natalidade e morte, refletindo significativamente na dinâmica populacional. Esses estímulos seguem padrões naturais que garantem o equilíbrio das populações. No caso dos corais por exemplo, a temperatura da superfície do mar deve se manter em uma escala de variação que não deve exceder 1 °C a mais ou a menos da temperatura ideal de sobrevivência, por essa

razão a distribuição geográfica desses organismos se limita às latitudes 30° S e 30° N. Por exemplo, populações de corais hermatípicos do Oceano Pacífico são grandemente influenciadas pelo fenômeno El Niño que provoca grandes aumentos na temperatura da superfície do mar, abalando o equilíbrio simbiótico entre os corais e as zooxanthellas, levando a um desequilíbrio na dinâmica populacional que acarreta severos danos populacionais, e, até, a extinção por completo de grandes colônias e, conseqüentemente, a morte de centenas de espécies de organismos associados a elas.

## 8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLIGOOD, K.T., SAUER T.D. & YORKE J.A. 1996. Chaos. One introduction to dynamical systems. New York. Springer-Verlag, 603 p.

BARNES, D.J. & LOUGH, J.M. 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 167: 91-108.

BARNES, R.D. 1995. *Biologia dos Invertebrados*. São Paulo. 1029 p.

BARNES R. S. K & HUGHES R. N. 1999. *An Introduction to Marine Ecology*. Oxford. UK: Blackwell Science Ltd, 117-141.

BRYANT, D., L. BURKE, J. MCMANUS, AND M. SPALDING. 1998. *Reefs at Risk: A Map-based Indicator of Threats to the World's Coral Reefs*. World Resources Institute. 56 p.

COLES, S. 1996. *Corals of Oman: Natural and man-related disturbances to Oman's corals and coral reefs*. Bernice Pauahi Bishop Museum's. URL: <http://www.bishopmuseum.org/research/pbs/Oman-coral-book/>.

COSTANZA et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

DOUGLAS, A.E. 2003. Coral bleaching - how and why? *Marine pollution bulletin* 46: 385-392.

GLASS, L & MACKAY, M.C. 1988. *From Clocks to Chaos. The rhythms of life*. New Jersey. Princeton University Press, 247 p.

HASTINGS, A. 2001. Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecology letters* 4: 215-220.

International Coral Reef Initiative (ICRI). 1995. *The State of the Reefs - ICRI's Major Concern*.

JOHNS et al., 2001. Socioeconomic study of reefs in southeast Florida. Florida, Broward County, 225 pp.

JONES, O. & R. ENDEAN. 1976. *Biology and Geology of Coral Reefs*. New York. Academic Press Inc: 216-250.

KAPLAN, D & GLASS, L. 1995. *Understanding Nonlinear Dynamics*. Montreal. Springer - Verlag, 409 p.

KENDALL, B.E. & FOX, G.A. 1998. Spatial structure, environmental heterogeneity, and population dynamics: Analysis of the coupled logistic map. *Theoretical Population Biology* 54(1): 11-37.

KNUTSON, R.A., BUDDENIER R.W. & SMITH, S.V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth in reef corals. *Science* 177: 270-272.

LEÃO, Z.M.A.N., KIKUCHI, R.K.P. & TESTA, V. 2003. *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Science.

LEVINTON, J.S. 1995. *Marine Biology. Function, biodiversity, ecology*. New York, Oxford University Press, 420 p.

LOUGH, J.M. & BARNES, D.J. 1997. Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive porites colonies from the Great Barrier Reef: A proxy for seawater temperature and background of variability against which to

identify unnatural change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 211: 29-67.

LOUGH, J.M. & BARNES, D.J. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 245: 225-243.

MAY, R.B. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261: 459-467.

National Marine Fisheries Service (NMFS) Office of Protected Resources. 2001. URL: [www.nmfs.noaa.gov/prot\\_res/PR/coralhome.html](http://www.nmfs.noaa.gov/prot_res/PR/coralhome.html).

REAKA-KUDLA, M. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. In: REAKA-KUDLA, M., D.E. WILSON & E.O. WILSON (eds.), *Biodiversity II: Understanding and Protecting our Biological Resources*. Washington, D.C., Joseph Henry Press: 83-108.

TAYLOR, R.B., BARNES, D.J. & LOUGH, J.M. 1993. Simple models of density band formation in massive corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167: 109-125.

<sup>b</sup> TAYLOR, R.B., BARNES, D.J. & LOUGH, J.M. 1995. On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. 1. Materials occurring in the environment in short pulses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185: 255-278.

<sup>b</sup> TAYLOR, R.B., BARNES, D.J. & LOUGH, J.M. 1995. On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. Part 2. distortions in skeletal records of annual climate cycles due to growth processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 194: 251-275.

UNIVERSITY OF THE VIRGIN ISLANDS (UVI). 2001. Threats to Coral Reefs. URL:  
<http://www.uvi.edu/coral.reefer/threats.htm>.