

**A MODELAGEM ECOLÓGICA, UMA FERRAMENTA  
OBJETIVA PARA O ESTUDO INTEGRADO  
DOS ECOSISTEMAS**

Jean Louis VALENTIN \*

**ABSTRACT**

**Ecological modelling, an objective tool for an integrated study of ecosystems.**

The concepts of ecological modelling and its use for marine ecosystem dynamic studies are presented. The necessary steps for modelling primary biomass variations are described as theoretical examples: (a) to gather quali-quantitative data on structure of the system (state variables) and on factors (forcing function), (b) a conceptual diagram of the phytoplankton system is established including compartments (nutrients, phytoplankton, herbivorous zooplankton) and energy fluxes (arrows between compartments: photosynthetic rate, respiration, grazing...) measured in situ or in vitro, (c) mathematical equations of the model are built up for each variable as a function of time: then, these equations are programmed and processed on computer with real data, (d) the

\*Instituto de Estudos do Mar Alti. Paulo Moreira, Rua Kioto, 253, CEP 28.910, Arraial do Cabo, Rio de Janeiro.

Ajuda financeira parcial do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, bolsa 300085-83 Oc).

Nerfíca, Pontal do Sul, PR, 2(supl.):43-60, dezembro 1987

result of simulation is compared to a serie of real data and the model is modified in case of excessive divergency.

Ecological modelling is not only a tool for prevision, but is mainly an objective method for guiding researchs, formulating hypothesis, revealing deficiencies and orienting the sampling. Finally, on account of its multidisciplinary, ecological modelling is a tool of communication and the best vehicle of information between researchers of different areas.

Key words: Ecosystem, modelling, phytoplankton, marine ecology

## RESUMO

Uma exposição é feita sobre os conceitos de modelagem ecológica e sua utilização nos estudos da dinâmica dos ecossistemas marinhos. As etapas necessárias à modelagem da biomassa primária são descritas a título de exemplo teórico: (a) reunir informações quali-quantitativas sobre a estrutura do sistema (variáveis de estado) e os fatores responsáveis (variáveis forçantes), (b) o diagrama conceitual do sistema fitoplanctônico é estabelecido com os compartimentos (nutrientes, fitoplancton, zooplancton herbívoro) e os fluxos de energia (setas interligando os compartimentos: taxa fotossintética, respiração, herbivoria...) medidos *in situ* ou *in vitro*, (c) são elaboradas as equações matemáticas do modelo, integrando cada variável em função do tempo; essas equações são em seguida programadas para processamento no computador a partir de dados reais, (d) o resultado da simulação é comparado a séries de dados reais, alterando o modelo em caso de divergência excessiva.

A modelagem ecológica não é apenas um instrumento de previsão, mas constitui principalmente um meio objetivo de orientação das pesquisas e formulação de hipóteses, revelando as carências e orientando as coletas. Em razão da sua pluridisciplinaridade, a modelagem ecológica é, em fim, um instrumento de comunicação e o melhor veículo de informação entre pesquisadores das diversas áreas.

Palavras chave: Ecossistema, modelagem, fitoplancton, ecologia marinha.

## INTRODUÇÃO

A presente exposição não visa nenhuma divulgação de resultados científicos inéditos, mas pretende introduzir o conceito de

modelagem e simulação, e suas aplicações no domínio da ecologia marinha e dos estudos de ecossistemas marinhos, tomando como exemplo a simulação de um bloom de fitoplâncton (variável simulada) em função dos principais fatores (variáveis de estados e forçantes) tais como: energia luminosa, nutrientes, fotossíntese, respiração, herbivoria, sedimentação e fatores físicos de difusão turbulenta e advecção.

Em todos os domínios da biologia, como também da ecologia, dos estudos dos fenômenos sociais, econômicos e até políticos, o uso da matemática como ferramenta de representação e previsão torna-se cada dia mais importante.

A utilidade dos modelos numéricos para o estudo dos ecossistemas marinhos já era reconhecida há quase 50 anos. Com o intuito de formular os aspectos da dinâmica da biologia do mar em termos matemáticos, FLEMING (1939) examinou as variações sazonais da população fitoplanctônica do Canal Inglês utilizando uma simples equação diferencial.

$$dP/dt = P [a - (b + ct)]$$

que representa a variação temporal do fitoplâncton ( $dP/dt$ ), em função da biomassa inicial ( $P$ ), de uma taxa de divisão ( $a =$  constante) e uma taxa de herbivoria composta de um valor inicial ( $b$ ) e de um incremento arbitrário ( $ct$ ). Com excessão do termo ( $ct$ ), essa equação era equivalente à fórmula básica de Lotka-Volterra (LOTKA, 1925; VOLTERRA, 1926, *fide* KREMER e NIXON, 1978) da variação de uma população simples ( $N$ ) em função de uma constante de nascimento ( $b$ ) e mortalidade ( $d$ ):

$$dN/dt = N(b - d)$$

Essas equações foram expandidas em numerosos trabalhos, para diferentes objetivos de modelagem. Para a dinâmica do fitoplâncton, podemos citar os trabalhos antigos de RILEY & BUMPUS (1946) e RILEY (1946). Entretanto, a aplicação desses cálculos à ecologia marinha era limitada pela carência em meios computacionais, até os anos 60. Neste intervalo de tempo, enquanto isso, os estudos de modelos eram revertidos para a análise detalhada da produção primária (RYTHER & YENTSCH 1957; STEELE 1958) ou de herbivoria (CUSHING 1958), e para o estudo das interações presa-predador a partir das equações simples de Lotka-Volterra. Com a crescente disponibilidade dos computadores, nos

Nerfítica, Pontal do Sul, PR, 2(supl.):43-60, dezembro 1987

anos 1960, houve um renovado interesse na aplicação de modelos para uma grande variedade de problemas ecológicos. A literatura sobre o assunto cresceu rapidamente.

No domínio marinho, modelos ecológicos foram desenvolvidos para os sistemas pelágicos (STEELE 1958, RILEY 1965, PATTEN 1968, VINOGRADOV *et alii* 1972, O'BRIEN & WROBLEWSKI 1973, RADACH & MAIER-REIMER 1975, IVERSON *et alii* 1974, STEELE & HENDERSON 1976, JAMART *et alii* 1977, TAYLOR *et alii* 1986) alguns em zona de ressurgência (WALSH & DUGDALE 1971, WALSH 1975, WROBLEWSKI 1977), outros para macroalgas (NORTH 1967 fide KREMER e NIXON 1978) e recifes de corais (POLOVINA 1984), ou para estudos de ecossistema global (GORDON *et alii* 1977). Em fim o manual da UNESCO (PLATT *et alii* 1981) realiza uma síntese excelente sobre os modelos matemáticos em oceanografia biológica.

Sobre a modelagem da dinâmica do fitoplâncton, podemos citar os trabalhos mais recentes de RADACH (1980), GALLEGOS & PLATT (1981), HERMAN & PLATT (1983), FRANZ & VERHAGEN (1985), GORDON *et alii* (1986), TAYLOR *et alii* (1986).

## AS ETAPAS DA MODELAGEM

### O MODELO CONCEITUAL

A simulação de um conjunto complexo de interações por computador é uma técnica que foi desenvolvida para modelagem de sistemas físicos, mas que está sendo agora utilizada para a biologia e a ecologia, e em particular para o estudo dos ecossistemas, campo de atuação particularmente propício em razão da extrema complexidade da rede de interações entre elementos físicos e biológicos.

A primeira etapa de um estudo de ecossistema, etapa também indispensável quando se quer utilizar a ferramenta de modelagem, é de definir com precisão os elementos do ecossistema (ou compartimentos = subsistema) e as interações entre esses compartimentos que são os fluxos de energia e matéria. Em outros termos, é preciso traçar o diagrama conceitual do ecossistema ou do subsistema que pretende simular. Os diagramas das figuras 1 e 2 mostram 2 níveis de abordagem; um mais geral (fig. 1) posiciona os compartimentos e os fluxos do ecossistema da ressurgência, o outro desce a nível de detalhes para simulação do compartimento "Fitoplâncton" (fig. 2).

A formação de um máximo de biomassa primária requer a

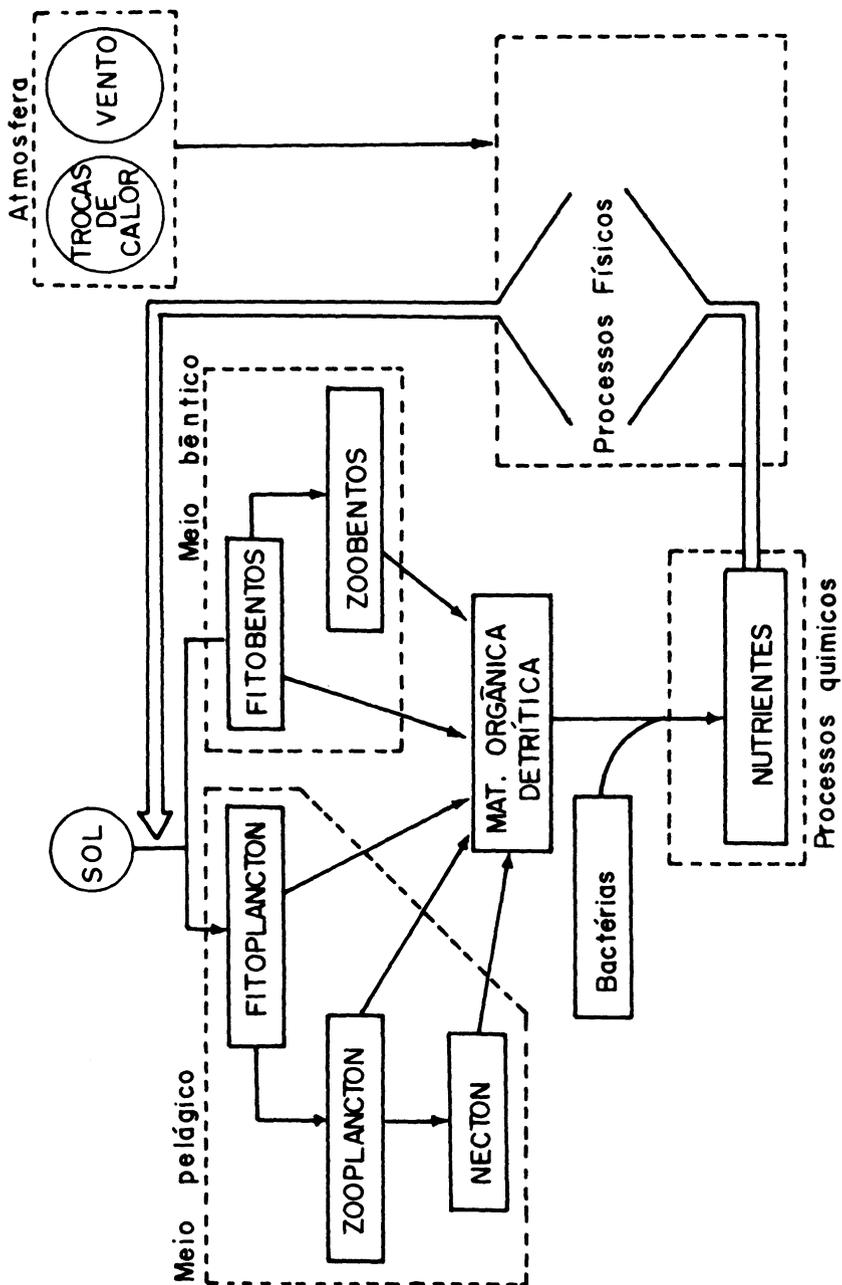


Fig. 01 — Diagrama conceitual geral de um ecossistema de ressurgência.  
 Nerítica, Pontal do Sul, PR, 2(supl.):43-60, dezembro 1987

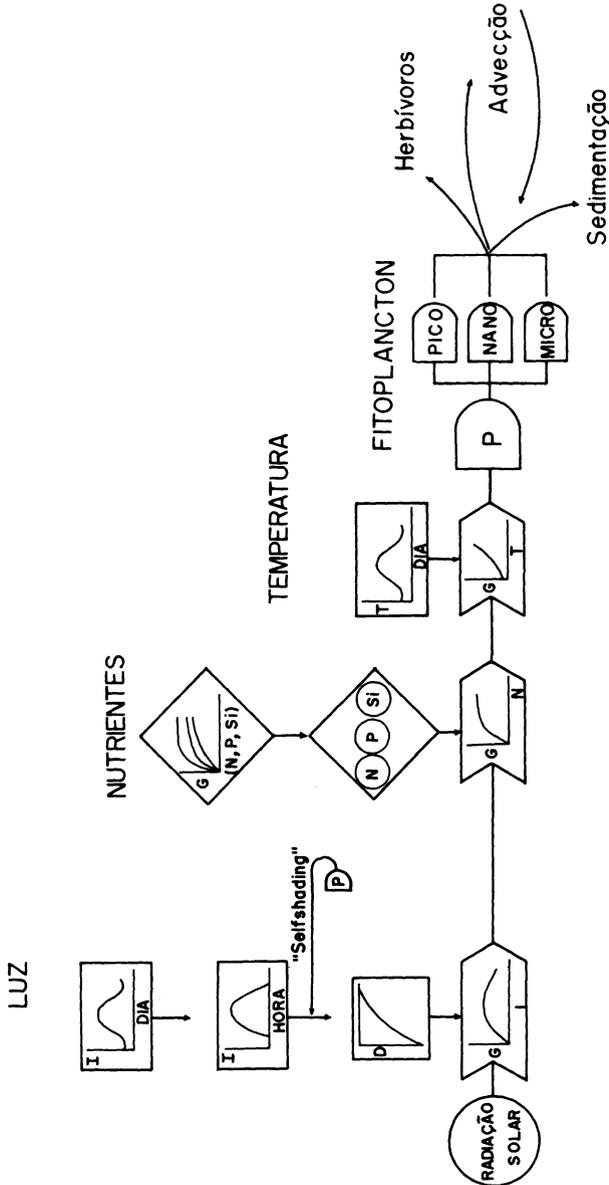


Fig. 02 – Diagrama conceitual do compartimento fitoplânctônico mostrando as relações entre variáveis e suas funções gráficas ( $I$  = intensidade luminosa,  $D$  = profundidade,  $G$  = taxa de crescimento,  $T$  = temperatura,  $N, P, Si$  = teores em nitrogênio, fosfato, silicato,  $P$  = biomassa do fitoplâncton) (Adaptado de KREMER & NIXON 1978)

combinação de vários processos com papel específico:

— Processos biológicos: a taxa de crescimento máximo ( $G_m$ ) específica dos diferentes elementos do fitoplâncton (Pico-nano e microplâncton), alcançada sob condições não limitantes de luz e nutrientes, é uma função da temperatura ( $T$ ).

$G_m$  sofre uma diminuição de acordo com o grau de limitação dos fatores Luz ( $I$ ) e Nutrientes ( $N$ ). As relações entre  $G$  e, respectivamente,  $I$ ,  $N$  e  $T$ , são ilustradas pelas curvas da figura 2.

Através da ação predadora dos herbívoros do zooplâncton, necton e bentos, a biomassa algal sofre uma redução proporcional à biomassa desses herbívoros e as suas respectivas taxas de herbivoria.

O plancton, em razão da sua densidade levemente superior à da água do mar, sofre um fenômeno de sedimentação ("sinking"  $S$ ) que tende a reduzir sua biomassa em proveito dos níveis batimétricos inferiores.

— Processos físicos: além dos processos biológicos, a biomassa fitoplanctônica pode ser submetida a processos físicos que alteram positivamente ou negativamente o seu valor: transporte por fenômenos de difusão turbulenta e advecção horizontal e/ou vertical.

## AS EQUAÇÕES DO MODELO

A título ilustrativo, retirei da literatura (JAMART et alii 1977, WROBLEWSKI 1977), a equação matemática que simule a formação de um máximo fitoplanctônico numa estação fixa.

O valor da biomassa algal ( $B_t$ ) no tempo ( $t$ ) é uma função do valor da biomassa no tempo anterior ( $t - 1$ ), acrescido da variação  $B$  de biomassa ocorrida durante o intervalo de tempo  $\Delta t$ . Essa variação corresponde de fato a uma integral do tempo:

$$B_t = B_{t-1} + \int_{t-1}^t [dB/dt] \cdot dt$$

A cada intervalo de tempo  $\Delta t$ , o aumento (ou a diminuição) da biomassa ( $\Delta B$ ) depende de processos biológicos e físicos, que são os diversos parâmetros do modelo (taxas): fotossíntese ( $P$ ), respiração ( $R$ ), herbivoria ( $G$ ), sedimentação ( $S$ ), difusão turbulenta ( $D$ ) e advecção ( $A$ )

$$\Delta B / \Delta t = B (P-R-G-S-D-A)$$

### A FOTOSSÍNTESE

Nesta equação geral, o valor  $P$  de divisão celular do fitoplanc-  
ton (taxa fotossintética) sofre variações ligadas aos fatores Luz  
( $I/I_m$ ), e nutrientes ( $N/[N + K_n]$ ), e de acordo com a relação:

$$P = P_m \cdot I/I_m \cdot \exp [(1 - I/I_m) \cdot (N/N + K_n)]$$

onde

$P_m$  = taxa fotossintética máxima específica do fitoplanc-  
ton em presença, sob condições não limitantes,

$I$  = energia luminosa disponível para o fitoplanc-  
ton a cada passo de tempo de simulação.  $I$  varia com numerosos  
fatores (energia incidente, coeficiente de absorção pela  
água, pela clorofila, "selfshading"), que não detalhare-  
mos aqui.

$I_m$  = energia luminosa que proporciona  $P_m$

$N$  = teor em nutriente disponível no meio a cada passo de  
simulação (é escolhido o nutriente mais limitante para  
o fitoplanc-  
ton).

$K_n$  = coeficiente de semi-saturação do nutriente limitante,  
i.e. valor de  $N$  que proporciona  $P_m/2$  (segundo a curva  
de Michaelis-Menten).

### A HERBIVORIA

A função de herbivoria ("grazing") tirada da equação de  
IVLEV (1945, in WROBLEWSKI 1977) é:

$$G = G_m \cdot H \cdot (1 - \exp [-\beta (B - b)])$$

onde

$G$  = taxa de ingestão,

$G_m$  = taxa de ingestão máxima,

$\beta$  = constante de IVLEV que modifica a taxa de variação  
da ingestão de acordo com a concentração em fito-  
planc-  
ton ( $B$ ) e a concentração limite de fitoplanc-  
ton ( $b$ ) a partir da qual inicia o "grazing".

$H$  = biomassa dos herbívoros.

Embora não comentadas detalhadamente, as outras taxas in-  
cluídas na equação geral, são também ligadas à variação de fatores  
ambientais: a respiração com a temperatura, a sedimentação com o  
estado fisiológico da célula, a difusão (mistura turbulenta) e advec-  
ção (correntes) com as forças Vento e Energia radiante. É ne-

cessário ressaltar, a respeito dessas duas variáveis físicas, que a modelagem das características físicas do mar deveria constituir a etapa preliminar de qualquer estudo integrado de ecossistema marinho. A advecção é, frequentemente, o fator preponderante do determinismo de uma biomassa primária nas zonas de descontinuidade hidrológica (ressurgência).

## OS LIMITES DOS MODELOS – OS BLOCOS

O dimensionamento espaço-temporal do modelo, i.e., os limites dentro dos quais será efetuada a simulação de variáveis fitoplanctônicas, deve ser previamente definido. Podemos ter um modelo:

- unidimensional (variação temporal em ponto fixo)
- bidimensional (variação ao longo de componentes horizontal + vertical radial), ou 2 componentes horizontais (mapeamento), ou uma componente espacial e uma temporal, que pode estender-se ao tridimensionamento. Obviamente o grau de complexidade do modelo de simulação aumenta com o número de componentes (fig. 3).

A complexidade cresce também quando o espaço a ser simulado apresenta-se fisicamente heterogêneo (presença de termoclina). O problema é resolvido através da subdivisão do espaço em volumes elementares com estrutura e composição internamente homogêneas, chamados BLOCOS. As dimensões desses blocos serão escolhidas em função da escala de variação dos fenômenos observados.

Um bloco pode ser considerado como sub-sistema capaz de autonomia (com seus compartimentos e fluxos), dentro do sistema global. O conjunto de blocos e das relações que os ligam, constituem o Modelo.

No caso de simulação de um sistema a “n” blocos espaciais, a variação temporal de cada componente será induzida por 2 conjuntos de efeitos:

- (1) efeitos INTRABLOCOS, que são os processos biológicos atuando sobre as variáveis de estado (nutrientes, fitoplancton, herbívoros).
- (2) efeitos INTERBLOCOS, que consistem na transferência de parte dos elementos fitoplancton, nutrientes e herbívoros, de um bloco para outro, através de fenômenos de sedimentação, difusão e advecção.

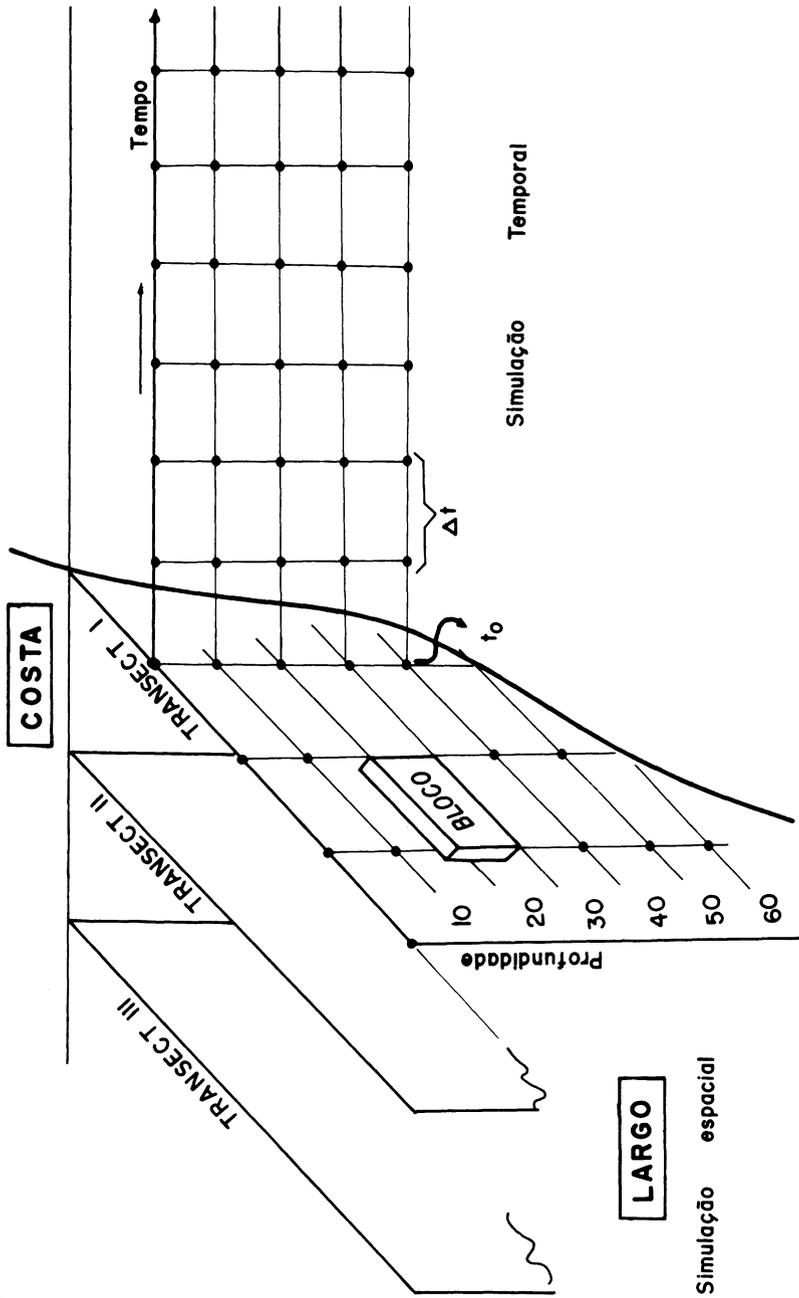


Fig. 03 – Representação dos limites espaço-temporais de um modelo de simulação.

## O FUNCIONAMENTO DO MODELO

Considerando definidos os seguintes parâmetros do modelo: dimensões (m) da malha espacial, passo de tempo ( $\Delta t$ ) de simulação (hora, dia, . . .), variável simulada (fitoplancton), variáveis forçantes (nutrientes, luz, herbívoros, físicas), as constantes (taxas de transferência de energia e matéria), e em fim as equações matemáticas que interligam essas variáveis, a etapa seguinte consiste em escrever o programa de computador, a partir de um fluxograma. O exemplo que segue é adaptado de LAZARRO (1978) (fig. 4).

A título de exemplo, fornecemos a lista dos parâmetros e variáveis de entrada necessários para o modelo de simulação Nutrientes – Fitoplancton – Zooplancton:

### LIMITES FÍSICOS DE SIMULAÇÃO

- número de blocos horizontais
- número de blocos verticais
- comprimento horizontal de um bloco (m)
- altura vertical de um bloco (m)
- largura horizontal de um bloco (m)
- tempo de simulação (h)
- passo de simulação (h)

### VARIÁVEIS FORÇANTES E CONSTANTES

- fluxo de advecção horizontal (m/h)
- fluxo de advecção vertical (m/h)
- fluxo horizontal de difusão turbulenta ( $m^2/h$ )
- fluxo vertical de difusão turbulenta ( $m^2/h$ )
- intensidade luminosa máxima na superfície ( $\ell y/h$ )
- duração do dia (h)
- coeficiente de absorção da água ( $/m$ )
- coeficiente de absorção específica da clorofila ( $/m/\mu gAtN/\ell$ )
- constante de Michaelis-Menten para a luz ( $\ell y/l$ )
- constante de Michaelis-Menten para os nutrientes ( $\mu gAtN/\ell$ )
- biomassa mínima de fitoplancton permitindo o início da herbivoria ( $\mu gAtN/\ell$ )
- biomassa de fitoplancton proporcionando uma taxa máxima de herbivoria ( $\mu gAtN/\ell$ )
- taxa de filtração máxima dos herbívoros ( $\ell/\mu gAtN/h$ )

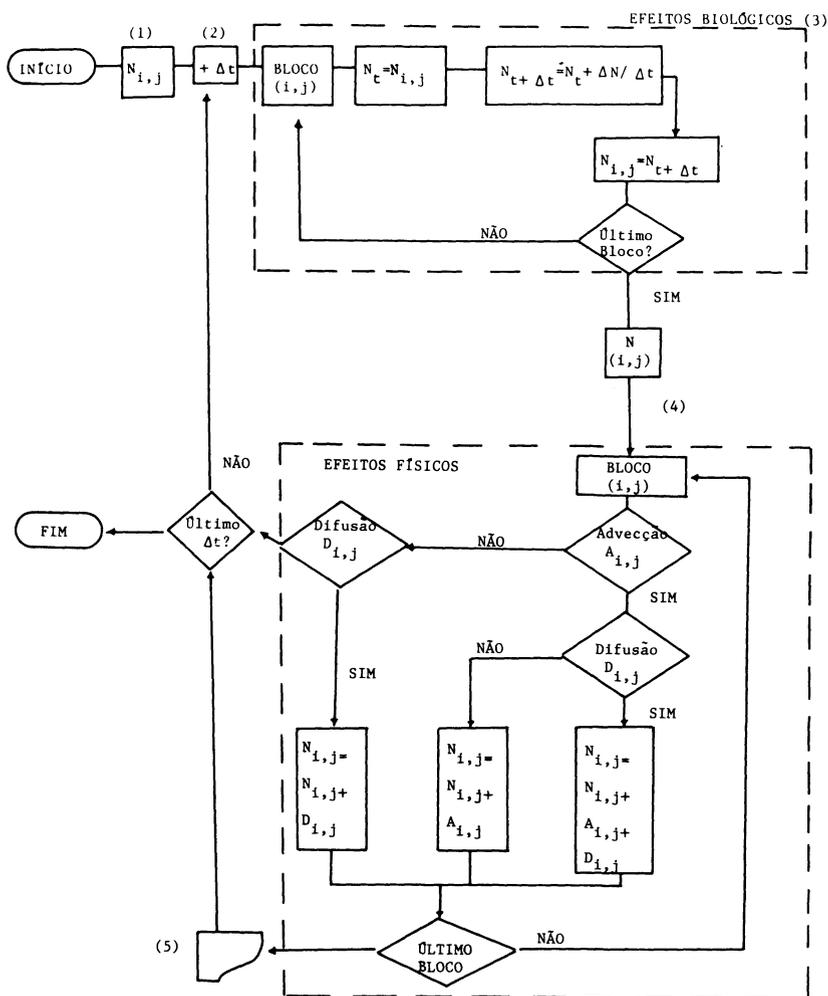


Fig. 04 – Exemplo de fluxograma de cálculo para simulação da variação espaço-temporal do nutriente N (Adaptado de LAZZARO 1978)

Legenda explicativa: (1) Matriz de dados iniciais,  $N(i, j)$  corresponde ao valor de variável no bloco,  $i, j$  (estação  $i$ , profundidade  $j$ ) (2) Introdução do intervalo de tempo  $\Delta t$  (passo de simulação) (3) O valor inicial de  $N$  em cada bloco é substituído pelo valor  $N + \Delta N$ , de acordo com efeitos biológicos que atuaram no intervalo de tempo  $\Delta t$  (4) Após o último bloco, são considerados os efeitos físicos interblocos (adveção e/ou difusão). Os coeficientes de adveção e difusão são estocados em 2 matrizes  $A(i, j)$ . Esses dados servem para alterar o valor de  $N$  de cada bloco, a cada passo de tempo, pelo acréscimo de  $A(i, j) * N(i, j)$  e/ou  $D(i, j) * N(i, j)$ , positivamente ou negativamente de acordo com o sentido do fluxo físico (5) os resultados são impressos ou plotados.

- taxa de mortalidade dos herbívoros ( $\mu\text{gAtN/h}$ )
- taxa de excreção dos herbívoros ( $\mu\text{gAtN/h}$ )

### VARIÁVEIS INICIALIZADAS PARA SIMULAÇÃO

- teores em nutrientes ( $\mu\text{ gAtN/l}$ )
- biomassa do fitoplâncton ( $\mu\text{ gAtN/l}$ )
- biomassa do zooplâncton herbívoro ( $\mu\text{ gAtN/l}$ )

Podemos verificar que as unidades de espaço, tempo, biomassa e fluxos, são rigorosamente homogêneas (metro, hora, litro,  $\mu\text{gAtN}$ ). É uma exigência do método, afim de que a comparação entre variáveis e a transferência de matéria entre elas sejam possíveis.

### TESTE DO MODELO

A última etapa da modelagem consiste em comparar os resultados da simulação com os dados observados que serviram para a elaboração e inicialização do modelo.

A figura 5, tirada de WALSH (1975), dá um exemplo de comparação entre a variação espacial dos teores de nitrato na ressurgência do Peru, e os resultados da simulação.

O modelo é ajustado fazendo variar os parâmetros até concordância razoável entre a “saída” simulada e os dados de campo. O modelo assim ajustado é, em seguida, testado contra um conjunto de dados novos, independentes dos utilizados para a criação do modelo. Se a divergência for excessiva volta-se a um dos passos anteriores corrigindo o modelo.

### CONCLUSÕES

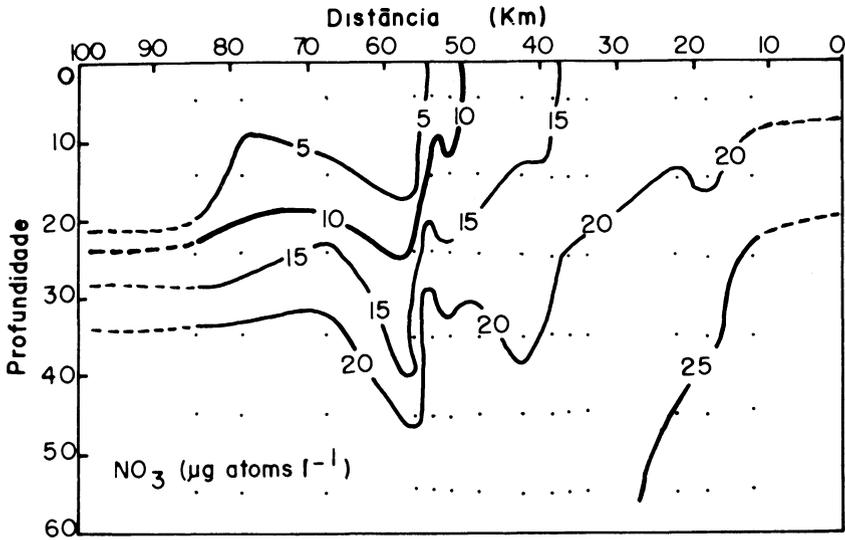
Limitado por uma necessária concisão, nossa explanação não pode obviamente revelar as múltiplas facetas da modelagem numérica. As referências bibliográficas citadas, embora não exaustivas, constituem uma literatura de base para o leitor que queira se aprofundar no assunto.

Alguns pontos importantes devem ser ressaltados em termos de conclusão, mais ligados aos aspectos filosóficos do uso desta metodologia na programação das pesquisas.

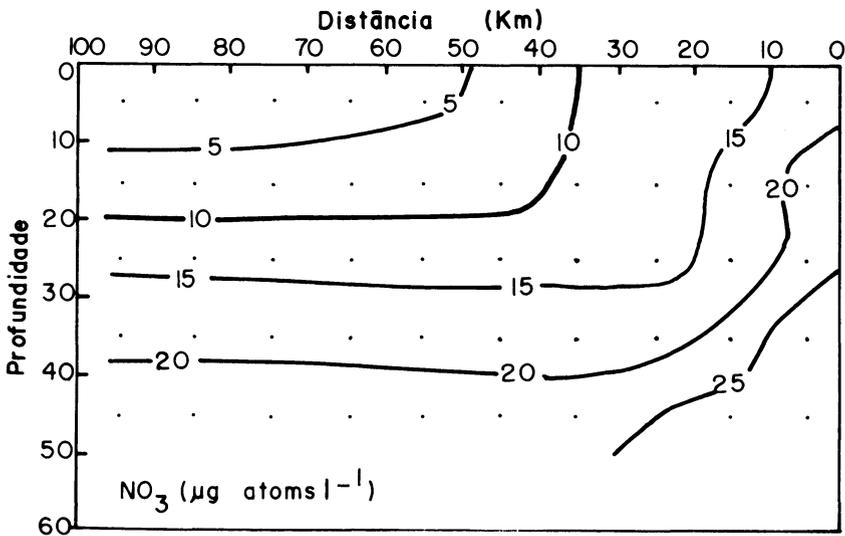
A modelagem é um exercício de pesquisas, onde quase sempre o processo de desenvolvimento do modelo é mais importante do que o próprio modelo criado.

A modelagem estimula a discussão interdisciplinar entre os

Nerfca, Pontal do Sul, PR, 2(supl.):43-60, dezembro 1987



(A)



(B)

Fig. 05 — Comparação entre a variação espacial dos teores de nitrato na resurgência no Perú (A) e os resultados da simulação (B) (segundo WALSH 1975)

participantes, desde o oceanógrafo físico até o biólogo da pesca. Os cientistas são forçados a formular e testar suas próprias idéias e seus dados, dentro de uma concepção quantitativa e dinâmica do ecossistema. A interação pluridisciplinar é ainda mais intensa e necessária na hora de testar as "saídas" do modelo, quando os problemas são identificados e as possíveis soluções exploradas.

Mesmo se, por qualquer motivo, todas as etapas que levam à realização completa de um modelo não podem ser cumpridas, a simples elaboração do diagrama conceitual (compartimentos e fluxos) do sistema em estudo, é de grande importância como meio de comunicação entre os cientistas. Esse diagrama constitui o alicerce do programa de pesquisas multidisciplinar, onde compartimentos (banco de dados) e fluxos (taxas) são ligados às tarefas de campo e laboratório.

Dentro desta visão, a modelagem ecológica torna-se o veículo ideal para formular as hipóteses de trabalho, bases de toda pesquisa. O próprio modelo conceitual é, aliás, uma representação gráfica dessas hipóteses.

Formularemos algumas recomendações:

- um banco de dados deve ser criado, suficientemente completo para permitir o teste do modelo; é importante a qualidade desses dados, um pequeno erro no início da simulação, podendo propagar-se e amplificar-se ao longo do processamento interativo das equações;
- é necessário avaliar a sensibilidade do modelo em relação a cada processo introduzido nas equações, o que evitará de tornar o modelo inutilmente complexo; todos os processos não devem ser necessariamente incluídos;
- as pesquisas visando a medição de fluxos são primordiais e devem ser incentivadas;
- a importância dos processos físicos (transporte) deve ser avaliada;
- não devemos esquecer dos limites de aplicabilidade do modelo; ele pode ser, as vezes, inadequado para generalização; o modelo representa somente uma síntese dos conceitos atuais, os quais podem ser em mesmo tempo, e por hora, errados e incompletos. Cabe aos pesquisadores corrigir e completar esses conceitos.

Por fim, terminaremos transcrevendo parte das conclusões de GORDON et alii (1986), que não deixarão de tranquilizar-nos: segundo a própria experiência desses autores, um grupo de cientistas, mesmo com conhecimento limitado em modelagem, pode contri-

buir utilmente à modelagem de um ecossistema, se eles aceitarem trabalhar em equipe. É necessário, entretanto, a dedicação exclusiva de uma pessoa com experiência em programação e computadores. GORDON et alii (1986) finalizam com este conselho: "— Don't expect all participants to display the same level of enthusiasm. Success depends upon having a number of scientists who enjoy thinking in broad terms about entire ecosystems and can work cooperatively."

### REFERÊNCIAS

- CUSHING, D. H. 1968. Grazing by herbivorous copepods in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 32:70-82.
- FLEMING, R. H. 1939. The control of diatom populations by grazing. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 14:210-227.
- FRANSZ, H. G. e HERHAGEN, J. H. G. 1985. Modeling research on the production cycle of phytoplankton in the Southern Bight of the North Sea in relation to riverborne nutrient loads. *Netherlands J. of Sea Research.* 19(3/4):241-250.
- GALLEGOS, C. L. e PLATT, T. 1981. Photosynthesis measurements on natural populations: numerical analysis. In "Physiological bases of phytoplankton ecology". Canadian Bull. of Fisheries and Aquatic Sciences. 210:103-112.
- GOLDBERG, E. D., McCAVE, I. N., O'BRIEN, J. J. e STEELE, J. H. (Editors) 1977. *The Sea*. Vol. 6: **Marine Modeling**. John Wiley and Sons, N. York, London, Sydney, Toronto.
- GORDON, D. C. JR., KEIZER, P. D., DABORN, G. R., SCHWINGHAMER, P. e SILVERT, W. L. 1986. Adventures in holistic ecosystem modeling: the Cumberland basin ecosystem model. *Netherlands J. of Sea Research.* 20(2/3):325-335.
- HERMAN, A. e PLATT, T. 1983. Numerical modeling of diel carbon production and zooplankton grazing on Scotian Shelf based on observational data. *Ecological modeling.* 18:55-72.
- IVERSON, R. L., CURI, H. C. e SAUGEN, J. L. 1974. Simulation

- 
- model for wind-driven summer phytoplankton dynamics in Auke Bay, Alaska. **Mar. Biol** 28:169-177.
- JAMART, B. M., WINTER, D. F., BANSE, K., ANDERSON, G. C. LAM, R. K. 1977. A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the north western U. S. Coast. **Deep-Sea Res.** 24(8):753-773.
- KREMER, J. N. e NIXON, S. W. 1978. **A coastal marine ecosystem. Simulation and analysis.** Ecological Studies 24. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 217 pp.
- LAZZARO, X. 1978. **Modélisation sur le thème: la production primaire en Mer Ligure au printemps.** Mém. DEA Oceanogr. biol., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI., 113pp.
- O'BRIEN, J. J. e WROBLEWSKI, J. S. 1973. A simulation of the mesoscale distribution of the lower marine trophic levels off West Florida. **Inv. Pesq.** 37:193-244.
- PACE, M. L., GLASSER, J. E. e POMEROY, L. R. 1984. A simulation analysis of continental shelf food webs. **Mar. Biol.** 82:47-63.
- PATTEN, B. C. 1968. Mathematical models of plankton production. In. **Rev. ges. Hydrobiol.** 53:357-408.
- PLATT, T., MANN, K. H. e ULANOWIZ, R. E. 1981. **Mathematical models in biological oceanography.** The UNESCO Press, Paris, 158 pp.
- POLOVINA, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem 1. the ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. **Coral Reefs.** 3-1-11.
- RADACH, G. 1980. Preliminary simulations of the phytoplankton and phosphate dynamics during FLEX'76 with a simple 2 - component model. **Meteor. Forschungsergeb (A. Allg. Phys. Chem. Meeres),** Berlin. 22:151-163.
- RADACH, G. e MAIER-REIMER, E. 1975. The vertical structure of phytoplankton growth dynamics. A mathematical model. **Mem. Soc. Roy. Sci., Liège.** 7:113-146.
- Nerfíca, Pontal do Sul, PR, 2(supl.):43-60, dezembro 1987

- RILEY, G. A. 1946. Factors controlling phytoplankton populations on George's Bank. *J. Mar. Res.* 6:54-73.
- RILEY, G. A. 1965. A mathematical model of regional variations in plankton. *Limnol. Oceanogr.* (suppl.) 10:202-215.
- RILEY, G. A. e BUMPUS, D. F. 1946. Phytoplankton-zooplankton relationships on George's Bank. *J. Mar. Res.* 6:33-47.
- RYTHER, J. H. e YENTSCH, C. S. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.* 2:281-286.
- STEELE, J. H. 1958. Plant production in the northern North Sea. *Scottish Home Dept. Mar. Res.* 7:1-36.
- STEELE, J. H. e Henderson, E. N. 1976. Simulation of vertical structure in a plankton ecosystem. *Scot. Fish. Res. Rep.* 5:27pp.
- TAYLOR, A. H., HARRIS, J. R. W. e AIKEN, J. 1986. The interaction of physical and biological processes in a model of the vertical distribution of phytoplankton under stratification. In. "*Marine interfaces ecohydrodynamics*", p. 313-331, edited by Nihoul, J. C. J., Elsevier oceanography series 42. Elsevier, Amsterdam, Oxford, N. York, Tokyo.
- VINOGRADOV, M. E., MENSHTUKIN, V. V. e SHUSHKINA, E. A. 1972. On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean. *Mar. Biol.* 16:261-268.
- WALSH, J. J. 1975. A spatial simulation model of the Peruvian Upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res.* 22:201-236.
- WALSH, J. J. e DUGDALE, R. E. 1971. A simulation model of the nitrogen flow in the Peruvian upwelling system. *Invest. Pesq.* 35:309-330.
- WROBLEWSKI, J. S. 1977. A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. Mar. Res.* 35:357-394.