O Pântano Epistemológico da Ecologia: Retrospectivas e Perspectivas para a Ciência Ecológica

Frederico de Meirelles Santos Pereira

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em ecologia do Departamento de Biologia do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (PPGE/UFRJ) como um dos pré-requisitos para a obtenção do grau doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Francisco de Assis Esteves

Rio de Janeiro
Outubro de 2008

Livros Grátis

http://www.livrosgratis.com.br

Milhares de livros grátis para download.

Este trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Limnologia, do Instituto de Biologia do Departamento de Ecologia, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, sob orientação do Prof. Francisco de Assis Esteves, tendo sido o autor financiado por bolsa de estudos concedida pela CAPES.

FICHA CATALOGRÁFICA

O Pântano Epistemológico da Ecologia: Retrospectivas e Perspectivas para a Ciência Ecológica

Frederico de Meirelles Santos Pereira - Rio de Janeiro, RJ, 2008

Tese de Doutorado em Ciências Ecológicas. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia. Departamento de Ecologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PPGE/UFRJ).

Palavras-Chave

1- Ecologia. 2- Epistemologia. 3- Caos. I -Título.

Banca Examinadora:

_____
Prof. Dr. Francisco de Assis Esteves

_____
Prof. Dr. Fernando Fernandez

_____
Prof. Dr. Sidney Magela Thomaz

_____
Prof. Dr. Reinaldo Luiz Bozelli

_____
Prof. Dr. Francisco Rodrigues Barbosa

O Pântano Epistemológico da Ecologia

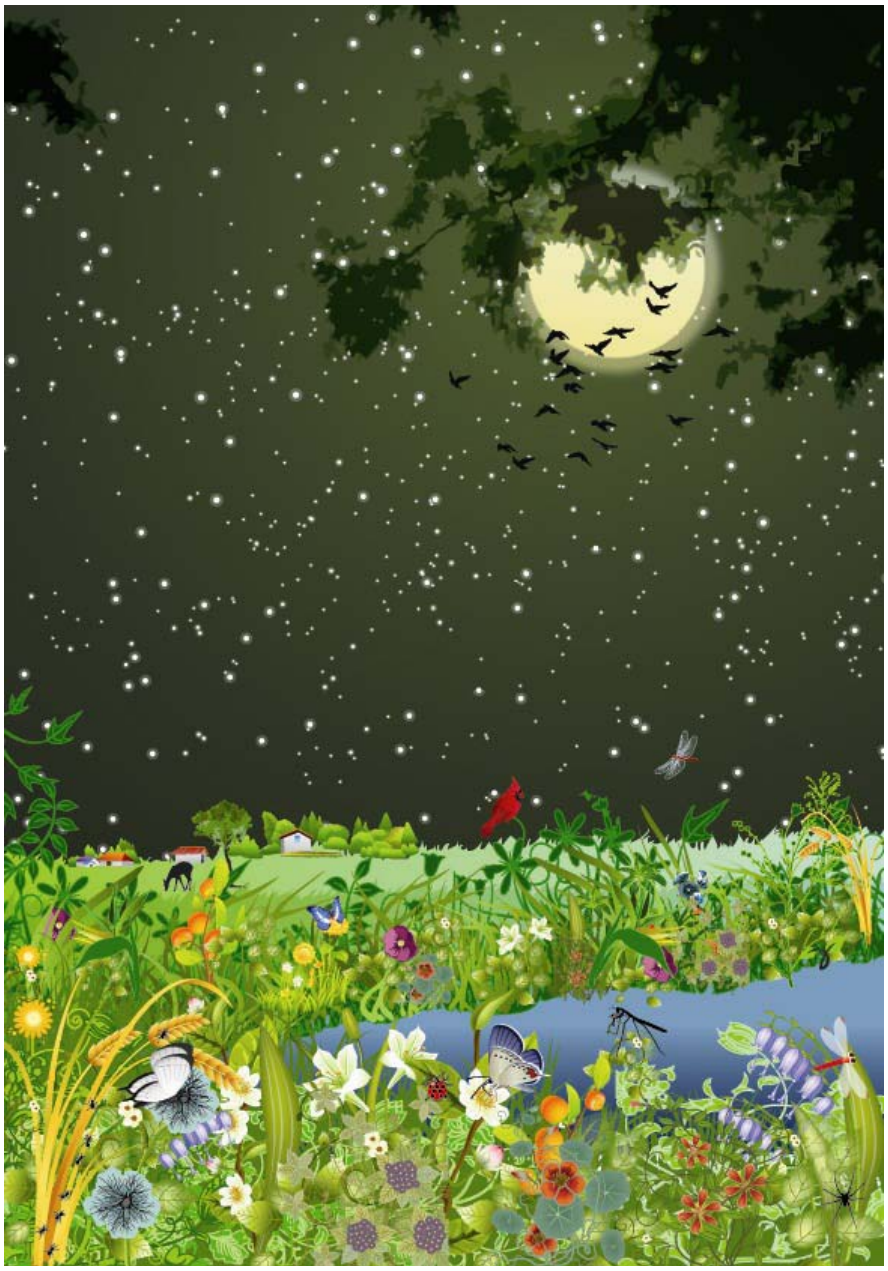


Imagem obtida pela sobreposição de imagens vetoriais. Representa o "tangled bank" de Charles Darwin banhado pelo microcosmo de Stephen Forbes: o Pântano Epistemológico da Ecologia. Uma paisagem linda e ao mesmo tempo sombria, espreitada pelo homem e suas cidades, de uma complexidade tão intangível que nos leva à necessidade de criar mundos imaginários, ou teóricos, que possuam suas propriedades. Na única mitologia legitimamente Brasileira, os rio lagos e florestas são terra de Ci, a Mãe do Mato Virgem do Macunaíma de Mário de Andrade. A personificação artística de uma Natureza de natureza "tinhosa", bela e imprevisível. O presente trabalho, embora acadêmico, foi movido pela mesma "comoção lírica" que Mário de Andrade teve ao conhecer as histórias e lendas dos povos da floresta. Dedicamos este estudo à Ci e a todos os brasileiros que o financiaram sem saber.
Por Fernando Meirelles e Frederico Meirelles.

Sumário

Agradecimentos.....8

Resumo.....10

Abstract.....11

1.Introdução.....14

2. Métodos.....17

3. A Pergunta de Darwin e as Respostas de Forbes e Hutcuinson – A Concepção

.....25

4.George Evelyn Hutchinson.....39

5- A década de Mágica da ecologia.....45

6. Em busca de leis ecológicas 53

7.Ordem a partir da desordem.....69

8. Evidências empíricas de mundos imaginários.....87

9. Conclusões.....140

Bibliografia.....141

Anexos.....150

AGRADECIMENTOS

Nenhum ser é tão solitário e tão dependente quanto o cientista, ou o aspirante a tal. Para que este trabalho tenha sido realizado, uma gama enorme de pessoas agiram de forma mais direta ou indireta, mais atualmente ou em tempos mais pretéritos...

Em primeiro lugar agradeço à Providência, meio pelo qual Deus age. Agradeço à minha família que esteve comigo nos momentos mais difíceis e felizes também: José, Ângela, Fernando e Renata. Meus pais queridos e meus irmãos queridos, sempre ao meu lado. À Patrícia que conviveu pacientemente com minha obstinação, me ajudou a segurar barras inimagináveis e me deu muito carinho nesses quase dois anos.

Junto à minha família coloco meu querido professor Francisco de Assis Esteves, ou o Chico, como meu mestre fundamental, de influência enciclopédica, irrefutável na formação dos meus âmbitos científico e pessoal. Com 18 anos recém feitos o Chico retirou, com a autoridade meio de pai meio de mestre, o boné que eu insistentemente usava, me entregou um jaleco e disse: "agora você é um cientista". Como pessoa o Chico me ensinou o valor da persistência, fidelidade, da amizade e de uma leveza única na forma de ver a vida. Ver a vida com uma leveza oriental e operar verdadeiras revoluções institucionais, formar inúmeros cientistas que hoje atuam com excelência pelo Brasil afora (e no exterior também). Ao conviver com o Chico por esses dez anos vi o que é viver uma vida verdadeiramente dedicada à semeadura da informação. Com seu apoio e confiança e a força acadêmica e de fraternidade da equipe do Laboratório de Limnologia pude alçar-me em uma aventura que perurará por toda a minha vida.

Da equipe do laboratório de Limnologia ressalto a Rose e o Cláudio como os meus primeiros professores em um laboratório. A Adriana, o Adriano, a Luciana, o Jabour, o Jayme, André Megali, Paloma, Letícia, Chiquitito, Salsicha, Gabriel, Dinho, Júnior, Cléber e Kika, Reinaldo Bozelli, Vinícius Farjalla, Sandra, Marquinhos, João José, Ellen, Thaís, ... Diversas pessoas que estão e estiveram no laboratório durante minha formação. São muitos nomes. Tenho muitas saudades dos que estão longe, dos que saíram. Lembro também do

meu carinho pelo alunos novos que me animam com seu ânimo juvenil. Agradeço ao laboratório de limnologia da UFRJ, sabendo que recebi muito mais do que doei...

Agradeço enormemente ao professor Paulo Bisch e à professora Nice pelas aulas aulas particulares e infindáveis discussões que muito me influenciaram. Ao professor Jon Cole também devo agradecimentos pela paciência com que respondeu aos meus inúmeros e-mails.

Agradeço ao meu berço acadêmico: o Instituto de Biologia, mais precisamente ao Departamento de Ecologia da UFRJ na figura de diversas pessoas: Marcinha, Suely, Fernando Fernandez, Fábio Scarano, Erica Caramaschi, Ricardo Iglesias, entre outros. Todos muito solícitos e carinhosos, que fizeram essa década ser muito agradável e instrutiva. Tenho um carinho muito especial por todos com quem convivi nesse local de excelência e humanidade.

Ao pessoal de Macaé: seu Paulinho, Lena, Inês e ao grande amigo João Marcelo.

À CAPES pelo apoio financeiro.

RESUMO

O objetivo central deste estudo foi o de fazer uma leitura crítica e analítica da ciência ecológica. Entendemos como os ramos mais fundamentais da ciência ecológica a evolução através do processo de seleção natural, o arcabouço teórico que envolve o conceito de nicho ecológico e a abordagem termodinâmica. A teoria da evolução pela seleção natural, representada originalmente por Charles Darwin, é o ponto de partida para a construção da idéia de nicho, que pode ser considerada como na forma apresentada por George E. Hutchinson. A abordagem termodinâmica tem como ponto de partida a década de 1920, a partir da idéia original de pirâmide trófica aperfeiçoada posteriormente para o que hoje concebemos como trofo-dinâmica. As matematizações ocorridas na mesma década permitiram avanços conceituais e técnicos fundamentais para as construções teóricas acerca da competição e das interações tróficas. Paralelamente, avanços teóricos da termodinâmica permitiram a concepção da idéia de sistemas dissipativos abertos afastados do equilíbrio com potencial de auto-organização, gerando um campo extremamente fértil para o entendimento da vida; das células à biosfera. Procuramos, através do uso de modelos matemáticos, integrar a visão termodinâmica à dinâmica de populações. Nossos resultados demonstraram ser compatíveis com as evidências empíricas e corpos conceituais disponíveis hoje. Identificamos fortes evidências do papel do caos determinístico como facilitador de compensações e de cenários de maior produtividade e eficiência. Sobre a raridade de compensações na natureza (covariâncias negativas) recentemente observadas na literatura, mostramos que um sistema complexo operando parâmetros aleatórios pode produzir relativamente poucas compensações, sinalizando para o fato de que a estocasticidade pode "abafar" as covariações negativas, enquanto o determinismo associado ao caos pode claramente amplificá-las. Adicionalmente, apontamos para uma *quasi simetria* na natureza entre produção de biomassa (construção, variação de entropia negativa) e respiração (destruição,variação de entropia positiva), com leve vantagem para a segunda, idéia já germinante no trabalho tido como inaugural na ecologia: The lake as a microcosm, de Stephen Forbes. Isso nos leva a um quadro de um *paradoxo da destruição*, onde as atividades respiratórias tendem a exceder as produtividades, sugerindo que a natureza pode possuir uma eficiência (produção/produção+respiração) modal inferior a 50% (onde produção=respiração) como condição fundamental para existência estável de vida. Ousamos especular que o entendimento da vida, de forma geral, só ocorrerá a partir do entendimento da ecologia, em detrimento parial de fisiologias e sopas primordiais. E o entendimento pleno dos fenômenos ecológicos deve ser acompanhado de uma visão lógica (cicular) que limita fortemente a idéia de variável dependente x variável independente. Em suma, pretendemos abrir uma janela para grandes revoluções que vêm ocorrendo acerca do caos, termodinâmica, auto-organização e causalidade e incentivar suas possíveis e plausíveis aplicações à ecologia.

ABSTRACT

The main objective of this work was to do a critical and analitical aproach of ecological science . We assumed the evolution of species by natural selection, the niche theory and the thermodynamic approach as the main important branches of the ecological conceptual structure. The theory of evolution, originaly represented by Charles Darwin is starting point for the construction of the niche concept, as can be representend by George Evelyn Hutchinson. The thermodynamic point of view has its starting point in the 1920´s by the development of the ideia of trophic pyramid which concept has evolved to what we know as **trophodynamic**. At the same decade, the use of maths determined conceptual and technical advances that were keys for competition and trophic interactions ideas. At the same time, thermodynamic adavances has generated the idea of **open dissipative systems far from the equilibrium** with auto-organization potencial, what has generated importante concepts for life understanding; from cells to biosphere. We aim to integrate thermodynamic and population dynamic by using mathematics aproaches. Ours results are in agreement with empirical evidences and concepts accepted nowadays. We have identified strong evidences of **deterministic chaos** role in compensations and efficiency and productivity. We have shown that, in relation to rarity of **compensations** in nature (negative covariances) recently reported, a complex system operating in randon parameters is able to produce a small number of compensations, pointing that stochastic can hide negative covariances, while determinism associated with chaos can amplify them. Additionaly, we point to a *quasi simetria* in nature between biomass production (construction, negative entropy variation) and respiration (destruction, negative entropy variation), with a small advantage for the latter, idea alread present in the work considered the first in ecology: “The lake as a microcosm”, by Stephen Forbes. It has determined an idea of destruction paradox , where respiration activities tends to exceed protuctivites, suggesting that nature can have an efficiency (production/production+respiration) modal lower to 50% (considering production=respiration), as fundamental condition for satable life existence. We dare to speculate that life underestand, in general, could only occur based on ecology underestand, in partial detriment to phisiology and primordial soups. And the complete undertanding of ecological phenomena needs a logical point of view (circular) what strogly limits the idea of dependent variable x independent variable. In short, we intend to open a window to important recent revolutions in chaos, thermodynamic, auto-organization and causality and incentive its possible and plausible applications in ecology.

A mais sórdida pelada é de uma complexidade Shaeksperiana.

(**Nelson Rodrigues**, percebendo a absurda complexidade que pode ser vista em uma simples pelada de futebol qualquer)

Óleo sobre tela de autoria de *Luiz Rivera* intitulado "*Hidden Lake*" (O lago oculto, 2006). A reduzida profundidade, que nos permite ver as antas e onças emersas, mostra que a região anterior da paisagem é um brejo, um pântano. De forma geral, toda região litorânea dos lagos e lagunas tropicais rasos apresentam uma fisionomia de "*wetland*", brejos pantanosos em beleza e informação. Terras úmidas que, de tão complexas, são campo árido para o pensamento. Uma homenagem à Limnologia e a Harold Sioli, homem que se aventurou por paisagens como essa, trouxe avanços inestimáveis para a maior Bacia de Água Doce do mundo, alavancou a limnologia no Brasil e formou o orientador desta tese. Um avô científico digno de muito orgulho.

1- Introdução

Pretendemos neste volume, dissecar a estrutura teórica e conceitual da ecologia à luz da epistemologia e da história dessa ciência. Sendo o estudo da ecologia – nos níveis de ecossistema, comunidade e populações – fonte de alta complexidade fenomenológica, entendemos que faz-se necessária uma organização no sentido epistemológico, para que o entendimento das causalidades e a predição sejam mais robustos nesta ciência. Nosso ponto de partida central, ou premissa fundamental para as argumentações aqui colocadas, é o fato de o "pântano fenomenológico", ou seja, a miríade de fenômenos sem causalidades absolutamente claras, leva a ciência ecológica ao estado de um "pântano epistemológico". A terminologia "pântano" epistemológico" é apenas uma alegoria para expressar a impotência da ciência convencional frente à intrigante e deslumbrante complexidade da vida e dos sistemas ecológicos.

Entendemos como os ramos mais fundamentais da ciência ecológica **a evolução através do processo de seleção natural**, o arcabouço teórico que envolve o **conceito de nicho ecológico** e a abordagem **termodinâmica**, sendo a última podendo ser traduzida como a escola da "ecologia energética". A teoria da evolução pela seleção natural, representada originalmente por Charles Darwin, é o ponto de partida para a construção da idéia de nicho, que pode ser considerada como na forma apresentada por George E. Hutchinson, muito embora *protoidéias* de nicho sejam bem anteriores a Hutchinson. A abordagem termodinâmica tem como representante original Raymond Lindeman, foi aperfeiçoada por Eugene p. Odum e tem na teoria termodinâmica dos ecossistemas ponto de destaque de nossa análise.

Pretendemos voltar ao passado e caminhar até o presente para construir uma estrutura reflexiva que consideramos fundamental e pouco usual na construção das teorias

ecológicas. O objetivo deste ensaio é propor uma contribuição, por menor que seja, para uma redefinição do *status epistemológico* da ecologia como ciência, algo que se faz cada vez mais urgente. Mas para começarmos a nos aventurar nesse "pântano" precisamos definir claramente qual é o nosso problema: o pluralismo. A ecologia não possui uma unidade, mas é dividida em inúmeras sub-disciplinas.

Definimos 3 objetivos principais para este trabalho:

I) Tentar formular caminhos conceituais e epistemológicos para as seguintes questões:

1) A ecologia é uma ciência autônoma?

2) Existem "leis ecológicas"?

3) A evolução pela seleção natural e os conceitos centrais da ecologia são teorias ou meras tautologias que não se prestam à predição?

4) Quais são as perspectivas para a ecologia no futuro?

II) Fazer um apanhado histórico considerando que a ciência ecológica nasceu com a concepção da Teoria da Evolução das Espécies (Darwin, 1859) e teve um importante impulso a partir do trabalho de Stephen Alfred Forbes (1844-1930) "The lake as a microcosm" (Forbes, 1887);

III) Sinalizar para as férteis perspectivas que se encontram na teoria termodinâmica moderna e na teoria de sistemas dinâmicos, ambas com ênfase no conceito de caos *como ultra-sensibilidade a pequenas pertubações*, e para passíveis reformulações lógicas no que

diz respeito a causa e efeito, apontando para urgência de abordagens que incorporem a *causação circular*.

2. Métodos

Este estudo se subdivide em duas partes fundamentais: I) uma parte de análises conceituais e históricas e; II) uma parte de análises matemáticas que envolvem resultados e outras análises conceituais adicionais. A principal metodologia da primeira parte foi o método da análise conceitual baseada na leitura crítica de textos que consideramos importantes para a construção e consolidação da ciência ecológica. Os métodos empregados nas análises dos modelos matemáticos abordados são exibidos a seguir.

Usamos como substrato para nossas análises 2 modelos matemáticos distintos. O primeiro é um sistema de 3 equações iterativas (os resultados no tempo t dependem dos resultados no tempo t-1) modificado de Dihel (2003) (Modelo 1), onde consideramos um produtor primário (R), que possui em seus argumentos um componente logístico, um consumidor primário (N), que se alimenta somente de R, e uma terceira espécie que se alimenta de R e N (onívora) (seção 2.1.1). O segundo modelo é um sistema de 7 equações que apresentam relações positivas e negativas entre si e possuem taxas de crescimento e parâmetros de interação aleatórios entre faixas pré-definidas (seção 2.1.2).

2.1 Modelos Matemáticos

2.1.1 Modelo com 3 espécies

O modelo 1 representa as relações tróficas de 3 espécies: 1 produtor primário (R), um consumidor primário (N), que se alimenta de R, e um onívoro (P), que se alimenta tanto de R quanto de P (Modificado de Dihel, 2003):

$$R_{t+1} = r\,R\left(1 - \frac{R}{K}\right) - a_{RN}\,R\,N - a_{RP}\,R\,P$$

$$N_{t+1} = e_{RN}\,a_{RN}\,R\,N - a_{NP}\,N\,P - m_N\,N$$

$$P_{t+1} = e_{RP}\,a_{RP}\,R\,P + e_{NP}\,a_{NP}\,N\,P - m_P\,P$$

Os parâmetros são definidos com da seguinte forma (unidades entre parênteses):

- aRN: taxa de procura e ataque de N em R (área . biomassa de N^{-1} . $tempo^{-1}$)
- aRP: taxa de procura e ataque de P em R (área . biomassa de P^{-1} . $tempo^{-1}$)
- aNP: taxa de procura e ataque de P em N (área . biomassa de P^{-1} . $tempo^{-1}$)
- eRN: taxa de conversão de R em N (número não-dimensional entre 0 e 1)
- eRP: taxa de conversão de R em P (número não-dimensional entre 0 e 1)
- eNP: taxa de conversão de N em P (número não-dimensional entre 0 e 1)
- K: capacidade de suporte de R (biomassa de R . área-1)
- mN: taxa de mortalidade de N (biomassa de N . tempo-1)
- mP: taxa de mortalidade de P (biomassa de P . tempo-1)

2.1.2 Modelo com 7 espécies

O modelo 2 se consiste em um "balanceador numérico", ou um "balanceador de massas" de 7 equações. Podemos extrair propriedades ecológicas, já que todas as suas equações possuem em sua estrutura o mapa logístico. A estrutura logística é, então, acrescida e/ou decrescida de frações dos resultados de uma ou mais equações no tempo t-1. As equações se dão da seguinte forma:

$$P^1_{t+1} = P^1_t \Phi\left(1 - P^1_t\right) + P^1_t P^2_t \Omega_1 - P^1_t \left(P^5_t + P^6_t + P^7_t\right)\Omega_2$$

$$P^2_{t+1} = P^2_t \Phi\left(1 - P^1_t\right) - P^2_t P^1_t \Omega_3 - P^2_t P^3_t \Omega_4 + P^2_t P^5_t \Omega_5 - P^2_t P^7_t \Omega_6 - P^2_t P^6_t \Omega_7$$

$$P^3_{t+1} = P^3_t \Phi\left(1 - P^1_t\right) - P^3_t P^1_t \Omega_8 + P^3_t P^5_t \Omega_9 + P^3_t \left(P^6_t + P^7_t\right)\Omega_{10} + P^3_t P^2_t \Omega_{11}$$

$$P^4_{t+1} = P^4_t \Phi\left(1 - P^1_t\right) - P^4_t P^1_t \Omega_{12} - P^4_t P^5_t \Omega_{13}$$

$$P^5_{t+1} = P^5_t \Phi\left(1 - P^1_t\right) + P^5_t P^4_t \Omega_{14} + P^5_t P^2_t \Omega_{15} - P^5_t P^3_t \Omega_{16}$$

$$P^6_{t+1} = P^6_t \Phi\left(1 - P^6_t\right) - P^6_t P^5_t \Omega_{17} + P^6_t P^7_t \Omega_{18} - P^6_t P^3_t \Omega_{19} + P^6_t P^1_t \Omega_{20} + P^6_t P^2_t \Omega_{21}$$

$$P_{t+1}^{7} = P_t^7 \Phi\left(1 - P_t^7\right) - P_t^7 P_t^3 \Omega_{22} - P_t^7 P_t^6 \Omega_{23} + P_t^7 P_t^1 \Omega_{24} + P_t^7 P_t^2 \Omega_{25}$$

Onde:

Ω são os parâmetros de interação (25 ao todo) obtidos a partir de distribuições aleatórias em intervalos pré-determinados: entre 0,001 e 0,05 consideramos "ligações fracas" e entre 0,01 e 0,1 consideramos "ligações fortes". Para cada simulação foram obtidos 25 valores aleatórios dentro de um dado intervalo, ou cenário. Os parâmetros também foram obtidos aleatoriamente, com um valor para cada espécie para cada geração. Para obtenção de regime caótico geramos valores entre 3,3, e 3,8 e para dinâmicas não caóticas, entre 2 e 2,5.

2.2 Análises Numéricas

2.2.1 Expoentes de Lyapunov

A estimativa dos expoentes de Lyapunov teve como objetivo identificar a existência de caos determinístico nas diversas trajetórias estudadas. Uma dinâmica caótica, apresenta como propriedade fundamental a hipersensibilidade a condições iniciais. A condição inicial de uma trajetória é o primeiro valor de onde parte uma trajetória (x_0), sendo que pequenas mudanças nesse valor inicial conferem divergências de trajetórias regidas pela mesma função. Para melhor ilustrar consideremos x_0 e $x_0 + \delta_0$ como duas condições iniciais vizinhas separadas por uma pequena distância δ_0. Consideremos que após N iterações de um mapa $x_{j+1} = F(x_j)$, onde $N \rightarrow \infty$, o módulo da distância entre dois pontos das trajetórias vizinhas seja δ_N. Se a relação entre δ_0 e δ_N é dada por:

$$|\delta_N| \cong |\delta_0| e^{\Lambda N} \qquad (1)$$

logo, Λ corresponde ao expoente de Lyapunov da dinâmica unidimensional. Podemos reescrever a expressão anterior como:

$$\Lambda = \frac{1}{N} \mathrm{Ln}\left(\left|\frac{\delta_N}{\delta_0}\right|\right) \qquad (2)$$

Sendo a distância δ_N a diferença entre a N-ésima iteração a partir do ponto x_0 e a N-ésima iteração a partir do ponto $x_0 + \delta_0$, temos:

$$\delta_N = F^{(N)}(x_0) - F^{(N)}(x_0 + \delta_0) \qquad (3)$$

Em termos mais simples, a diferença entre os resultados após N iterações, partindo-se de x_0 e $x_0 + \delta_0$, é dada por δ_N.

Substituindo-se o termo δ_N em (1) por $F^{(N)}(x0) - F^{(N)}(x0 + \delta0)$ de (3), Λ é dado por:

$$\Lambda = \frac{1}{N} \mathrm{Ln} \left\| \left[\frac{F^{(N)}(x_0) - F^{(N)}(x_0 + \delta_0)}{\delta_0} \right] \right\| \qquad (4)$$

(repare que o módulo é usado, pois não importa o sinal da diferença entre os resultados vizinhos na N-ésima iteração, mas sim seu valor absoluto).

A definição (4) nos apresenta um **método numérico** para o cálculo do expoente de Lyapunov, dado que, apesar dos 3 modelos utilizados se comporem de equações de diferença simples, o **método analítico** envolve procedimentos matemáticos complexos e não pode ser utilizado em todos os tipos de equações iterativas, sobretudo em sistemas de equações, as quais são nosso substrato de análise. Por essas razões optamos pelo **método numérico** para o cálculo dos expoentes de Lyapunov em nossos 3 modelos. Utilizamos o método analítico para o cálculo dos expoentes de Lyapunov para o mapa logístico, onde a derivada da equação $N_{t+1}=N_t.r.(1-N_t)$ no tempo t pode ser obtida pelo algoritmo $r-2.N_t.r$.

2.2.2 Análises de Covariância

Foram realizadas análises de covariância das séries temporais das populações nos 3 modelos estudados de acordo com a seguinte fórmula:

$$\mathrm{cov}(x, y) = \sum_{i=1}^{N} \frac{(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{N}$$

Esta operação, que exprime um grau de correlação entre duas variáveis (muito embora possua pouca força estatística nesse sentido), teve como principal objetivo determinar se duas dadas variáveis (no caso dinâmicas populacionais) são positivamente ou negativamente correlacionadas, ou seja, o sinal da solução da operação. Tendo em vista que trabalhamos com a hipótese da importância das covariâncias negativas na estabilidade de sistemas acoplados, o sinal final foi mais enfatizado do que a intensidade dos resultados.

Nos modelos 1, 2 e 3 as dinâmicas populacionais foram arranjadas em todos os pares possíveis de acordo com a seguinte equação:

$$N_n^2 = \frac{n!}{2(n-2)!}$$

Onde N é o número de combinações possíveis e n é o número de espécies/dinâmicas abordados. Dessa forma temos os pareamentos de n espécies 2 a 2.

2.2.3 Taxas de Crescimento Discreto (TCDs)

As taxas de crescimento discreto foram utilizadas no modelo 1 e se definem da seguinte forma:

$$TCD_{\mathrm{t}}^{\mathrm{n}} = \frac{F^{(\mathrm{t}+1)}(\mathrm{n})}{F^{(\mathrm{t})}(\mathrm{n})}$$

Em outras palavras: a taxa de crescimento discreto da espécie “n” no tempo “t” é a solução da função no tempo “t+1” divida pela solução no tempo t.

2.2.4 Eficiência de produção potencial (EPP)

A Eficiência de Produção Potencial (EPP) foi utilizada nos sistemas de equações dos modelos 1 e 2.

No modelo 1, para as espécies N e P, obtivemos uma razão entre uma solução em um tempo t_n e uma operação feita com uma solução no tempo t_{n-1}. Os resultados do tempo t_{n-1} são operados considerando as taxas de conversão de tecido (e) iguais a 1 e desconsiderando os termos de mortalidade (das espécies N e P) e as perdas por predação (no caso da espécie N, que é predada pelo onívoro P). Dessa forma obtemos, a partir de soluções no tempo t_{n-1}, um valor de “entrada potencial”, ou produção potencial bruta, (que chamaremos PPB, da mesma forma que para R) no tempo t. Finalmente as soluções “reais” de N e P são dividas pelo valor potencial.

A EPP é obtida da seguinte forma:

Para a espécie N:

$$EPP_t^N = \frac{N_{t+1}}{\left(a_{RN} R_t N_t\right)}$$

Para a espécie P:

$$EPP_t^P = \frac{P_{t+1}}{\left(a_{RP} R_t P_t + a_{NP} N_t P_t\right)}$$

Do ponto de vista biológico, a EPP se assemelha à eficiência de produção de tecido (EPT, razão entre a produção líquida de biomassa e o total de matéria assimilado pelo organismo), muito embora EPT e EPP não sejam grandezas comparáveis. No caso da EPT, uma fração do total de energia assimilado é dissipada na forma de energia térmica ou cinética, ou em suma, é consumida pela respiração celular do organismo. Sendo os organismos biológicos sistemas dissipativos abertos, necessariamente parte da energia que entra é dissipada. Mesmo não tendo um sentido termodinâmico formal, a EPP nos dá uma medida de eficiência importante, já que os parâmetros de conversão de tecido eNP, eRN e eRP têm fundamento biológico e termodinâmico. Adicionalmente, é importante ressaltar que, ao descontar a mortalidade e as perdas por predação (no caso de N), conferimos à EPP um caráter supra-organismo, que contém em si influências das relações com as outras espécies e com o seu meio (no caso da mortalidade).

Para o cálculo da EPP de R, consideramos a razão entre a solução da equação de R em um tempo t_{n+1} e a solução potencial bruta de R (PPB_R) a partir de uma solução no tempo no tempo t_n. Procedeu-se da seguinte forma:

$$R_{t+1} = r\,R_t\left(1 - \frac{R_t}{K}\right)$$

De onde se obtém:

$$R_{t+1} = r\,R_t - \frac{r\,R_t^{\,2}}{K}$$

Consideramos como “entrada” ou produção potencial bruta (PPB) o termo R r. O cálculo da eficiência se consiste na razão entre a produção realizada, que é a solução de (1) e a PPB, onde temos:

$$EPP^{R}{}_t = \frac{\left(r\,R_{t-1} - \frac{r\,R_{t-1}^{\,2}}{K}\right)}{r\,R_{t-1}} = 1 - \frac{R_{t-1}}{K}$$

Em outras palavras, o próprio componente logístico corresponde à eficiência que aqui propomos.

Com o objetivo de compararmos as eficiências na ausência e na presença de predadores, realizamos operação semelhante, porém considerando as perdas por predação em R:

$$EPP^{R}_{t} = \frac{\left(r R_{t-1} - \frac{r R_{t-1}^{2}}{K} - a_{RN} R_{t-1} N_{t-1} - a_{RP} R_{t-1} P_{t-1} \right)}{r R_{t-1}} = 1 - \frac{R}{K} - \left(\frac{a_{RN} N_{t-1} - a_{RP} P_{t-1}}{r} \right)$$

Para o modelo de 7 espécies calculamos a EPP da seguinte forma (exemplo para a espécie 6) :

$$EPP^{P^{6}}_{t+1} = \frac{P_t^6 \Phi \left(1 - P_t^6\right) - P_t^6 P_t^5 \Omega_{17} + P_t^6 P_t^7 \Omega_{18} - P_t^6 P_t^3 \Omega_{19} + P_t^6 P_t^1 \Omega_{20} + P_t^6 P_t^2 \Omega_{21}}{P_t^6 \Phi}$$

Ou seja, a “solução realizada” divida pela “solução potencial”, da mesma forma que para a espécie R do modelo de 3 espécies.

3- A Pergunta de Darwin e as Respostas de Forbes e Hutcuinson – A Concepção

A beleza, a riqueza de formas, cores e sons, podem ser sentidos por qualquer um que já esteve dentro de uma floresta ou na margem de um lago ou rio selvagem. O mesmo para quem já teve a oportunidade de mergulhar sob águas repletas de corais. Quando nos deparamos com a natureza, ou mesmo com uma representação dela, seja na forma de uma pintura ou um conjunto de peças de um museu de história natural, tendemos a estimular as nossas noções íntimas de *complexidade* e *ordem*. A combinação dessas duas noções cognitivas nos leva a sentimentos e sensações aparentados com a beleza, a satisfação ou até mesmo uma completude. Não pretendemos tratar aqui de conceitos como biofilia, estética ou tentar promover uma discussão puramente filosófica, muito embora possamos abordar certos conceitos comuns a essas áreas do ponto de vista da estrutura científica da ecologia.

A idéia de "ordenar" os fenômenos observados sob a forma de conceitos, teorias e leis, permeia não só a história da ecologia como também a da ciência como um todo. O racionalismo de filósofos como Descartes e Liebniz propunha a idéia de que certos tipos de idéias e mecanismos de pensamento são *inatos*, não necessariamente provém de construções matemáticas ou experiências, mas de uma necessidade intrínseca ao homem de considerar "que tudo deve ter uma causa". Uma dialética é estabelecida à idéia da "razão pura" através da obra de John Locke (1632–1704): "The Origins of Knowledge: Rationalism and Empiricism". Locke ataca diretamente a doutrina das *idéias inatas* argumentando que essa estrutura de conhecimento é dispensável e desprovida de caráter

explanatório, e propõe que todas as idéias podem ser explicadas pela *experiência*. Sua noção de experiência possui duas vertentes: a sensorial e a da observação das operações internas da mente. A última pode ser traduzida como "reflexão", possuindo âmbitos como percepção, pensamento, dúvida, crédito entre outros. Podemos estar sendo ousados, mas a idéia de Locke de um "âmbito interno" da mente, pode ser usada contra suas próprias idéias, já que a sua noção de experiência está fortemente voltada para este, e este é intrínseco ao homem, e até certo ponto *inato*. Esta é, porém, uma discussão por demais especializada no ramo da epistemologia para nossas presentes intenções.

Andamos até aqui e uma pergunta pertinente seria: e a ecologia? Avancemos um pouco no tempo até Stephen Alfred Forbes (1844-1930), que produziu um artigo clássico que pode ser considerado inaugural na ciência ecológica: "The Lake as a Microcosm" (1887). Muito embora Hernest Haeckel tenha usado o termo ecologia pela primeira vez, o clássico de Forbes de fato dá início e forma à ecologia como a conhecemos. Mas, como nós conhecemos a ecologia? Como uma ciência pura e fundamental? Ou como uma ferramenta para a resolução de problemas que afetam o homem? (Não pretendemos agregar juízo de valor às necessidades do homem e de como essas necessidades guiam os rumos da ecologia, mas identificar com clareza este importante fato e suas conseqüências). De fato Forbes deixou um legado subliminar em seu artigo e em sua trajetória científica. A despeito de sua importante tentativa de responder à pergunta que Darwin se fizera – sobre como, apesar de complexas interações dinâmicas, as espécies se mantém *razoavelmente estáveis* de ano a ano – a sua força motriz foi eminentemente prática.

Haeckel é reconhecido por Ernst Mayr (Mayr, 2004) como um pensador, um filósofo. Cunhou o termo ecologia e definiu bases conceituais primordiais, a partir de sua idéia de utilizar o termo grego *oikos*, que significa casa. Uma casa que possui moradores

que se inter-relacionam entre si e com a própria casa. Enxergar essa *casa* e buscar um termo grego para nomeá-la é um passo que envolve intuição, robustez conceitual e estética. É como uma *obra de arte semântica*. Aliás, Haeckel era, de fato, um artista. Produziu ilustrações de beleza primorosa em seus trabalhos como naturalista (figura 1). Mas voltemos a Forbes, que embora não tenha batizado a ecologia, foi seu verdadeiro parteiro.

Estimulado por idéias de cientistas como Agassiz, Darwin e Thomas Henry Huxley, Forbes mergulhou profundamente em detalhadas analises de relações alimentares de insetos, aves e peixes, acreditando que informações exatas são necessárias antes que o valor de uma espécie para a sociedade possa ser acessado (Kingsland, 1991). Seus estudos produziram forte efeito prático, dando à agricultura suas primeiras bases científicas (Forbes, 1880; Kingsland, 1991). Vemos uma vertente igualmente prática, mas no sentido de uma preocupação já existente com a ação humana sobre lagos em uma parte ainda introdutória do "The Lake as a Microcosm":

"Esses lagos fluviáticos são importantes campos de cultivo e reservatório de vida, especialmente por serem protegidos da sujeira e veneno das cidades e fábricas, pelos quais as águas que fluem pelo estado [Illinois, EUA] se tornam, anualmente, cada vez mais profundamente poluídas".[a] (Forbes, 1887;p.538)

[a] **"These fluviatile lakes are most important breeding grounds and reservoirs of life, especially as they are protected from the filth and poison of towns and manufactories by wich the running waters of the state (Illinois, EUA) are yearly more deeply defiled."** (Forbes, 1887)

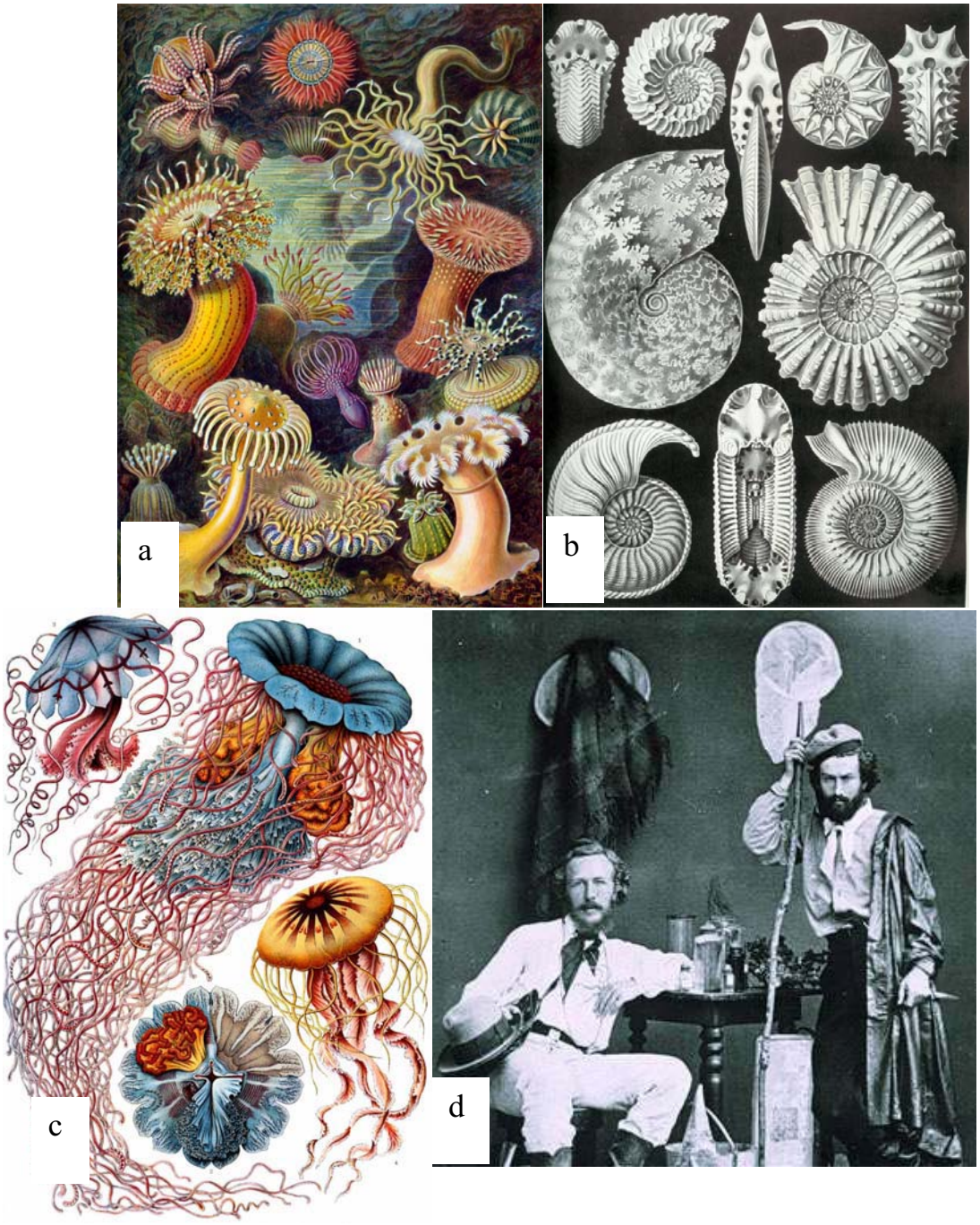


Figura 1- Ilustrações concebidas por Ernst Haekel (a, b e c). Haeckel e um provável ajudante de trabalhos de campo (d).

Agora voltemos à pergunta fundamental de seu clássico e de como esta inaugura não só a ecologia, mas uma idéia que mais tarde invadiria a noção do homem sobre a vida, a física propriamente dita e a ecologia. Forbes foi extremamente laborioso em encaixar suas observações e dados no arcabouço teórico da teoria evolutiva vigente, dando importantes contribuições sobre a natureza da adaptação, as causas da variação e a origem e extinção das espécies. O autor aceitava os argumentos de Darwin da evolução pela seleção natural, mas falhou ao tentar responder à questão do célebre naturalista sobre como a luta pela existência produz o que pode ser definido como um mundo *bem-regulado*, onde as populações se mantêm próximas a uma *estabilidade* de ano a ano. (Seria arriscado e não pretendemos questionar a premissa de Darwin sobre a estabilidade, sendo fundamental, entretanto, salientar sua semântica restrita a "*uma impressão de continuidade*", sem sentido matemático e que pouco tem de aparentado com as noções de estabilidade desenvolvidas posteriormente e sobre as quais falaremos mais à frente). Forbes propõe a seguinte explanação nas últimas linhas do seu "The Lake as a Microcosm" (consideramos fundamental a manutenção dos trechos até aqui apresentados e de alguns próximos em sua forma íntegra e língua original, já que alguma tentativa de tradução poderia alterar sua semântica exata. Acrescenta-se a isso o caráter histórico e o inglês antigo, que tornam ainda mais importante a integridade das passagens):

[b]"(...) *Em um sistema onde a vida é o bem universal, mas no qual a destruição da vida é a ocupação mais próxima, uma ordem emerge espontaneamente e tende a manter a vida constantemente no limite máximo, um limite maior, de fato, do que seria possível na ausência desse conflito destrutivo. Não há, nessa reflexão, uma base sólida para um crédito na beneficência final das leis da natureza orgânica? Se o sistema da vida é como um balanço harmonioso de conflitos de interesses, não podemos acreditar em um resultado onde o ajustamento espontâneo seja auxiliado pelo esforço inteligente, pela simpatia e pelo auto-sacrifício, como nas relações humanas?*"

Fica clara a estratégia teleológica de Forbes, que usando de idéias de harmonia existentes já antes de Darwin, constrói uma hipótese baseada em uma vontade divina, metafísica. A idéia de *teleologia* remete à noção de *finalidade*, algo visto como um problema quando tenta-se trabalhar à luz da ciência. Um fenômeno, dentro da concepção científica não pode acontecer *para* alguma *finalidade*. Mayr (1997, 2004) chama atenção para o fato dos argumentos teleológicos serem um problema no entendimento da biologia. A própria metafísica de Kant, ao tentar explicar o fenômeno da vida, caiu em argumentos teleológicos Mayr (1997, 2004). Mas a quantas andava a estrutura do conhecimento nessa época? Como podem as últimas linhas de um trabalho dito inaugural na ecologia estar tão defasado, do ponto de vista epistêmico, para sua época? Por outro lado, como um cientista naquela época poderia se portar diante da complexidade impressionante da natureza do ponto de vista da ecologia? Não havia um corpo de informações suficiente para a

elaboração de experiências ou construções matemáticas formais. Forbes foi um dos primeiros a arriscar chafurdar os pés no pântano do conhecimento ecológico. Na impossibilidade de uma proposição teórica formal ele propôs uma metafísica importada do mundo perfeito de Descartes (isso fica claro com a sua noção de harmonia, perfeição das "leis da natureza orgânica" e, até mesmo uma devoção, evidenciada por sua intuição de divindade no equilíbrio das "forças" que vira).

Como foi lembrado por Hutchinson (1965), é muito difícil diferenciar a idéia do "tangled bank" de Darwin das idéias de Forbes acerca da natureza. No último capítulo da consagrada obra "Origem das Espécies" Darwin expressa a "pantanosidade" da natureza de forma bela, como que tomado por uma comoção lírica:

"É interessante contemplar um "tangled bank", vestido de muitas plantas de várias espécies, com pássaros cantando nas abóbadas, com vários insetos esvoaçando ao redor, e com minhocas rastejando através da terra úmida, e refletir que essas formas construídas primorosamente, tão diferentes umas das outras e tão dependentes umas das outras de maneira tão complexa (...). Existe uma grandeur nesta visão da vida, com seus múltiplos poderes, tendo sido originalmente soprada pelo criador em poucas formas, ou em apenas uma; e que, enquanto este planeta têm ciclado de acordo a lei fixa da gravitação, a partir da simplicidade dessas formas sem fim, mais belas e mais maravilhosas que existem, têm evoluído". (Darwin, 1859) [c]

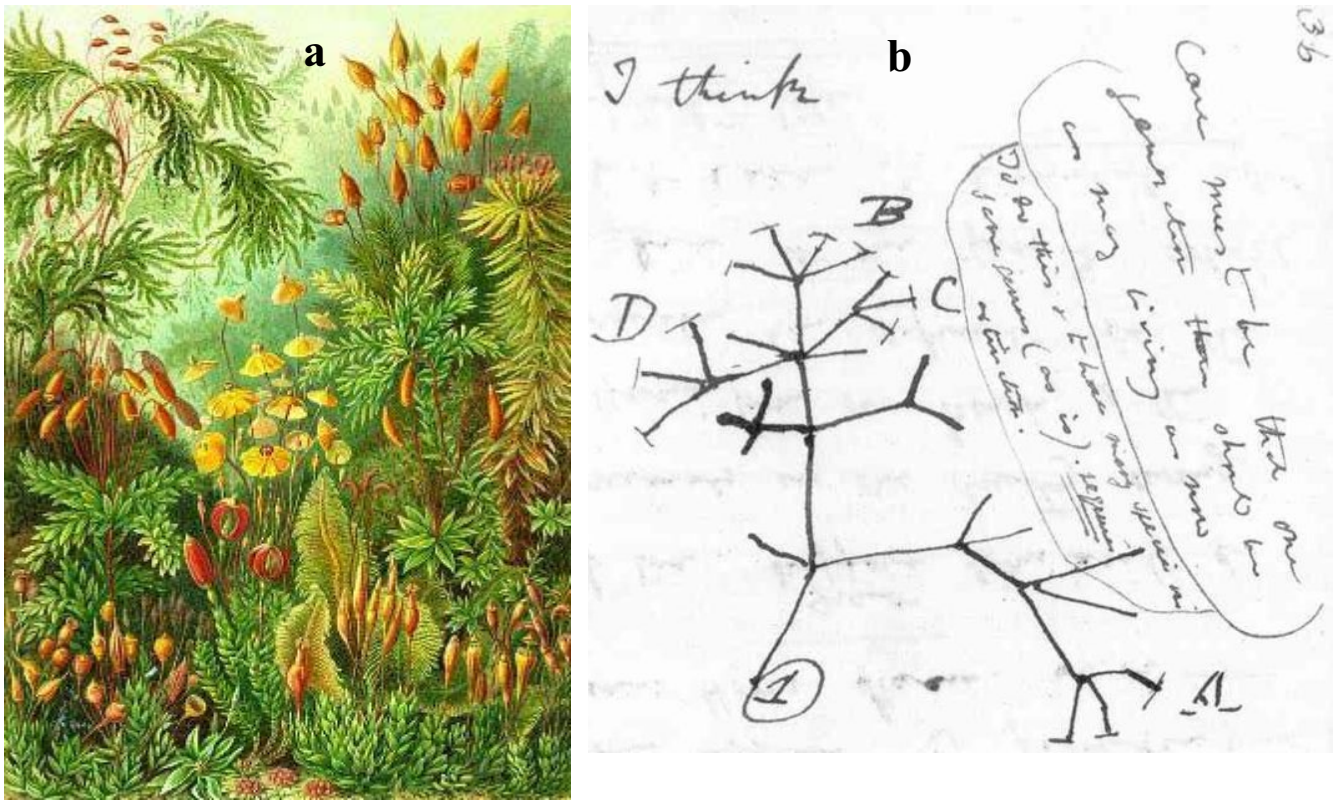


Figura 2- O "Tangled Bank" por Ernst Haeckel (a). A primeira árvore desenhada por Darwin (b).

[b] **"(...) In a system where life is the universal good, but the destruction of life the well nigh universal occupation, an order has spontaneously arisen which constantly tends to maintain life at the highest limit – a limit far higher, in fact that would be possible in the absence of this destructive conflict. Is there not, in this reflection, solid ground for a belief in the final benificence of the laws of organic nature? If the system of life is such that a harmonious balance of confliting interests has been reached where every other, may we not trust much to the outcome where, as in human affairs, the spontaneous adjustements of nature are aided by intelligent effort, by sympathy, and by self-sacrifice?"** (Forbes, 1887)

[c] **"It is interesting to contemplate a tangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent upon each other in so complex a manner (...). There is a grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed by the creator into a few forms or into one; and that, whilst this planet hás gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being evolved".**(Darwin, 1859)

O *tangled bank* de Darwin é de difícil tradução; primeiro por não haver um termo ou expressão em nossa língua que permita o perfeito entendimento da metáfora, e segundo porque que o mais importante é seu significado conceitual. Darwin fez uma figura de árvores filogenéticas com ramos mortos e outros ainda existentes, que cobrem a superfície da terra de forma *emaranhada*. O termo *tangle* significa *emaranhado*. A figura 2a mostra a versão pictórica de Haeckel para o tangled bank e a 2b a primeira árvore desenhada por Darwin. É importante notar que essa metáfora tem significado evolutivo, já que representa, em parte, um emaranhado de árvores filogenéticas, e ecológico, quando Darwin vê vida ao seu redor, relações ecológicas expressas de forma poética. A concepção de Haeckel contempla o aspecto puramente ecológico.

Mas voltemos a Forbes. Quando este propõe a idéia de que a vida é mantida em seu "limite máximo", podemos nos lembrar de quando Liebniz, em sua impressionante metafísica, nos dizia que nós vivemos "no melhor dos mundos", já que Deus (crucial para o equilíbrio lógico de suas propostas) sendo perfeito, só nos permitiria viver, dentre todos os mundos possíveis, no melhor. E quando diz que a vida é mantida em um limite superior do que seria possível na ausência de forças destrutivas, nos induz às idéias da sinergética, como veremos mais à frente. E mais: ao dizer que uma ordem "emerge espontaneamente" do caos aparente, faz uma alusão bastante clara do conceito de *auto-organização*, como também discutiremos à frente. Ao chegar ao final deste texto, o leitor entenderá o quão longe Forbes foi. E isso tudo baseado em dados descritivos! Em uma época onde o *vitalismo* ainda era considerado na explicação dos fenômenos vivos. Então nos questionamos, impressionados, e, sem desrespeitar o papel fundamental da *experiência*, do empirismo fundamental de Locke, reverenciamos toda a forma de *racionalismo*. Podemos

enxergar um efeito sinérgico entre o racional e o experimental. Uma ciência que possui os dois será mais efetiva do que duas outras ciências que só possuam um deles, e o resultado da soma dos dois é maior do que o esperado pela soma de ambos separadamente.

O que podemos então, extrair de um dos primeiros aventureiros desse pântano? Uma metafísica plagiada dos racionalistas? Um banco de dados de observações de um naturalista? De forma alguma! Se a ecologia é, ainda hoje, uma ciência jovem, naquela época era um embrião em seus estágios iniciais. Podemos dizer que este embrião é formado por um gameta, que carrega em si a bagagem das idéias de Darwin e um outro que é o seguinte *insight* que prova o gênio de Forbes:

[d]"*É uma proposição auto-evidente considerar que uma espécie não pode manter-se continuamente, ano após ano, a não ser que sua taxa de reprodução, ao menos, se iguale à sua taxa de morte. Se esta é predada por outras espécies, ela deve produzir, regularmente, um excesso de indivíduos para destruição, ou, ao contrário, desapareceria. Por outro lado, a espécie dependente [um predador], evidentemente, não pode se apropriar, em média, mais do que o excesso de indivíduos dos quais ela preda, já que pelo contrário, ela diminuiria continuamente seu próprio suprimento de comida, e, indireta, mas certamente, exterminaria a si mesma. Os interesses de ambas as partes será, conseqüentemente, melhor contemplado por um ajustamento nas suas taxas de multiplicação (...). Nós podemos concluir que realmente há uma* ***comunidade de interesses*** *entre estes aparentemente adversários mortais. E, adicionalmente, notamos que este interesse comum é promovido pelo processo de seleção natural; para como grande tarefa neste processo, eliminar o menos apto* (...)".

Este trecho deixa claro que Forbes chegou à idéia de um balanço predador-presa usando de raciocínio puro. Não havia ainda, nessa época, uma evidência empírica ou um experimento que indicasse que tal balanço ocorresse. A força dessa inferência verbal também foi notada por McIntosh (1987). Devemos ressaltar que *auto-evidente* é a definição de *axioma*. Forbes propõe que o balanço predador-presa é axiomático.

A parte em negrito foi posta em evidência originalmente pelo autor. Essa "comunidade de interesses" se refere a "interesses comuns". Esse conceito é o clímax do artigo, era aonde o autor queria chegar. A nossa metáfora dos gametas torna-se mais robusta com o seguinte trecho, que corresponde ao penúltimo parágrafo (que é de fato sua grande conclusão antes de se entregar a explicações de ordens divinas):

"*Two ideas are thus seen to be sufficient to explain the order evolved from this seeming chaos; the first that of a general community of interests among all the classes of organic beings here assembled, and the second that of beneficent power of natural selection which compels such adjustments of the rates of destruction and of multiplication of the various species as shall best promote this common interest.*"

Neste trecho é ressaltada a idéia de "interesses comuns", além do papel da seleção natural como promotora de ajustes obscuros que permitem a existência e permanência desses "interesses comuns". Fica transparente a idéia de uma ordem que aparece de um "caos aparente", e as explicações são um misterioso "interesse comum" e um "poder

beneficente" da seleção natural sustentando e otimizando esta estrutura conceitual. Quando é colocada a idéia de um "interesse comunitário" a partir do raciocínio do balanço entre predadores e presas, destruição e multiplicação, percebemos ao mesmo tempo uma nebulosidade e uma intuição sobre o que é a vida. O "interesse" de ambas as partes (predador e presa) é "continuar existindo". Charles Darwin atribuía à natureza biológica que vira leis responsáveis pela sua existência e manutenção. Essas leis são: crescimento e reprodução; a hereditariedade (promovida pela reprodução); a variabilidade de caracteres e *taxas de crescimento elevadas o bastante* para promover a luta pela sobrevivência, que sob a ação da seleção natural, promove a divergência de caracteres e a extinção de "formas menos aperfeiçoadas" (Darwin, 1859).

Interessante notar que tanto Forbes quanto Darwin assumiam a "luta", mas viam nesta a produção de uma harmonia. Poderíamos chamar a isso de um "paradoxo da harmonia", onde forças não-cooperativas e em embate eterno (sempre lembrando que a "luta" não tem significado estritamente literal, ou seja, competidores não precisam se encontrar fisicamente para estarem "lutando" pela existência) produzem ordem e harmonia. A dualidade luta-harmonia foi também notada por Hutchinson (1965), em uma obra extremamente técnica e ao mesmo tempo lírica: "*The Ecological Theater and The Evolutionary Play*". O próprio título da obra (que será melhor discutida mais à frente) demonstra as aspirações estéticas e artísticas do "pai" da ecologia.

[a] **"It is a self-evident proposition that a species can not maintain itself continously, year after year, unless its birth-rate at least equals its death-rate. If it is preyed upon by another species, it must produce regulary an excess of individuals for destruction or else it must certainly dwindle and disappear. On the other hand, the dependent species evidently must not appropriate, on a average, any more than the surplus and excess of individuals upon wich it preys, for if it does so it will continuously diminish its own food supply, and thus indirectly but surely exterminate itself. The interests of both parties will therefore be best served by an adjustment of their respective rates of multiplication (...) We thus see that there is realy a close community of interest between these two seemingly deadly foes." "And next we note that this common interest is promoted by the process of natural selection; for it is the great office of this process to eliminate the unfit.(...)"** (Forbes, 1887).

Analisemos melhor essas idéias: não existe uma “colaboração” ou “cooperação” entre as espécies (na visão dessa colocação de Forbes e na idéia de “luta”de Darwin); o “interesse comum” nada mais é do que um “ponto de equilíbrio” entre as forças de “destruição” e “multiplicação”.

Podemos ir ainda mais longe ao colocar que Forbes (e até certo ponto Darwin) entenderam que são possíveis “interesses comuns” a forças antagônicas, sendo este um claro sinal de sua intuição sobre o que viriam a ser os “jogos em sistemas não cooperativos”. Chegamos aqui a uma abordagem diferente: a de que o substrato de análise pode ser considerado um jogo.

Mais precisamente um jogo não-cooperativo. Von Neumann & Morgenstern (1944) (*apud.* Nash, 1950) desenvolveram originalmente as bases gerais da teoria dos jogos, concentrando-se essencialmente em jogos cooperativos, com aplicações limitadas para a economia (muito embora a intenção fosse largas aplicações).Este tipo de jogo prevê coalizões e os jogadores muitas vezes conhecem as estratégias uns dos outros. Poucos anos depois, Nash (1950) propõe uma teoria que produz uma contradição com a original: os jogos não-cooperativos, onde n-jogadores são motivados por interesses próprios e desconhecem as estratégias dos oponentes, sendo as coalizões ausentes. O exemplo mais ilustrativo deste tipo de problema está no “dilema do prisioneiro” (Luce & Raiffa,1957 *apud.* Riechert & Hammerstein (1983)), um jogo onde dois participantes desconhecem as estratégias alheias e as decisões de “confessar” ou “calar-se” produzem destinos extremamente diversos para os “oponentes”. O ingrediente básico desta teoria está na noção

de um *ponto de equilíbrio*, onde há uma contemplação "equitativa" entre todas as partes (Nash, 1950).

O "interesse comum" de Forbes faz sentido em um âmbito mais geral do problema, que advém de uma noção de equilíbrio promovido pelas forças seletivas. No entanto, reconhecemos que o âmbito conceitual de predador-presa não envolva "interesses comuns", mas sim, do ponto de vista dos indivíduos, uma "independência de interesses".

Não demorou muito para que fosse fundada uma linha teórica de aplicação da teoria dos jogos na biologia, a partir de Nash (1950). O estudo de Smith & Price (1973) inaugura as aplicações da teoria dos jogos na biologia, sob o nome de "teoria evolucionária dos jogos" (*evolutionary game theory*). Nas duas últimas décadas, estudos ecológicos envolvendo a teoria dos jogos aparecem em diferentes âmbitos da ecologia, notadamente em relações predador-presa (Iwasa, 1982; Hugie & Dill, 1994; Sih, 1998; Bouskila,1995; Bouskila, 2001) e seleção sexual (Roughgarden et al. 2006; McNamara et al. 2006; Akçay & Roughgarden, 2006).

Sobre Sthephen Forbes podemos extrair as seguintes conclusões:

1) Forbes intuiu uma semântica de balanço entre "multiplicação" e "destruição" que alimentaria as futuras matematizações que ocorreriam a partir da década de 1920 para a competição e relações predador-presa;

2) Conseguiu um esboço teórico com conceitos protoecolecológicos fortemente ligados às idéias evolucionistas;

3) Sua idéia de interesses comuns, muito embora negligenciada, foi profética e reapareceu quase um século depois com a abordagem das relações predador-presa sob o véu conceitual da teoria de jogos;

4) Fica subliminar uma noção de "*ordem a partir da desordem*", idéia que apareceria com mais clareza em Schrödinger (1944) no livro intitulado "What is life?" ("O que é a vida?").

Como vemos, temos de fato um pântano de idéias para uma paisagem que de tão rica torna-se árida para o pensamento. A ecologia dá os seus primeiros passos (ou sofre suas primeiras mitoses) sob uma atmosfera de poesia (o texto de Forbes é uma poesia para a natureza) e mistério. Que futuro pode ser reservado a esse filho mestiço de um dos maiores monumentos do conhecimento humano (a teoria de Darwin, que é um experimento em si mesma, mas ao mesmo tempo parcialmente tautológica) e de *insights* proféticos e carentes de uma estrutura formal mínima ("The Lake as a Microcosm") de um velho naturalista brilhante e de pensamentos aventureiros de Illinois que alavancaram a ciência da ecologia?

4- George Evelyn Hutchinson (figura 3)

Temos em Hutchinson (1965) um compêndio da vasta contribuição desse autor para a ecologia, principalmente no que tange às idéias acerca do conceito de Nicho Ecológico à luz da evolução das espécies. Da obra de Hutchinson como um todo, podemos,

grosseiramente, discernir duas correntes conceituais principais que são oriundas das duas seguintes perguntas:

4.1- Pergunta de Hutchinson número 1:

Por que existem tantos tipos diferentes de espécies e qual é a "diferença mínima" entre duas espécies semelhantes para que essas não ocupem o mesmo nicho? (Hutchinson, 1959);

Esta pergunta (mais precisamente suas respostas) trouxe avanços inestimáveis e também grandes problemas. McArthur (1955) se utilizando engenhosamente da teoria da informação e de trabalhos pretéritos, inova com a noção de que mais ligações tróficas em uma comunidade a tornaria mais estável, deixando vestígios conceituais que ainda hoje alimentam o chamado "diversity stability dabate" (o debate sobre diversidade-estabilidade). Em seu "*Homage to Santa Rosalia*", Hutchinson considera os argumentos de McArthur como premissa e desencadeia o seguinte raciocínio: maior diversidade leva a maior estabilidade, sendo assim, comunidades mais diversas teriam mais chances de persistir pelo fato de serem mais estáveis (Hutchinson, 1959), o que é obviamente tautológico. Uma importante evidência empírica na época foi o estudo de Elton (1958) (*apud.* Hutchinson, 1959), que concluía que em comunidades mais diversas, as introduções de espécies invasoras eram dificultadas.

Esta discussão se dá à luz do conceito moderno de nicho ecológico. Hutchinson, já preocupado com a questão do paradoxo do plâncton, vem com a saída: "*(...)[the] problem as to how much difference between two species at the same level is needed to prevent them*

from occupying the same niche.(...)". O autor mede, então, caracteres métricos relacionados ao aparato de alimentação de certos animais com nichos (alimentares) semelhantes em simpatria e alopatria e chega a uma razão de aproximadamente 1.28-1.3 quando em simpatria. Esse resultado expressa uma idéia que fora observada antes notadamente por Brown & Wilson (1956) e Lack (1947), conhecida por *divergência de caracteres*. O fato da existência da divergência é bastante claro e demonstrável empiricamente, mas a taxa de Hutchinson tomou uma semântica de regra, lei, e esse *status* foi severamente criticado, especialmente no turbilhão ideológico da ecologia que ocorreria na década de 1980 – como discutiremos mais à frente.

A idéia de nicho não foi invenção de Hutchinson. A intuição, ou mais, a constatação de que espécies ocupam "lugares" em um ecossistema já era conhecida preteritamente. Mas esses "lugares" não tinham a complexidade conceitual que foi concebida por Hutchinson, e sim o sentido de "habitat" (Grinnell, 1917) ou um termo não-técnico com sentido de um espaço abstrato que podia estar "ocupado" ou "vazio" (Kingsland, 1991). Joseph Grinnell conclui seu artigo clássico com a seguinte colocação:

"It is, of course ***axiomatic*** *that no two species regulary established in a single fauna have precisely the same niche relationships."*

A menção ao axioma foi grifada aqui propositalmente. Observemos a audácia do autor em atribuir tal *status* epistemológico à suas observações de naturalista (reconhecidamente brilhante, diga-se de passagem). Sua idéia de não-sobreposição é o embrião do *princípio da exclusão competitiva*, desdenhado por Elton (Hardin, 1960) e formalizado mais tarde por Gause (1935). Organizemos essas idéias em três sentidos:

1) Grinnell, um naturalista especialista em aves e mamíferos, percebeu e transmitiu com clareza a semente da exclusão competitiva baseada na noção de nicho. Adicionalmente, o autor se detia a estudos descritivos, tendo pouca inclinação a experimentações (Hutchinson, 1978 *apud.* Kingsland, 1991);

2) Com sua alma de naturalista, possuía uma noção de habitat que contemplava diversas variáveis (bióticas e abióticas), de fato multidimensional. Sendo assim, mesmo que não ficasse claro um nicho conceitualmente elegante em sua obra, contestamos Kingsland (1991) no sentido de considerar o nicho de Grinnell um "protonicho", mais espacial do que qualquer outra coisa;

3) Grinnell subjulgou a biologia epistemologicamente quando coloca seu "axioma" em uma época que a física florescia de uma forma que não mais se repetiu no século XX. (na verdade houve um florescimento tão revolucionário quanto a Mecânica de Newton, a Relatividade de Einstein, ou os primórdios da Física Quântica, a partir de Ilya Prigogine e colaboradores na segunda metade do referido século, mas o leitor deverá seguir mais algumas páginas para descobri-lo).

Temos aqui o primeiro grande problema da ecologia: a falta de formalismo epistemológico. Notem a cadeia de raciocínio da teoria ecológica vigente na época:

1- A exclusão competitiva é um axioma;

2- Sendo assim, duas espécies não podem ocupar exatamente o mesmo nicho;

3- O fato de não poderem ocupar um mesmo nicho é reforçado empiricamente pela divergência de caracteres e as não-sobreposições de nicho (espaço-temporal) observadas na natureza por McArthur, Lacke e Gause (evidências que contemplam tanto o âmbito populacional como comunitário);

4- Hutchinson formaliza a idéia de nicho e procura regras aritiméticas para a divergência de caracteres (a razão 1,3 da simpatria de espécies semelhantes);

5- Hutchinson continua aceitando o caráter axiomático da exclusão competitiva, soma a isso a divergência de caracteres e a idéia da diversidade/conectividade-estabilidade, e explica a diversidade das espécies com um argumento circular.

Quanto à tautologia referida no último tópico temos a seguinte passagem original do "Santa Rosalia":

"*Modern ecological theory therefore appears to answer our initial question at least partially by saying that there is a great diversity of organisms because communities of many diversified organisms are better to persist than are communities of fewer less diversified organisms. (...)*"

4.2- Pergunta de Hutchinson número 2:

Como explicar o Paradoxo do Plâncton, que afronta o tão arraigado "axioma" da exclusão competitiva? (Hutchinson, 1941, 1961, 1965).

A segunda pergunta deflagrou silenciosamente uma verdadeira revolução sobre como a natureza ecológica poderia funcionar. A divergência de caracteres, a não sobreposição de nicho espaço-temporal e a importância do comportamento na paisagem adaptativa assumiam um corpo teórico que tem seu marco no "Homage to Santa Rosalia". O artigo representou uma síntese que intencionava explicavar a diversidade e a abundância das espécies ecológica e evolutivamente. Muito embora a construção conceitual fosse relativamente sólida e explicasse uma série de fenômenos, havia um fenômeno em particular que contradizia a premissa básica da exclusão competitiva e criou o conceito do até hoje conhecido (e desafiante) "paradoxo do plâncton".

Ao se perguntar como poderiam numerosas espécies de fitoplâncton coexistirem com poucos e semelhantes requerimentos (nutrientes básicos e luz), deu início a uma saga que até hoje desafia eminentes ecólogos afeitos à matemática.

Figura 3- George Evelyn Hutchinson

5- A Década Mágica da Ecologia e Seus Desdobramentos

Atribui-se ao ano de 1905, "o ano milagroso de Einstein", tendo o célebre físico apresentado ao mundo sua Teoria da Relatividade Restrita entre outros avanços que conferiram à física da época um avanço de quase meio século. O mesmo podemos dizer da década de 1920 para a ecologia. A principal diferença é que Einstein foi conclusivo quanto ao efeito fotoelétrico e a equivalência de matéria e energia, enquanto os ecólogos dos anos de 1920 deram início a caminhos que continuariam e amadureceriam com o tempo.

Talvez seja um tanto arriscado delinear uma "década de ouro" para a ecologia, mas a história dessa ciência nos leva a acreditar fortemente na importância da década de 1920 para sua constituição. Foi um momento singular, que merece ser eternamente lembrado como o início da matematização de abundâncias populacionais com formalismo e intuição ecológica, e o do surgimento dos embriões da idéia do que seria mais tarde a trofo-dinâmica (Lindeman, 1942) . Essa linha de homens afeitos tanto à matemática quanto à ecologia proporcionou o início de uma saga que têm seu ápice com Sir Robert May na década de 1970. Ressaltamos Lotka (1925) como o maior representante dessa revolução. Seus desdobramentos permitiram o advento do estudo do caos na ecologia, o que seria decisivo para o futuro dessa ciência.

O comportamento caótico em ecossistemas tem sido recentemente assunto de popularidade crescente no âmbito da matemática, ecologia e ciências biológicas em geral. O aspecto mais atraente das dinâmicas caóticas é o fato de modelos determinísticos simples gerarem oscilações de aspecto errático sem a influência de intervenções estocásticas externas (May, 1976). Tais dinâmicas exibem extrema sensibilidade a condições iniciais e apresentam

decréscimo de previsibilidade proporcional ao tempo transcorrido de uma dada história, podendo-se assumir uma imprevisibilidade do comportamento no longo prazo (Moon, 1987).

Desde os achados de Sir Robert May na década de 1970 (May, 1976; May, 1974), modelos matemáticos têm demonstrado que dinâmicas caóticas podem ser geradas por diversos mecanismos ecológicos, incluindo a competição por recursos limitantes (Huisman & Weissing 1999; Huisman *et al.* 2006), interações predador-presa (Gilpin, 1979; Vandermeer, 1993) e funcionamento de cadeias tróficas (Hastings & Powell, 1991; Van Nes & Scheffer, 2004). Contrastando com os importantes avanços teóricos, demonstrações convincentes da ocorrência de caos na natureza são extremamente raras (Zimmer, 1999). As principais dificuldades encontradas para a detecção de caos na natureza são a obtenção de séries temporais suficientemente grandes, ruído amostral (em virtude de erros intrínsecos à obtenção de dados com técnicas de campo) e variabilidades externas de caráter estocático (como flutuações nas condições ambientais) que obscurecem o papel real das interações entre espécies. A favor das dúvidas sobre a ocorrência de caos na natureza estão as evidências de que cadeias tróficas possuem ligações fracas entre seus elementos, o que resulta na estabilização das dinâmicas de seus componentes (McCann *et al.* 1998; Neutel *et al.* 2002).

Experimentos ecológicos em laboratório apresentam condições favoráveis à obtenção de dados de boa resolução sob condições controladas e têm indicado a ocorrência de comportamento caótico, contribuindo para a complementação empírica dos já existentes indícios teóricos (Benincà *et al.* 2008). O comportamento caótico tem sido demonstrado experimentalmente para a dinâmica de espécies isoladamente (Ellner & Turchin, 1995; Costantino *et al.* 1997), uma cadeia trófica microbiana de três espécies (Becks at al 2005), bactérias nitrificantes em um bioreator de tratamento de esgotos (Graham *et al* 2007) e um

experimento de longo prazo com diversos grupos de organismos planctônicos (Benincà 2008).

A idéia de que as dinâmicas de comunidades naturais são intrinsecamente caóticas é baseada nos resultados teóricos de modelos simples quando comparados à complexidade real da natureza. Reconhecidamente, dinâmicas caóticas podem surgir de uma variedade de interações tróficas, como um consumidor se alimentando de duas espécies de presas competindo entre si (Vance,1978; Gilpin, 1979; Takeuchi & Adachi, 1983), dois consumidores explorando separadamente duas presas que competem entre si (Alekseev & Kornilovsky, 1985; VanderMeer, 1993) e um predador no topo de cadeias tróficas simples lineares (Kuznetsov & Rinaldi, 1996; DeFeo, O. & S. Rinaldi, 1998; Hastings & Powell, 1991). Muito embora essas relações possam produzir resultados complexos, estes só são observados em uma faixa restrita de um gradiente de parâmetros. Em virtude de tais fatos, é muito difícil extrapolar esses padrões para cadeias tróficas em geral. No entanto, ao considerarmos uma regra geral inspirada em sistemas físicos, poderíamos reforçar a conjectura de o caos ser inerente a sistemas tróficos: sistemas que contém interações de oscilações podem facilmente exibir comportamento caótico (Rogers, 1981; VanBuskirk. & Jeffries, 1985). A partir deste argumento, seria razoável aceitar o caráter intrínseco do caos em diversos âmbitos da ecologia onde as partes de sistemas complexos apresentam oscilações.

Ao analisarmos, no entanto, a topologia de sistemas tróficos, nos deparamos com um cenário diferenciado. De forma geral, são considerados sistemas tróficos lineares, de acordo com a visão de uma cadeia e não de uma "teia" trófica. Ao adicionarmos espécies onívoras, ou seja, que consomem presas em mais de um nível trófico, observamos uma tendência de

bifurcações reversas em todas as espécies envolvidas, conferindo um padrão geral de oscilações menos drásticas e eliminação do caos (Mccann & Hastings,1997).

Podemos concluir que os últimos anos têm revelado a presença de dinâmicas caóticas em interações ecológicas, sobretudo nas interações tróficas. Com muitas ressalvas, surge a idéia de uma inerência do caos na ecologia e até mesmo a possibilidade do caos ser uma "necessidade ecológica" (Gross, 2005). Ao lidarmos com sistemas complexos, não seria surpresa encontrarmos dialéticas e ambigüidades, como no caso da inerência ou não do caos na ecologia, mas possivelmente tais contradições são necessárias para o melhor entendimento de uma paisagem conceitual tão pantanosa.

Sendo a ecologia uma ciência altamente complexa, já seriam de se esperar ambigüidades latentes. Citemos duas delas: *o paradoxo do plâncton* (Hutchinson, 1961) e o *paradoxo do enriquecimento* (Rosenzweig, 1971). O primeiro é baseado no fato de muitas espécies de fitoplâncton comumente coexistirem tendo em comum poucos nutrientes limitantes, o que contradiz o princípio da exclusão competitiva, que prevê que espécies competindo exatamente pelos mesmos recursos não podem coexistir (Hardin, 1960). O segundo paradoxo aponta para colapsos de sistemas muito enriquecidos por nutrientes, fazendo uma alusão ao processo de eutrofização artificial que ameaça crescentemente a integridade de sistemas aquáticos e terrestres no mundo todo, especialmente em países em desenvolvimento.

Hutchinson (1961) apresentou uma primeira hipótese para explicar tal paradoxo: "(...) *I put forward the idea that diversity of the phytoplankton was explicable primarily by a permanent failure to achieve equilibrium as the relevant external factors change*d". Notamos que, intuitivamente, o autor já percebia a importância do não-equilíbrio na manutenção da estrutura de tais sistemas complexos. O caos determinístico foi recentemente utilizado como

ferramenta para a explicação do *paradoxo do plâncton* por Huisman & Weissing (1999), que argumentam que as trajetórias complexas de diversas espécies simpátricas reduzem a probabilidade de sincronia e permitem a coexistência, mesmo sob os mesmos fatores limitantes (Figura 4). Surge aqui um espaço para um questionamento sobre a teoria de nicho ecológico: ao invés de ocorrer uma não sobreposição de nichos (entenda-se o nicho neste caso como a utilização desses determinados nutrientes pelo fitoplâncton, muito embora o nicho ecológico de uma espécie englobe outras variáveis abióticas e bióticas) o corre uma *não sobreposição de trajetórias*. Podemos aqui, conjecturar sobre a importância da heterogeneidade numérica das trajetórias, que pode ser medida pela Entropia de Shannon, mesmo índice utilizado pelos biólogos para medir a diversidade de espécies (conhecido como "Índice de Shannon").

Da mesma forma que a mecânica clássica falha ao explicar fenômenos em escala micro ou nanométricas, o conceito de nicho falha ao ser aplicado ao plâncton. Nada pode superar o tecido espaço-temporal em um hierarquia de importância de variáveis. Para que um dado fenômeno ocorra, faz-se necessária a presença objeto observado na malha do espaço-tempo.

No caso de seres vivos com tempos de geração "mais altos" como mamíferos, aves e árvores, observamos frequentemente padrões de não-sobreposição espaço-temporal. Citemos o exemplo mais célebre e fundamental, o estudo de McArthur (1958).

No estudo clássico de MacArthur (1958), o autor demonstra empiricamente que tempo, espaço e comportamento são utilizados por cinco espécies de um mesmo gênero de ave (*Dendroica*) e permitem sua simpatria em pequena escala a despeito de suas semelhanças morfológicas e requerimentos ("*close related species"*). No sentido de

comprovarmos nosso argumento em relação a importância do espaço-tempo, selecionamos a seguinte passagem de McArthur (1958, página 617):

"For the five species of warbler considered here, there are three quite distinct categories of "different factors" which could regulate populations. "Different factors" can mean different resources, the same resources at different places, or the same resources at different times. (...)"

Consideremos que as múltiplas posições que um pássaro, seus ninhos e seus alimentos podem tomar em uma árvore na escala convencional das árvores e dos pássaros. Imaginemos agora as árvores estudadas por MacArthur sendo reduzidas à escala de micrômetros. Nesta escala, os volumes se tornam proporcionalmente muito menores em relação às superfícies, e sendo assim, para um dado volume, o número de *sítios de interesse* se torna proporcionalmente astronômico, a tal ponto que uma sobreposição se torna muito pouco provável (embora não impossível). Esse *insight* espacial aliado aos reduzidos tempos de geração "ludibria" uma possível sobreposição espaço-temporal e com isso a exclusão competitiva passa a não fazer sentido.

Notemos que esse argumento não tenta de forma alguma questionar o princípio da exclusão competitiva, mas sim propor que a noção de nicho faz pouco sentido em escalas tão pequenas como as do plâncton.

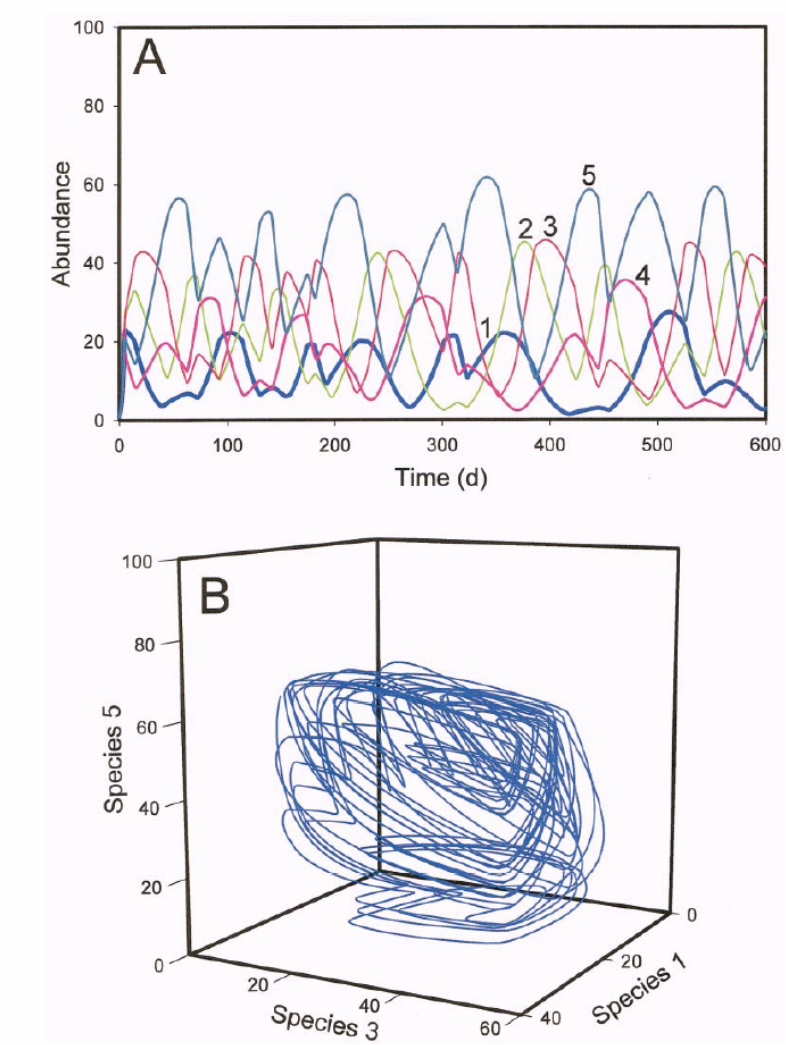


Figura 4- Extraído de Huisman & Weissing (1999). Em (a)as trajetórias erráticas de diferentes espécies de populações teóricas de fitoplâncton. Em (b) o espaço de fases de 3 das espécies consideras mostrando comportamento de "atrator estranho" (*strange atractor*), sintomático da ocorrência de comportamento caótico.

Outro problema altamente intrigante é o *paradoxo do enriquecimento* (Rosenzweig, 1971). Este pode ser contradito quando se considera o caos espaço-temporal em simulações computacionais (Petrovskii *et al.* 2004). Em outras palavras, quando considerado o espaço e uma potencial heterogeneidade no fluxo das populações envolvidas nas relações tróficas, o colapso esperado não ocorre.

Outro exemplo do papel contrutivo do caos é descrito por Allen *et al.* (1993). Ao considerar populações modeladas a partir do mapa logístico com possibilidade de imigração e emigração entre si, observa que o incremento nas taxas de crescimento das populações (parâmetro de controle) aumenta as probabilidades locais de extinção (populações individuais), enquanto que globalmente (a metapopulação), as chances de colapso são reduzidas.

Diante do panorama atual do caos determinístico na ecologia, é possível aceitar não só a presença do mesmo na natureza, como também inferir sobre seu papel construtivo e fundamental. Já em 1887, Stephen Forbes se perguntou como poderia haver uma aparente harmonia diante de tão complexas relações de predação e competição, criação e destruição. Surgia aí uma dialética, um *paradoxo da harmonia*, que nos remete ao processo de *ordem a partir da desordem*. A ecologia ainda se apresenta muito arraigada à idéia do equilíbrio e da estabilidade e equilíbrio, que ainda é um reflexo tardio da revolução científica ocorrida a partir do Renascimento que foi consolidada com a física newtoniana.

Como bem lembrou G. E. Hutchinson em seu "The Lacustrine Microcosm Reconsidered" (reimpresso em Hutchinson (1965), *Ecological Theater and The Evolutionary Play*), tanto Forbes quanto Darwin aceitavam a "luta" mas entendiam que ela produzia harmonia. Hutchinson termina sua visita ao microcosmo de Forbes lembrando a enorme diversidade existente desde partículas sub-atômicas até artefatos humanos e fazendo uma

referência à obra de Mozart em sol menor para piano e cordas (Hutchinson, 1965; p.120). Esta é uma boa forma de demonstrar que complexidade e harmonia podem coexistir e se alimentar mutuamente.

6- Em busca de Leis Ecológicas

6.1- A "lei" do crescimento exponencial ou a inércia populacional

No uso cotidiano, o termo "inércia" nos dá a idéia de algo parado, inerte, sem movimento. Bom, um corpo pode estar próximo à velocidade da luz, mas sem que haja forças agindo sobre ele, temos a inércia no sentido conceitual físico de Newton. Mais precisamente temos a primeira lei de Newton, onde na ausência de forças atuantes, um corpo (macroscópico) se mantém em movimento retilíneo uniforme.

Mas voltemos às origens. Lotka (1925:64-65) propôs sua "Lei do Crescimento Populacional" da seguinte forma:

$$\frac{dN}{dt} = F(N)$$

Mais recentemente, Ginzburg (1986; *apud.* Turchin, 2001) publicou um trabalho onde faz uma analogia entre o crescimento exponencial e a primeira lei de Newton. O mesmo autor se referiu a abordagem como "the inertial view" (o ponto de vista inercial). Usar de analogias na ciência é, de fato, algo muito perigoso e requer uma "eterna vigilância", mas mesmo conceitos bem fundamentados na ciência, como calor, energia de

uma forma geral e força não são perfeitamente tangíveis do ponto de vista do conhecimento (epistemológico). A idéia de "calor", por exemplo, é uma abstração de um fenômeno recorrente que necessita de uma "forma" para poder preencher um corpo conceitual (no caso específico aqui, o da termodinâmica).

A vida é de fato muito complexa, mas há uma propriedade que a difere dos seres inanimados que são sua reprodutibilidade e um "algo" não-tangível que é uma espécie de "ímpeto". A última frase nos faz cair em uma armadilha equivocada que levaria-nos a cair nos argumentos do antigo *vitalismo*.

Nas palavras de Mayr (2004, página 37): "*A natureza da vida, a propriedade de estar vivo, sempre foi um enigma para os filósofos. Descartes tentou resolvê-lo simplesmente ignorando-o*". Ernst Mayr propõe que a refutação do vitalismo foi um dos eventos que permitiu a construção de uma ciência biológica autônoma. Para os vitalistas os organismos eram controlados por uma força invisível, definida pelo termo alemão *Lebenskraft,* que significa *força da vida*, ou no latim *vis vitalis*. Esta era uma força misteriosa, oculta, assim como era a gravidade de Newton. Como o próprio Newton reconhecia, essa força era um enigma, a despeito das impressionantes previsões que o conjunto matemático-conceitual na qual estava inserida permitia. O vitalismo foi popular do século XVII ao início do século XX, mas falhou ao tentar explicar fenômenos do mundo vivo de maneira experimental, e, em suma, nunca foi possível demonstrar a existência de tal força. Na nova biologia, a *Lebenskraf* tornou-se desnecessária, quando novas ferramentas genéticas e da biologia molecular conseguiam explicar mais convincentemente o fenômeno da vida (Mayr, 2004).

Voltando à questão da não tangibilidade de certas idéias, temos em Mayr (1997, página 25): "*É irônico que os fisicalistas tenham atacado os vitalistas por invocarem uma*

misteriosa "força vital" e, ainda assim, em suas próprias explicações [para a vida], tenham usado fatores igualmente misteriosos como "energia" e "movimentos" ". O *movimento fisicalista* do século XIX trouxe avanços para os campos da citologia e botânica através de Matthias Schleider que insistiu que as plantas são formadas inteiramente por células e que todos os seus elementos estruturais altamente diversificados são células ou produtos da atividade celular. Da mesma forma, Emil DuBois-Reymond desmistificou alguns mistérios da fisiologia nervosa através de explicações físicas (elétricas) para o funcionamento dos nervos. Adicionalmente, cientistas como Hermann Helmholtz e Carl Ludwing tiveram papel de destaque na invenção de instrumentos cada vez mais sofisticados para a realização de medições precisas (Mayr, 1997). Controvertidamente, Mayr (1997) argumenta que a despeito dos avanços conceituais e metodológicos dos fisicalistas, esta escola foi bastante ingênua e precipitada no entendimento dos processos vivos.

Toda essa complicação no entendimento da vida, do que é a vida, ainda não foi resolvida e, surpreendentemente, é na física moderna da termodinâmica e dos processos auto-organizantes não lineares que respostas muito importantes têm sido dadas nos últimos anos (Murphy & O'Neill, 1995), como veremos mais à frente.

Dadas as imprecisões epistemológicas sobre a vida e a biologia, usemos de um argumento matemático simples: **o da adição**. A vida é "programada" para "continuar", tanto do ponto de vista genético como termodinâmico (quando se mantém afastada do equilíbrio). Um ser vivo, potencialmente, dá origem a outros seres vivos e o crescimento exponencial descreve isso com clareza. Olhemos o crescimento exponencial de forma desmembrada: uma função de potência sempre será uma soma, e mais; *todas as operações matemáticas básicas podem ser reduzidas ou descritas na forma de somas*. A cada geração

de uma população, seres são adicionados e subtraídos, e assumindo uma **população fechada**, temos uma definição de alto *status epistemológico*:

$$\frac{dN}{dt} = B - D = bN - dN = (b - d)N = rN$$

Temos que B é o número de nascimentos e D o número de mortes. As letras b e d correspondem a taxas per capta de morte e nascimento e r à taxa per capta de mudança de tamanho populacional. Falamos em *status epistemológico* como uma medida da robustez desta proposição matemática. De fato, em uma população fechada, a formulação acima explica com perfeição o tamanho de uma população hipotética, sem que para isso precisemos formular experiências. A idéia da inércia de Newton já existia na estrutura de conhecimento de Aristóteles, onde o mesmo postulava que na ausência de "influências" externas, o resultado seria um comportamento físico semelhante ao de Newton. Tanto a idéia de uma lei de crescimento exponencial quanto a lei da inércia de Newton são resultados de especulações, onde apenas suas conseqüências podem ser empiricamente testadas (Turchin, 2001).

6.2- O problema das "causalidades recíprocas"

Em lógica, chama-se de *recíproca* a proposição obtida pela troca entre sujeito e predicado de uma dada proposição e por inversa entende-se a negativa de uma proposição

deste tipo (Abbagnano, 1998). Causalidades recíprocas são notadamente observadas nas ciências políticas (Miller, 1999) e na ecologia (Bradley *et al.* 2006; Aquilino *at al.* 2005). Por razões óbvias nos concentraremos no último caso. O paradigma da diversidade biológica é um bom exemplo de reciprocidade, assim como a hipótese de Gaia. No entanto, não precisamos ir muito longe para percebermos a *dualidade causal* nas relações ecológicas. Nas relações tróficas em geral, quando consideramos duas espécies, temos que uma espécie está em função da outra e *vice-versa*. Temos em Bradley *et al.* (2006) o seguinte questionamento: a diversidade de espécies é causa ou conseqüência dos recursos que limitam a biomassa de uma comunidade? O autor atribui status de paradoxo a esta situação contrastante. O mais correto seria chamarmos tal contraste de *tautologia.*

A princípio podemos postular que alguns aspectos importantes da vida são formulações tautológicas. A evolução das espécies pela seleção natural, a explicação de Hutchinson para a existência de sistemas complexos tendo como causa a estabilidade dos mesmos e a Hipótese de Gaia (Lovelock, 1979). Podemos reconhecer dois grupos distintos de tautologias na ecologia: as que têm como mecanismo um processo seletivo e as que envolvem causalidades recíprocas em relações ecológicas. Das segundas temos o *paradigma da diversidade* (Naeem, 2002) que analisaremos em seguida. A composição de espécies é fator causal para, certas variáveis abióticas e o contrário também é válido.

Considera-se de longa data que o número de espécies em uma comunidade está ligada à disponibilidade de recursos que a limitam (Darwin, 1859). Historicamente se tem considerado a diversidade de espécies como variável dependente de fatores bióticos e abióticos, onde se pergunta como a mesma varia **em função** de gradientes de recursos e paisagens de condições abióticas. Mais recentemente, uma perspectiva alternativa surge e propõe que a riqueza ou a diversidade de espécies é variável independente que regula a

eficiência com a qual organismos capturam e convertem recursos em nova biomassa (Bradley *et al.* 2006; Aquilino *at al.* 2005; Tilman, 1999; Loreau *et al.* 2000; Naeem 2002; Hooper *et al.* 2005).

Temos em Naeem (2002) uma cuidadosa e robusta discussão a esse respeito. Ao utilizar equações heurísticas, permite organizar essas idéias confusas de forma didática. O autor propõe, inicialmente, que a passividade da diversidade biológica em face a outras variáveis contrasta com a visão emergente do papel ativo da diversidade sobre outras variáveis através das funções do ecossistema (*ecosystem function*), geram uma *dialética*, uma situação contrastante, que proporciona o surgimento de um paradigma (um paradigma é um tipo de modelo). À visão tradicional é atribuída a nomenclatura de "Tese central da ecologia de comunidades" (*Central thesis of community ecology*, CTCE), que chamaremos TCEC. O seguinte modelo heurístico é definido (Naeem, 2002):

$$S = f(\mathbf{d}, \mathbf{B}, \mathbf{e}, \mathbf{A}, \boldsymbol{\varepsilon}) \qquad (1)$$

A letra S representa o número de espécies no equilíbrio, que está em função de **d** (vetor da densidade de cada espécie)**, B** (matriz de interações bióticas)**, e** (vetor das condições abióticas)**, A** (matriz de variância-covariância das condições abióticas) e **ε** . O parâmetro **ε** representa um termo complexo que corresponde a eventos estocásticos, não-linearidades e erros que impossibilitam a predição de distribuições com precisão acurada (Naeem, 2002). De acordo com o autor, tal formulação possui fortes limitações, já que entende a biodiversidade como fator passivo, quando na verdade esta também possui papel constitutivo sobre várias das variáveis as quais está submetida.

O paradigma emergente desse cenário é o "*Biodiversity-ecosystem function paradigm*" (paradigma da biodiversidade-função do ecossistema, PBFC), onde a biodiversidade é inteiramente explicada pela função dos ecosystemas. Para tanto, toma-se a equação anterior e postula-se que o vetor das variáveis abióticas (**e**) é definido a partir das densidades das espécies (d), da matriz de interações bióticas (B) e do termo **ε**, como abaixo:

$$\mathbf{e} = f(\mathbf{d}, \mathbf{B}, \boldsymbol{\varepsilon}) \tag{2}$$

Podemos notar uma inversão latente. Notemos que a diversidade e dada por **d** e não por **S**. A seguir temos a TCEC reescrita da seguinte forma:

$$S = f(\mathbf{F}) \tag{3}$$

O termo **F** representa uma função específica do ecossistema, como por exemplo, seqüestro de CO_2, taxas de decomposição ou mineralização de nitrogênio. E finalmente **F** é definido como abaixo:

$$\mathbf{F} = f(\mathbf{d}, \mathbf{B}, \mathbf{f}, \mathbf{P}, \mathbf{e}, \mathbf{A}, \boldsymbol{\varepsilon}) \tag{4}$$

Onde **f** é o vetor das abundâncias de nutrientes (C, N, P, K, S) que ciclam entre as formas orgânicas e inorgânicas, sendo **P** a matriz de transição entre as diferentes formas

(orgânicas e inorgânicas). Em síntese, uma função específica do ecossistema (**F**) é a função da biodiversidade (**d**, **B**), processos biogeoquímicos (**f**, **P**) e o ambiente abiótico. Para exemplificar, o autor sugere que a produção primária é a função das densidades das das espécies fotossintéticas (**d**), a matriz da interação entre elas (**B**), o conteúdo de nutrientes do solo (**f**), as taxas de transição dos nutrientes entre estado orgânico e inorgânico (disponível) e os fatores covariantes de precipitação, insolação e temperatura (**e**, **A**). Este exemplo pode induzir ao erro, já que assume as varáveis abióticas como eventos estocásticos e alóctones ao sistema. Por exemplo, em um lago, a presença do fitoplâncton pode, potencialmente, atenuar a penetração luminosa. Sendo assim, as variáveis abióticas podem ser função da densidade de organismos presentes, e não somente fatores externos, estocásticos, que independem da própria biota presente. A equação 2 exprime tal exemplo.

Podemos notar que, se S é definido como uma função de **F**, e **F** é definido como função das variáveis tradicionalmente consideradas na tese tradicional com algumas variáveis adicionais que permitem contemplar os processos que definem a função do ecossistema, S continua sendo definido de forma semelhante à anterior (TCEC). Podemos expressar esta idéia através da seguinte função composta que faz um retorno à idéia original da tese central da ecologia de comunidades:

$$S = f\,[\,f(\mathbf{d, B, f, P, e, A, \varepsilon})] \tag{5}$$

Como vimos acima, tanto a tese convencional da ecologia de comunidades (TCEC) quanto o rearranjo proposto por Naeem (2002) (PBFC) admitem uma série de variáveis independentes que alimentam variáveis dependentes, sejam elas a riqueza de espécies da tese tradicional quanto a função do ecossistema (F). A reformulação de Naeem (2002) não resolve completamente o problema (como o próprio autor reconhece), pois mantém a causalidade circular onde a riqueza de espécies ou a biodiversidade é função de do ambiente e vice-versa. Consideramos que esse é um problema grave, cuja solução deve passar primeiramente por exercícios acerca da *reciprocidade causal*. Em um dado sistema ecológico podemos imaginar uma *paisagem volátil de relações lógicas* recíprocas. Temos na física um campo específico que pode nos auxiliar nesta questão: a *sinergética*.

De acordo com Kelso & Haken (1995), o ramo da física conhecido como sinergética fornece bases conceituais e fenomenológicas muito importantes para a explicação da vida. Pode parecer que estamos nos distanciando do nosso foco que é a ecologia, mas demonstraremos como os fenômenos de auto-organização podem ser um foco central no entendimento de alguns fenômenos ecológicos. Consultando nosso dicionário de filosofia temos que o termo sinergia significa "*Coordenação de diferentes faculdades ou forças, ou então ação combinada de diferentes fatores. (...)*" (Abbagnano, 1998). Esta definição, por si só, contém uma pista importante (coordenação) mas ainda mantém a idéia muito em aberto para nossas intenções.

Sinergética é um termo criado por H. Haken (1969; 1975) para englobar uma área de pesquisa multidisciplinar relativamente nova, que tem por objetivo entender como os padrões se formam em sistemas abertos de não-equilíbrio, isto é, em sistemas que recebem uma entrada contínua de energia e/ou matéria (Kelso & Haken, 1995). Nas palavras de Kelso & Haken (1995): "*A sinergética trata de como as partes individuais do sistema*

(tipicamente muito numerosas) cooperam para criar novas estruturas espaço-temporais ou funcionais". Sumarizando, a sinergética procura os mecanismos que fazem com que diferentes partes de um sistema criem *propriedades emergentes*, observáveis através de padrões macroscópicos ou funcionais. Os princípios de construção da sinergética estabeleceram que os conceitos de instabilidade, *parâmetros de ordem*, flutuações e o *princípio da escravidão* (*slaving*) eram fundamentais para compreender e prever a formação espontânea (auto-organizada) de padrões em sistemas complexos.

O princípio da escravidão ou princípio de Haken (1977), trata de descrever, com o rigor matemático exigido, como bilhões de moléculas podem "cooperar" e formar um padrão macroscópico, deixando de ser um bando de moléculas se movendo ao *acaso*. Um experimento simples, que pode ser feito em casa, é sugerido por (Kelso & Haken, 1995): coloque em uma panela um líquido, que pode ser água ou óleo de cozinha, e aqueça por baixo. Aqui temos um conceito fundamental, base para o entendimento termodinâmico da vida e dos ecossistemas: o conceito de *gradiente de energia*. No caso da panela (um sistema aberto), seu aquecimento por baixo fará surgir um *gradiente de temperatura* (que não deixa de ser um gradiente de energia). O gradiente de temperatura na linguagem sinergética é conhecido por *parâmetro de controle*. Quando a diferença entre a parte de baixo e a de cima vai aumentando, começamos a ver o líquido apresentar padrões rotacionais, as moléculas são "sugadas" dentro de um modo de coordenação organizado (Kelso & Haken, 1995). A amplitude do movimento das correntes é conhecido como *parâmetro de ordem* ou *variável coletiva*. Ao atingir a proximidade de um estado crítico são observados apenas alguns modos coletivos, os ditos parâmetros de ordem (não confundir com o parâmetro de controle). Ocorre, então uma *compressão de graus de liberdade*, que corresponde ao já mencionado princípio de Haken ou princípio da escravidão. Com essas considerações

preliminares sobre a sinergética alcançamos nosso foco de interesse: as *causalidades recíprocas* que mencionamos anteriormente, que são chamadas na física sinergética *causalidade circular*: o parâmetro de ordem (que se refere aos movimentos coordenados) é criado pela cooperação das partes individuais do sistema. Por outro lado o parâmetro de ordem comanda o comportamento das partes individuais (ver figuras 5 e 6).

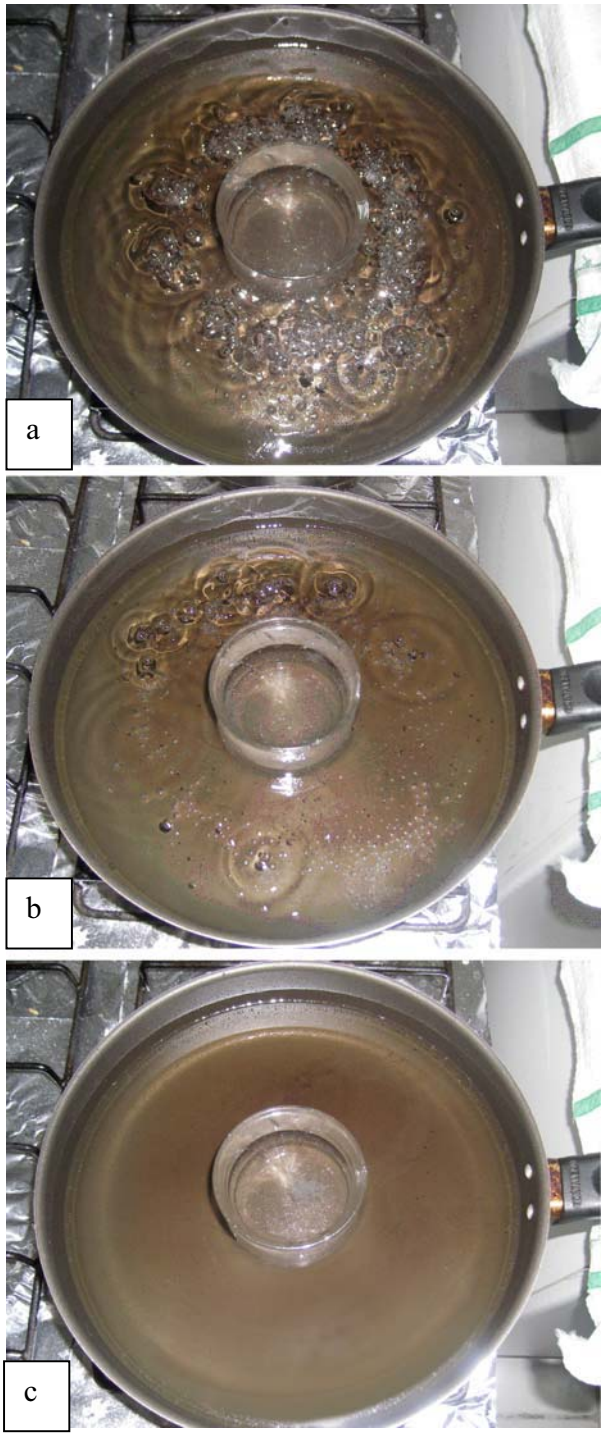


Figura 5- Experimento doméstico onde uma panela contendo água e óleo (para permitir maior contraste) é submetida a aquecimento por baixo em um fogão comum (a). No centro da panela temos um recipiente contendo gelo, que impõe um gradiente horizontal adicional. Em (a) temos o fogo ligado, com formação de padrões radiais e sinais de início de turbulência. Em (b), alguns segundos após o desligamento do fogo os padrões continuam a surgir. Em (c) o sistema em equilíbrio muito tempo depois do desligamento do fogo (alguns minutos). Uma imagem semelhante à de (c) surge quando do início do aquecimento, quando o líquido serve de condutor do calor, com interações "molécula-molécula", sem o surgimento de padrões auto-organizados promovidos pelo "princípio da escravidão". A panela se comporta como um sistema aberto para energia e matéria (evaporação) e não temos controle sobre a entrada de energia. Em um experimento mais técnico, aquece-se um fluído por baixo controlando com precisão o gradiente imposto (diferença de temperatura entre a parte de baixo e a de cima) podemos ter a formação das células de Bernard (d), formas hexagonais distribuídas homogeneamente, que são um exemplo latente de auto-organização.

Figura 6- Embora a situação seja completamente diferente das anteriormente mencionadas, há a formação de padrão organizado devido à convecção horizontal promovida pela hélice do avião, que "suga" as partículas vermelhas, promovendo uma quebra de simetria semelhante às que ocorrem nas auto-organizações convectivas.

A noção de tautologia em relação à seleção natural especificamente, merece uma análise mais apurada. Peters (1976) aponta a evolução a partir da seleção natural como uma tautologia, e não como uma teoria, que permitiria predições. Segundo o autor, para que se entenda o processo evolutivo, é necessário que se olhe para o passado, que estaremos sempre argumentando ao redor de eventos pretéritos. Isso faz algum sentido. Quem é o

mais apto? Logicamente, ser mais *apto* significa mais do que simplesmente *sobreviver*. Faz-se necessário transmitir seus genes através da propriedade da *hereditariedade*. É necessário também checar se, os descendentes produzidos, passarão seus genes à frente. Sendo assim, só podemos, de fato, confirmar a aptidão de um indivíduo ao analisarmos seu legado. Suponhamos que um indivíduo tenha nascido em um tempo t. No tempo t+10 anos nos certificamos que ele ainda está vivo e produziu descendentes. Após isso, ele morre no tempo t+11. No tempo t+20 observamos que seus descendentes deram origem a mais descendentes. Sendo assim a constatação da aptidão é, em parte, fenomenológica. Precisamos conhecer o decorrer de fatos, e esses fatos vão ter resultados dependentes ou não da informação em si, já que eventos de chance também estão envolvidos no decorrer dos eventos e na história da propagação de uma informação genética. Mas isso significa que as predições são impossíveis? A resposta provavelmente é não. Como lembra Ferguson (1976), predições sobre a freqüência de genes relativos à diabetes podem ser feitas a partir de, por exemplo, um relaxamento de pressão seletiva devido ao advento da insulina. O problema é que não conhecemos bem o suficiente a expressão dos genes a ponto de fazer predições precisas. No entanto, potencialmente, elas podem ser feitas.

O objeto de seleção é a informação, e a informação está no códico genético. Os indivíduos portam essa informação e passsam ou não para frente no tempo. Seria muito pobre conceitualmente nos atermos à idéia de sobrevivência do mais apto como argumento central da evolução, e como conseqüência o mais apto é aquele que sobrevive. Torna-se uma discussão gramatical infrutífera e errônea que se foca no indivíduo, o que é equivocado. Para Popper (1976), qualquer situação em que uma espécie exista é compatível com a explanação Darwininana, porque se não fosse adaptada não existiria. Isso faz com

que todas as regras estejam contidas no argumento, o que rebaixaria seu *status epistemológico* (não seria uma teoria).

Esse campo é por demais confuso e requer uma grande especialização para discussões frutíferas. O que podemos dizer é que quanto ao problema gramatical, fazemos uma referência a Wittgenstein, que se debruçou sobre o problema da gramática. Sem nos aprofundarmos em suas idéias, é aceito no meio filosófico que, após Wittgenstein, o conceito de tautologia ficou ultrapassado, e outras entidades lógicas tomaram seu lugar (Abbagnano, 1998). Sendo assim, falar em tautologia não seria o mais adequado. O artigo de Peters (1976) resultou em uma avalanche de ataques (Ferguson , 1975; Stebbins, 1976; Caplan, 1976), que não resolveram o problema totalmente e criou um cenário gaguejante de escravidão a conceitos e definições. O *Fitness* é uma propriedade estatística que se encontra nos genes e suas freqüências, e não no organismo. A questão é que Peters (1976) (e alguns de seus "adversários") trabalhou *epistemicamente* a evolução tratando de indivíduos, histórias individuais, quando, na verdade, faz-se necessária uma abordagem estatística. Isso se assemelha à questão que discutiremos mais à frente acerca da necessidade da abordagem do conjunto, em detrimento de dinâmicas individuais. A evolução das espécies é o resultado da soma de muitas histórias individuais que nos levam a propriedades emergentes, como por exemplo, a freqüência de genes. O problema da predição está no fato de não se aceitar um tempo unidirecional com potencial criativo. **A evolução das espécies é um processo de auto-organização que envolve processos irreversíveis** - já que organismos e ecossistemas são sistemas dissipativos abertos – e a escola de visão de mundo vigente é a velha escola de Newton com seu *tempo reversível*, ou simétrico. Sendo assim, é normal se esperar que um evento altamente complexo como a evolução das espécies pela seleção natural seja relegado ao status de uma *fenomenologia parasita* pelos representantes

mais importantes da visão de mundo vigente. Há dificuldade de se enxergar os conjuntos. Falaremos do *papel criativo do tempo* e dos *processos irreversíveis* mais à frente.

Mas, em suma, **há sim uma circularidade no argumento evolutivo**. Isso porque dado um estado *P* de um processo evolutivo (digamos que *P* seja uma matriz de freqüência relativa de certos genes) sendo uma função que têm em seus argumentos indivíduos, organismos singulares (**o**), da seguinte forma: *P* = f (**o**; **e**), onde **o** corresponde a um conjunto de organismos submetidos a eventos **e**. Reparem que o estado *P* está em função dos organismos e os organismos estão submetidos ao estado *P*, já que a informação genética é crucial para sua história, incluindo aí a sobrevivência e a hereditariedade. Este é um argumento sinérgico e, portanto, circular. Consideramos que este é um caminho mais frutífero para se encaram o problema da circularidade na evolução.

Podemos, do ponto de vista epistêmico, especular que as causalidades circulares que levam às possíveis tautologias observadas na ecologia, não são um "problema epistemológico trágico" que confira às ciências biológicas um *status secundário* do ponto de vista científico. Ao contrário, essa circularidade lógica é uma propriedade nobre da ecologia e da evolução, sinalizando que o que seria um *princípio lógico de auto-organização*. A lógica circular, que emerge, tanto do ponto de vista das relações diversdidade-função dos ecossistemas, quanto do ponto de vista da circularidade do argumento evolutivo primordial, são uma indicação de que os ecossistemas e a evolução das espécies possuem *pressupostos auto-organizantes* em suas estruturas conceituais constitutivas.

7- Ordem a partir da desordem

O século XIX foi palco do desenvolvimento de duas teorias importantes sobre a evolução dos sistemas naturais no tempo. A termodinâmica refinada por Boltzmann via a natureza em direção à degeneração e morte, de acordo com a Segunda Lei da Termodinâmica (Schneider & Kay, 1995). Essa visão pessimista contrastava com o paradigma associado a Darwin, onde há complexidade crescente, especialização e organização dos sistemas biológicos através do tempo. Façamos aqui um parêntesis. Em Gould (2004) temos a quebra desse paradigma que contamina até hoje os mais notáveis biólogos do século XX, como Wilson. Consideramos importante ressaltar que a recente obra de Stephen Jay Gould propõe uma maneira revolucionária de ver a evolução, ao quebrar a "falácia da complexidade crescente" (como o próprio autor diz), onde a história natural da terra é vista como um caminho marcado por fazes demarcadas que enfileiradas no tempo levam à complexidade máxima representada pelos seres humanos. (O que temos, na realidade, é uma miríade de caminhos evolutivos, e nós "escolhemos" aquele que representa uma complexidade crescente; por interpretações erradas dos registros fósseis, que passam pelo uso da perigosa média aritmética.) Gould (2004) demonstra de forma muito convincente que a natureza é *modalmente bacteriana* (e por conseqüência, pecilotérmica) e que não há uma tendência geral de aumento da complexidade ao longo da história da vida.

Essas considerações sobre a *flácia da complexidade crescente* são vitais para que não tenhamos uma visão errada da evolução, mas de fato, a princípio, o paradigma de Darwin e a teoria termodinâmica do século XIX e início do século XX são contrastantes. O fantasma da morte térmica, e de uma Natureza degenerativa e ávida por equilíbrio ainda

hoje contaminam os meios acadêmicos. Para falarmos de *ordem a partir da desordem* tocaremos em tópicos concernentes à *termodinâmica* e à *teoria termodinâmica dos ecossistemas*. Mas antes voltaremos ao caos.

Em 1993, Ilya Prigogine nos apresentou a obra intitulada "As leis do caos" (Prigogine, 1993/2002). Como o próprio autor reconhece, enunciar *As leis do caos* parece paradoxal a princípio. Classicamente, considera-se o tempo reversível e os processos determinísticos; toda a física clássica Newtoniana e mesmo a explicação da gravitação sob a perspectiva da Relatividade Especial de Albert Einstein desconsideram o princípio da *irreversibilidade*.

Prigogine refuta a visão de toda a estrutura científica usual de forma ousada e revolucionária. O fato de seu nome ainda ser razoavelmente pouco citado, mesmo nos meios acadêmicos, mostra que as revoluções geralmente só são de fato absorvidas no *post mortem* de seus protagonistas. Além disso, esse retardamento na assimilação das idéias desse autor mostra o quanto as visões antigas nos contaminam de forma alarmante, a ponto de nos induzirem ao erro do mecanicismo mais primordial. Para exemplificarmos tal escândalo temos do célebre Richard Dawkins: "(...) *nós fomos construídos como máquinas de genes, criados para passar adiante nossos genes.*(...)" (Dawkins, 1976). Sem dúvida essa idéia contempla a noção de *ordem a partir da ordem* (que é fundamentalíssima), mas assusta como um biólogo tão proeminente e influente use a palavra *máquina* na descrição da vida. Mesmo os memes de Dawkins são por demais superficiais e antropocêntricos. O mundo vivo é mais do que engrenagens delirantes. (Seria importante ressaltar o respeito a esse autor e que este texto *não têm como centro a evolução das espécies biológicas* e, portanto, seria uma injustiça baseada na ignorância resumir Dawkins a esse erro).

Mas a revolução de Prigogine é ainda mais fundamental. Pode parecer estranho um texto em ecologia tratar do *conceito de tempo*, mas nós o faremos de forma enxuta e no que concerne ao mais essencial. Iremos ao tempo e voltaremos... aliás, depois da revisita de Prigogine ao tempo não há mais volta, literalmente. Isso porque sua tese trata da *irreversibilidade de processos físicos*, ou em outras palavras, da *simetria temporal quebrada*.

Richard Feyman, um dos mais importantes físicos teóricos do século XX, e considerado o maior professor de todos os tempos (sua obra *Lectures on Physics* é considerado um marco do ensino) diz: "(...) *De fato, tudo que conhecemos é apenas algum tipo de aproximação, pois sabemos que não conhecemos todas as leis ainda.* (...)" (Feyman, 1963/2001). Prigogine (1993/2000) ressalta a busca de Feyman por descobrir todas as leis da natureza, o que resultaria em um dia conhecermos, se não todas, *as que determinam o essencial dos fenômenos* (Feynman, 1965). Acrescenta ainda a idéia de Stephen Hawking sobre o possível dia em que teremos uma teoria unificada que permitiria conhecer a "mente de deus" (Hawking, 1988). Segundo Prigogine, os dois proeminentes físicos, assim como toda a física desde Galileu, repetiu *a mais paradoxal das negações* (como o próprio autor diz): a da *seta do tempo*. Em sua visão, a física do não-equilíbrio foi relegada à fenomenologia, reduzida a efeitos parasitas que o homem introduz nas leis fundamentais (Prigogine, 1993/2000).

O cerne fundamental para entendermos a noção de *irreversibilidade* e de *simetria temporal quebrada* está no advento do **caos**. Tanto no caso do caos determinístico, quanto do caos molecular – onde o primeiro trata das dinâmicas clássicas e o segundo requer uma *abordagem estatística* – temos a noção primordial, fundamental, da *sensibilidade a pequenas perturbações*. A idéia de sensibilidade a perturbações pequenas é válida tanto no

caso clássico como nos que requerem a abordagem da *mecânica estatística*, de pêndulos a recipientes com gás, de equações populacionais ecológicas a nuvens.

Quando falamos em uma *trajetória*, estamos falando da dinâmica de um elemento de um dado sistema, como é o caso do caos molecular, com a idéia de caos espacio-temporal, que diz respeito ao *caos coletivo*, onde *estados* se comportam de maneira caótica. Quando falamos de trajetórias, imaginemos uma dinâmica populacional como na figura 7, obtida a partir de simulações computacionais.

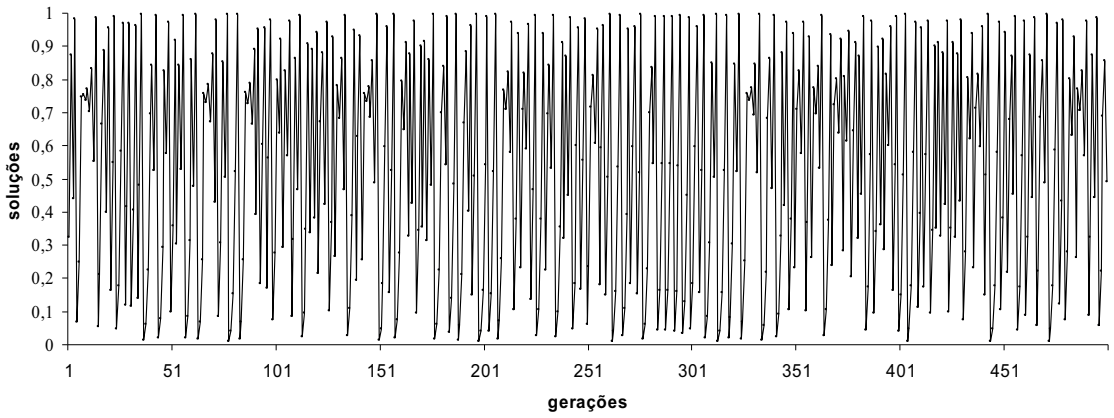


Figura 7- Dinâmica populacional obtida através da iteração de 500 gerações do Mapa Logístico, com r=399 e K=1.

A idéia fundamental é que os processos só têm uma direção (a da seta do tempo), e são irreversíveis. A simetria temporal (não quebrada) pode ser exemplificada da seguinte forma: imaginemos um carro que se locomove a uma velocidade constante em uma estrada reta. Se esse carro está se locomovendo há 3 dias consecutivos antes de nós o observarmos, podemos dizer onde ele **esteve** há 1 dia atrás e onde ele **estará** daqui a uma hora (caso

continue seu percursso). Nosso exemplo é simples, mas resume a forma como o tempo é visto de Galileu a Hawking e Feynman (Prigogine, 1993/2000). Passado e futuro têm igual importância. Esse é o *tempo simétrico*.

A simetria temporal quebrada é bem exemplificada pelo nosso experimento citado acima onde aquecemos água numa panela ou por uma simples nuvem no céu. Uma vez transcorrido o tempo não há volta. Passado e futuro fazem a diferença. O número excessivo de *graus de liberdade* dos sistemas complexos não permite a abordagem tradicional de trajetórias, sua simples cinética produz estados organizados cuja descrição precisa assumir uma seta do tempo construtiva e não admite reversão. Uma questão que até hoje não tem uma resposta clara é: como pode um sistema que apresenta elementos descritíveis pela dinâmica clássica apresentarem, em coletivo, um comportamento que só é compreensível a partir da noção de *probabilidade*, do uso de uma *mecânica estatística*? Essa ligação entre o determinístico e o probabilístico é ainda um enigma. E, adicionalmente, uma trajetória no tempo de, por exemplo, tamanhos populacionais de organismos biológicos ou uma molécula de gás, em apresentando comportamento caótico, não se presta a predições, a não ser que usemos do artifício probabilístico. Em uma trajetória caótica, dois valores nunca se repetem **exatamente**, muito embora possam existir atratores que "puxam" a trajetória para uma vizinhança, como mostra a figura 8.

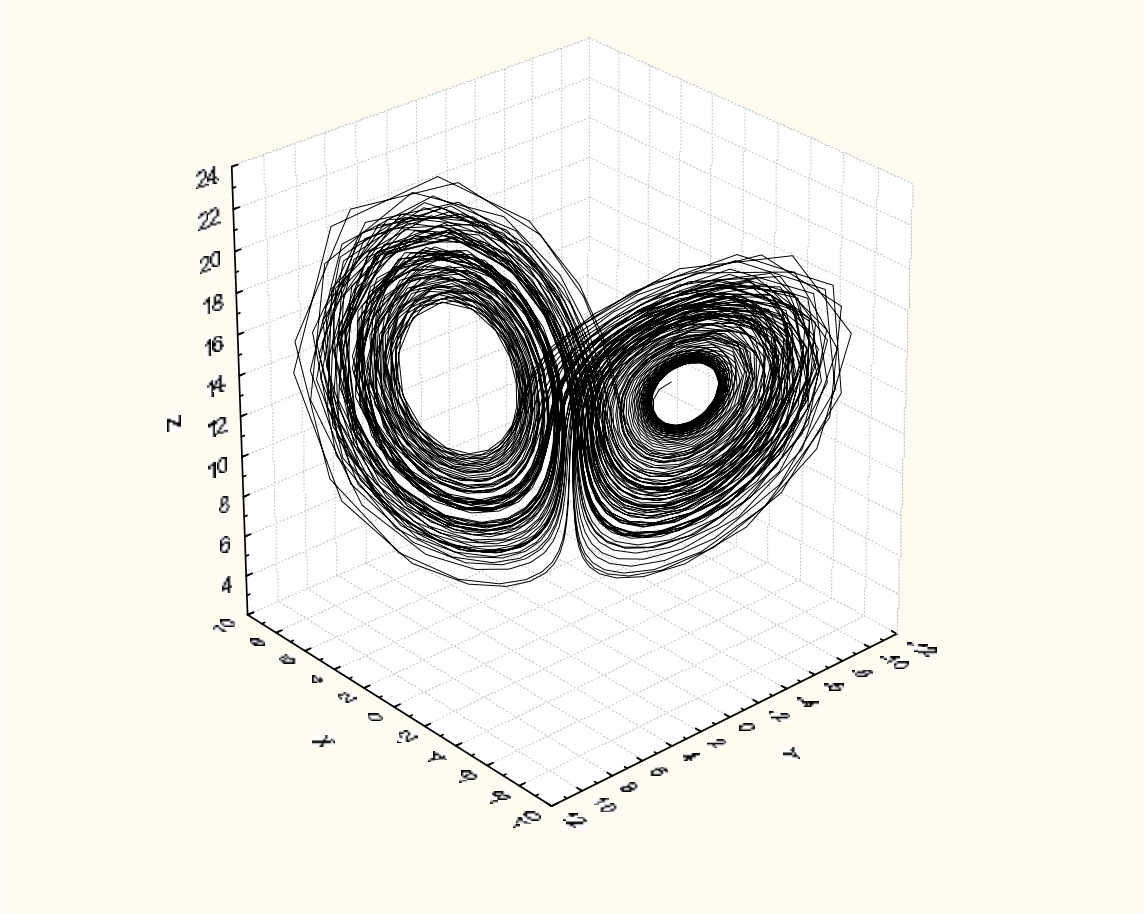


Figura 8- Atrator de Lorenz. Importante notar que a trajetória nunca se "toca", pois os valores de suas 3 equações nunca se repetem, apesar de convergirem para "vizinhanças". O atrator de Lorenz é um exemplo de "atrator estranho".

Outra questão importante é discernirmos a noção de caótico e aleatório, que são coisas completamente diferentes. Em uma dinâmica aleatória, todas as categorias de valores (pequenas faixas de valores que escolhemos, para, por exemplo construirmos um gráfico de distribuição de freqüências) possuem a mesma freqüência de ocorrência. Na realidade, não podemos dizer que as freqüências relativas seja exatamente iguais. Há uma dificuldade enorme para se desenvolver um algoritmo que produza aleatoriedade plena (ver figura 9). Notar em figura 9a, que os valores rankeados em ordem crescente obtidos para simulação de uma dinâmica populacional apresenta certo afastamento de uma reta com inclinação 45^{o} (linha preta pontilhada em 9a). No caso da distribuição aleatória essa "cobertura" ocorre porque todas as classes de valores da distribuição possuem a mesma (quase) freqüência de ocorrência.

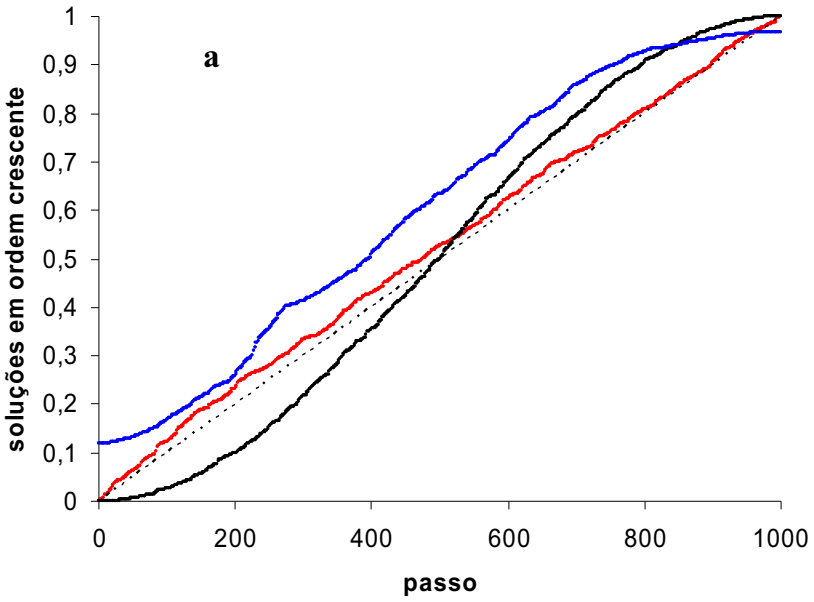
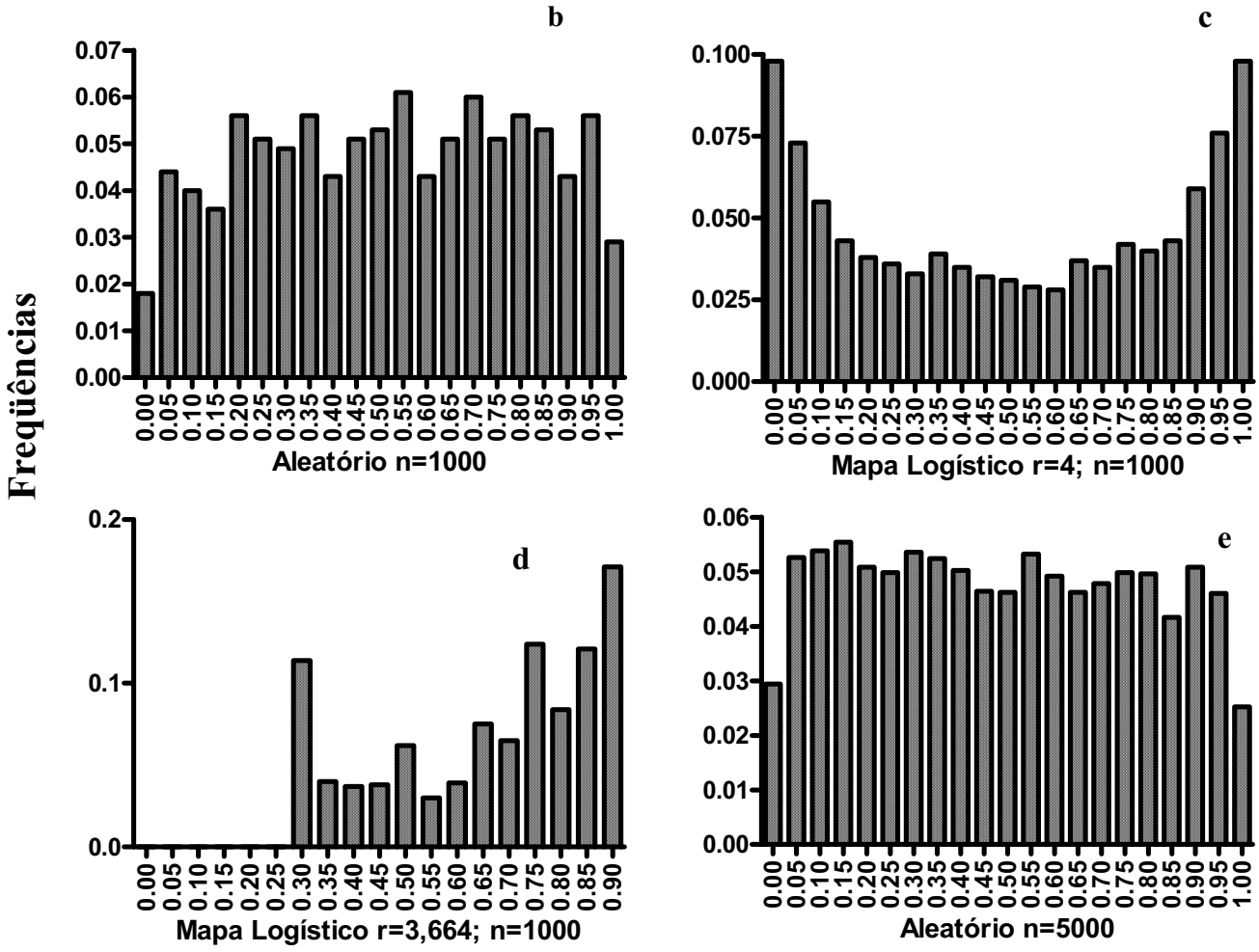


Figura 9- Em (a), os valores rankeados de 1000 soluções do Mapa Logístico (K=1) com r= 3,874 (linha azul), r= 4 (linha cheia preta) e os valores de uma distribuição aleatória (entre 0 e 1) de igualmente 1000 valores. Os 4 gráficos abaixo representam a distribuições de freqüência da distribuição aleatória de 1000 valores entre 0 e 1 (b), das soluções de 1000 gerações do Mapa Logístico com r=4 (c), r=3,874 (K=1) (d) e uma distribuição de 5000 valores aleatórios (e). É possível observar a alta equitabilidade das categorias nas distribuições aleatórias. Notar também a imperfeição do algoritmo utilizado que produz freqüências inferiores das categorias mais baixa e mais alta.



Tendo a noção de que *caótico não é a mesma coisa que aleatório*, adicionalmente ressaltamos que a idéia de caos a qual nos referimos não se refere à idéia de catástrofe ou desordem total. *Caos é um tipo de ordem*. E, por essa razão, temos a obra *As leis do caos,* de Prigogine. Podemos, agora, exibir a idéia revolucionária de Ilya Prigogine sobre *leis da natureza*. A idéia fundamental, é que, com o advento do caos, a idéia de lei da natureza convencional deve ser mudada para uma noção de eventos.

O leitor que já chegou até aqui é animado a continuar. Lembremos das belas imagens que vimos no início deste volume, da atmosfera poética, próxima da comoção lírica, de Darwin, Forbes e Hutchinson. Agora mostraremos toda essa beleza por um outro ângulo. Stephen Jay Gould, um grande pensador da biologia, mostra sua ojeriza à matemática e acha que não é necessária muita complicação para entender certas nuances da vida (Gould, 2004). Queremos desmistificar essa idéia e mostrar que a matemática é tão bela quanto a mais bela pintura. Na verdade não usaremos de artifícios matemáticos complicados, mas mostraremos que a linguagem matemática possui uma perfeição única quando analisamos as construções intelectuais humanas. Não esqueçamos que estamos atravessando um pântano, nos dispusemos a isso por gosto pela aventura; mas uma aventura responsável. Não nos desanimemos com eventuais picadas de mosquito ou com o sedimento que engole nossos pés. Arriscaremos mostrar, com o formalismo mínimo, que, paradoxalmente, estruturas dissipativas próximas ao equilíbrio apresentam estabilidade. E mais, que sob certas condições, só há estabilidade em situações de um pequeno distanciamento do equilíbrio termodinâmico. Os seres vivos apresentam um certo afastamento do equilíbrio. Esse equilíbrio é a "morte térmica", é o fim do gradiente, é a água da panela muito depois de se desligar o fogo. Uma água parada, estática, com um algo de mudez no seu nulo (praticamente) movimento. A vida é uma "luta" constante de

afastamento da "morte térmica", do equilíbrio. Importamos energia de boa qualidade, geramos *energia interna*, mas *dissipamos* calor e exportamos matéria. Você, eu e os ecossistemas somos *sistemas dissipativos abertos*, abertos para **matéria e energia**. Schneider & Kay (1994; 1995) definem a vida como "uma estrutura dissipativa afastada do equilíbrio que mantém seu nível local de organização à custa de produzir entropia no ambiente".

Uma parte da energia que é capturada por um ecossistema é armazenada na forma de compostos químicos, ou seja, biomassa. De uma forma geral, podemos dizer que os ecossistemas convertem a energia capturada na forma de biomassa, ou seja, **energia interna**. Dessa energia interna, parte é utilizada para evapotranspiração, respiração etc., e, em suma, é perdida, dissipada. Essa energia dissipada corresponde à entropia que o sistema exporta (que pode ser descrita através de informação). Entretanto, ao longo desse processo os ecossistemas produzem informação, complexidade, ou melhor dizendo: **organização**. Essa informação útil é descrita da mesma forma que a dissipada, tendo, entretanto, seu sinal invertido. O que "sobra é a energia livre", que pode realizar trabalho, energia útil (Jorgensen, 1999).

Temos, então um ciclo: da energia interna gerada (biomassa), parte é dissipada na forma de calor respiratório (resultante da atividade celular e culmina em formas de energia como a cinética, quando do movimento do organismo, por exemplo) e evapotranspiração. O que sobra é a **energia livre**, energia útil para realização de trabalho. E, então, novamente uma fração é dissipada etc. Faz-se necessária entrada constante de energia para que o sistema continue a funcionar. Muito embora os processos envolvidos em um ecossistema sejam *dissipativos* e *irreversíveis* e produzam entropia constantemente, globalmente, e em escalas de tempo grandes, como é o caso da sucessão ecológica, a variação de entropia é

negativa, e padrões ordenados são observados. É auto-evidente que, de forma geral, a sucessão ecológica produza ordenação, mas não precisamos considerar grandes escalas de tempo para observarmos isso.

Temos em Nicolis & Prigogine (1977) uma teoria muito robusta sobre a auto-organização em sistemas dissipativos abertos; uma teoria sobre a auto-organização a partir de uma *termodinâmica de não-equilíbrio*. A segunda lei da termodinâmica postula que para um sistema isolado (que não troca matéria nem energia com seu meio circundante) a variação de entropia é positiva e tende a zero no equilíbrio. Então temos:

$$dS \geq 0 \quad (=0 \text{ no equilíbrio})$$

A noção de equilíbrio é um conceito muito formal da termodinâmica e refere-se a uma homogeneização do sistema com seu meio circundante. Ressaltemos que a **variação** da entropia é maior do que zero até atingir zero no equilíbrio, correspondendo esse processo a um incremento crescente da entropia, que é máxima no equilíbrio.

A grande contribuição de Prigogine e colaboradores (que lhes valeu o prêmio Nobel de química em 1977) foi a abertura para a possibilidade de incorporar a segunda lei da termodinâmica em sistemas abertos, que recebem entrada de energia e matéria, como são as células, os organismos biológicos, os ecossistemas a biosfera. Muito embora essa abordagem tenha se baseado em reações químicas auto-catalíticas, essa fabulosa construção teórica possui extensões muito férteis para a explicação dos fenômenos biológicos.

Consideremos a simplória representação da figura 10. Temos que d_eS é o fluxo de entropia devido a trocas de energia ou matéria com o ambiente e d_iS a produção interna de entropia resultante de processos ireverssíveis. Temos que:

$$dS = d_eS + d_iS$$

O termo diS nunca pode ser menor do que zero (Nicolis & Prigogine, 1977), ou em outras palavras, existe uma constante produção interna de entropia pelo sistema. O nos leva a :

$$d_iS \geq 0 \quad (=0 \text{ no equilíbrio})$$

Se houver uma entrada suficiente de fluxos de baixa entropia no sistema podemos ter que $d_eS \leq 0$, e se é possível que $|d_eS| > |d_iS|$, isso implica que $dS < 0$ (Nicolis & Prigogine, 1977 Kay, 1984). O grande avanço dessa abordagem é a possibilidade de construção de um arcabouço teórico que ao contemplar a segunda lei da termodinâmica (já que há produção constante de entropia internamente), não deixa de tornar aceitável uma variação global de entropia menor do que zero, o que permite **organização**. Para que tal cenário seja mantido faz-se necessária entrada constante de energia ou matéria.

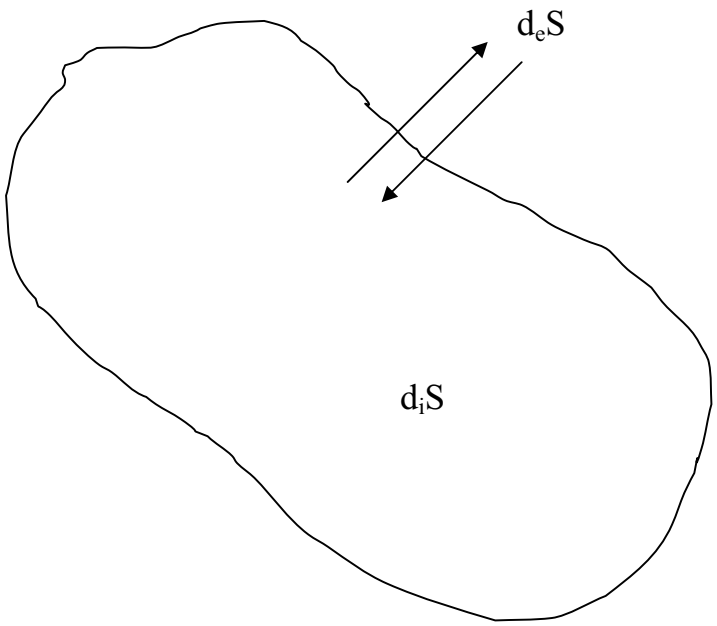


Figura 10- Esquema de um sistema dissipativo aberto . d_eS é o fluxo de entropia devido a trocas de energia ou matéria com o ambiente e d_iS a produção interna de entropia resultante de processos irreversíveis. A partir de Nicolis & Prigogine (1977).

Mas antes que continuemos, façamos um parêntesis sobre a entropia. O conceito de entropia não é nada simples. Para se ter uma idéia, o homem que o propôs da forma como o conhecemos (Boltzman) suicidou-se pela reação repulsiva que sua idéia provocou, pelo menos essa é a lenda corrente nos meios acadêmicos e que Ruelle (1991) reforça. Muita

confusão existe ao entorno da entropia, inclusive a confusão de dizer-se que entropia é confusão. E para nossas pretensões, confusão é um grande problema, já que o nosso foco de atenção é um "pântano". Estamos tentando decifrar o "pântano epistemológico da ecologia", não podemos nos aventurar inadvertidamente no "pântano epistemológico da termodinâmica". Mas, para propormos a menor sugestão que seja para a problemática ecológica (a complexidade enciclopédica, sideral), não podemos deixar o conceito de entropia passar em vão. Primeiramente: a idéia de entropia original de Boltzman, que se refere aos microestados possíveis relacionados ao macroestado associado, só é aplicável a sistemas em equilíbrio. Seria como dizer: ao misturar água quente e água fria, dificilmente elas se separarão novamente (embora não seja impossível). O problema é que estamos lidando com sistemas afastados do equilíbrio, não podemos assumir uma construção conceitual que foi concebida para sistemas em equilíbrio, ou seja, onde não há aplicação de energia. Ressaltamos que os estudos de Ilya Prigogine permitiram uma alternativa fundamental: separar a produção interna de entropia da troca do sistema com seu meio circundante em sistemas abertos dissipativos, como vimos acima. Sem diminuir a importância da construção de Prigogine e colaboradores, nos voltemos para outros caminhos que a termodinâmica tomou. São caminhos que "fogem" da entropia, sem contradizer a segunda lei da termodinâmica.

Em 1908, Carathéodory (Kestin, 1976 *apud.* Schneider & Kay 1994; 1995) fez uma proposição nova da segunda lei da termodinâmica: "Na vizinhança de qualquer estado de qualquer sistema fechado existem estados que não acessíveis a partir dele, ao longo de qualquer processo adiabático reversível ou irreverssível". É como dizer que o calor que a chaleira dissipa não é acessível a partir da chaleira. Demos o exemplo da chaleira, mas essa definição, que não contradiz a original (de aumento de entropia) não necessita de conceitos

com entropia ou calor (Schneider & Kay, 1994; 1995). Mas ainda há um problema: esse enunciado se refere a sistemas fechados. Mas já é um avanço. Relembrando: estamos tentando lidar com o problema de usar a idéia clássica de entropia em sistemas afastados do equilíbrio, ao contrário da condição de equilíbrio em que a idéia de Boltzman está imersa.

Mas temos em Kestin (1966) uma definição que nos faz reconhecer uma *termodinâmica clássica* e uma *termodinâmica moderna*. Estamos falando do **Princípio Unificado da Termodinâmica de Kestin**. Kestin provou, com todo formalismo matemático necessário, *que os sistemas no equilíbrio são estáveis no sentido de Lyapunov*. Lembremo-nos de que tratamos do conceito de caos em vários pontos deste volume. Pois então; a presença de caos significa ultra-sensibilidade a perturbações mínimas, isso significa que se observamos uma história e provocarmos uma alteração, essa alteração vai promover uma mudança radical na sua continuidade. Radical mesmo. Peguemos como exemplo uma equação discreta (ou contínua) que descreva o comportamento da biomassa de uma população biológica com parâmetros que geram comportamento caótico. Fazemos uma simulação com, digamos, 1.000.000 de gerações e anotamos a solução da geração 1.000.000. Agora vamos ao tamanho populacional da primeira geração e adicionamos 0,0000001 a um valor que era de, por exemplo, 45 $g.m^{-1}$. Ao checarmos o resultado da geração 1.000.000 novamente veremos que seu valor é absolutamente diferente do obtido anteriormente! Esse é um exemplo de sistema instável no sentido de Lyapunov. Queremos ressaltar **que a instabilidade de Lyapunov é absolutamente diferente de estabilidades estatísticas como variância ou coeficiente de variação.** E a diferença é bastante familiar aos biólogos: a estabilidade de Lyapunov trata da resiliência do sistema, ou seja, sua capacidade de retornar a um estado anterior original após uma perturbação. Mas nós estávamos falando do Princípio Unificado da Termodinâmica de Kestin.

Quando Kestin mostrou que os sistemas em equilíbrio são estáveis no sentido de Lyapunov, automaticamente concluiu que ao ser afastado do equilíbrio, ele vai tentar voltar ao seu estado de equilíbrio. Mais precisamente: "*À medida que os sistemas são afastados do equilíbrio, eles irão utilizar de todas as vias disponíveis para contrariar os gradientes aplicados. À medida que o gradiente aplicado aumenta, também aumenta a habilidade do sistema de opor-se a outros afastamentos do equilíbrio*" (Schneider & Kay, 1994; 1995; Kestin, 1966).

A idéia é relativamente simples. Lembremo-nos na nossa panela. Surgiu um padrão auto-organizado quando aplicamos um gradiente de temperatura, no caso dois gradientes: um vertical e um horizontal. Não é um experimento controlado, como são os que dão origem às células de Bernard, mas mostra bem a idéia geral. E é até um bom exemplo porque nos ecossistemas não temos controle sobre nada, mas o papel do gradiente está lá. A idéia da segunda lei reformulada é a de que um sistema submetido a um gradiente "luta" para desfazê-lo. Reparem que não há contradição com a segunda lei clássica sobre o aumento de entropia, pois o sistema "tenta" a todo custo homogeneizar-se. Mas como podemos enxergar esse tal gradiente na terra em relação ao sol? A temperatura no espaço fora da terra é de 2.8 ^{o}K e na terra é em média de 280 ^{o}K. Quando esquentamos a água na panela até um ponto crítico (parâmetro de controle alto) as diferenças de temperatura entre o fundo e a superfície diminuíram, assim como a diferença entre a proximidade do gelo e a borda da panela. E isso às custas de organização. Seria de se esperar que a terra possuísse uma temperatura muito menor do que a esperada na ausência da biosfera, a biosfera "tenta" se aproximar da temperatura do sol. Isso pode ser afirmado sem ressalvas.

No experimento controlado que gera as células de Bérnard, **mais energia é dissipada quando há a auto-organização do que quando não há**. É mais difícil manter o

gradiente quando há auto-organização. Em, suma: o sistema realiza trabalho, o que permite melhor dissipar o gradiente. Os sistemas vivos são eficientes dissipadores de gradientes. Esta idéia fica clara quando observamos a figura 11. Ela mostra a emissão de radiação de freqüência longa, a parte do espectro luminoso correspondente ao infra-vermelho, que corresponde à uma forma de energia de baixa qualidade: o calor. Nota-se que, embora receba energia solar da forma mais perpendicular possível, as áreas da região equatorial onde se localizam as florestas tropicais (Amazônia, África meridional e Ásia) emitem quantidades de infra-vermelho semelhantes às regiões polares! Logicamente não é a diversiade biológica a *condição primeira* para a condição de "sumidouros de energia" que são as regiões tropicais. A condição primeira é o processo da **fotossíntese**.

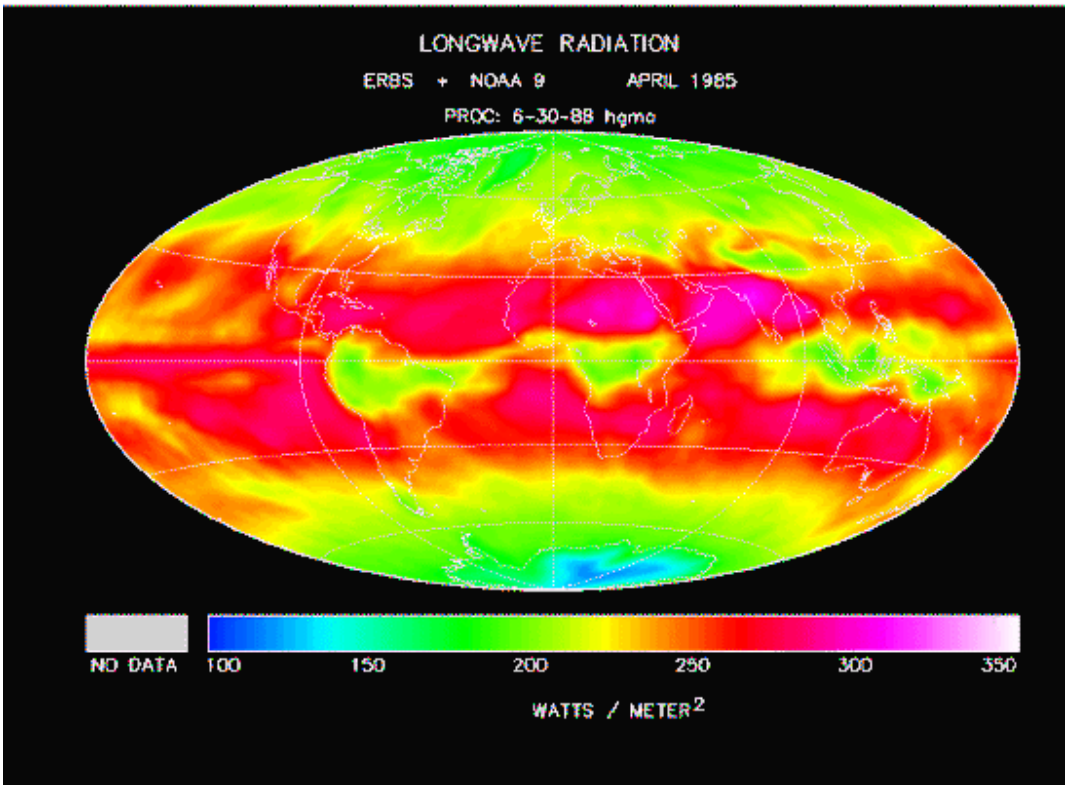


Figura 11- Registro das emissões de radiação infra-vermelha (w.m^{-2}) pelo satélite NOAA 9 (NASA) no mês de abril de 1985. Ressalta-se que em alguns pontos localizados na região próxima ao equador, onde a incidência de energia é máxima em relação a outras latitudes, observa-se emissões semelhantes às regiões polares. Esses "sumidouros" de energia correspondem a áreas de grande produtividade e diversidade biologica (floresta amazônica, áfrica meridional, Ásia e regiões muito produtivas no Oceano Índico). Áreas de maior emissão se encontram principalmente no deserto do Saara e oriente médio, justamente regiões onde a vida é praticamente ausente.

Schneider & Kay (1994; 1995), ao discutir sobre uma imagem de emissão de infravermelho semelhante à nossa (obtida pelo mesmo satélite em 1991), ressaltam que "as florestas tropicais e seus sistemas de nuvens acoplados têm a mesma temperatura que o

Canadá no inverno". No caso precisamos considerar que o satélite "enxerga" a terra através de toda a sua atmosfera, e as emissões de infravermelho são uma integral de um corte perpendicular da atmosfera, da crosta até a mais alta estratosfera. Logicamente uma pessoa no inverno do Canadá pode congelar enquanto na Amazônia clamará dramaticamente por um condicionador de ar. Precisamos prestar atenção à escala de que estamos tratando. Do ponto de vista da temperatura integral de uma seção da atmosfera, a Amazônia, o Congo e a Indonésia são semelhantes aos pólos, isso porque as nuvens ajudam a reter a energia infravermelha irradiada.

Notem que isso não significa que esses ecossistemas fiquem acumulando toda a energia que entra. Pelo contrário. Os ecossistemas são degradadores eficientíssimos de energia. Uma energia estupenda é desprendida pela evapotranspiração, que resulta em vapor d'água na atmosfera. E é esse vapor que gera correntes convectivas que culminam na formação de nuvens, que retém a radiação infravermelha re-irradiada. Em valores aproximados, temos de 200 a 500 gramas de água transpirada por grama de material fotossintético fixado, com o uso de 600 calorias por grama de água (Kimmins, 1987). Não, não houve erro de digitação: pode-se emitir para atmosfera até meio quilo de água para uma úinica grama de carbono fixado! Adicionalmente, Currie & Paquin (1987) mostram que, em grandes escalas biogeográficas de distribuição, a riqueza de espécies de árvores é extremamente correlacionada com a evapotranspiração anual total. De uma forma geral, ecossistemas mais maduros são mais eficientes na degradação da energia do que um que se recupera de uma queimada (digamos, um estágio "inicial" de sucessão). Pode parecer um contra-senso, mas quanto mais organizado e produtivo for, e maior tempo de residência de matéria possuir (razão P:B), mais eficientemente um ecossistema degradará a energia. Assim como no experimento com gradiente de calor, mais energia é dissipada quando há

formação de padrões do que quando não o há. Temos um modelo biogeoquímico termodinâmico que dá fortes bases conceituais para a vida como um todo, assim como para a organização dos ecossistemas. Assim sendo, essa abordagem não contradiz a termodinâmica clássica e fortalece ainda mais a Hipótese de Gaia (Lovelock, 1979).

Toda essa discussão pode ser considerada muito frutífera para a ecologia. Repare o leitor, que conseguimos convergir neste ponto do texto os conceitos de *caos*, *estabilidade*, *gradiente de energia*, *auto-organização* e *sucessão ecológica*. Convidamos agora o leitor a se lembrar de Forbes e Darwin, e o que citamos sobre eles no início deste volume...é impressionante!

8- Evidências Empíricas de Mundos Imaginários

Vamos fazer um mergulho no caos e tentar fazer uma síntese de tudo o que discutimos até aqui. Com o uso de equações simples, vamos fazer uma proposta de um ponto de vista que acreditamos ser frutífero. Sabemos que a "pantanosidade fenomenológica" dos ecossistemas muitas vezes nos desanima. Proporemos uma idéia, que possui limitações, mas pode gerar informações muito importantes e comparáveis ao "mundo real". As coletas de dados de campo sempre serão fundamentais, pois os dados por elas gerados são o "alimento" de modelos matemáticos que, porventura, venhamos a construir. E, na nossa concepção, modelos simples podem ser fonte de dados com alto grau de realismo. Ao caminhar por essa análise, repetiremos informações que estão na seção da metotologia deste volume. Faremos isso por motivos didáticos e ressaltamos que descrições mais detalhadas dos métodos utilizados estão na seção referida. Uma das nossas diretrizes centrais será mostrar que por trás do comportamento caótico existe uma impressionante

ordem, e que o caos, ao contrário do senso comum, que o associa a desordem a aleatoriedade, é uma espécie de ajustamento dos sistemas a situações de grandes entradas. Faz-se necessário um parêntesis: não vamos nos expor ao erro de confundir matéria e energia. Essa distinção necessita de um foco teórico que foge aos nossos objetivos. Como estamos usando modelos que descrevem a dinâmica de indivíduos nos referiremos preferencialmente à número de indivíduos e biomassas.

Comecemos com uma análise preliminar. Quando falamos das células de Bérnanrd, da nossa panela e da visão moderna dos ecossistemas à luz da segunda lei da termodinâmica reformulada por Kestin (1966). O gradiente ao qual submetemos um líquido nos experimentos termodinâmicos é chamado **parâmetro de controle**. Quando aumentamos esse parâmetro de controle vimos que ocorre auto-organização e o sistema fica mais eficiente em dissipar o gradiente imposto. Deixemos a auto-organização mais para frente e falemos dessa capacidade dos sistemas em se tornarem cada vez mais eficientes em dissipar gradientes quanto maiores forem esses gradientes. Vamos utilizar o mapa logístico para mostrar que o padrão das panelas, células de Bernard e da própria biosfera podem ser extraídos com uma formulação matemática simples. O mapa logístico pode ser formulado, na sua forma, discreta como abaixo:

$$R_{t+1} = r\, R_t \left(1 - \frac{R_t}{K} \right)$$

Essa equação de formulação simples foi palco de uma verdadeira revolução ocorrida na ecologia da década de 1970 (May, 1974; 1976). Suas propriedades intrínsecas permitem descrever de forma interessante dinâmicas populacionais. Note o termo r, esse é chamado,

para o mapa logístico, de parâmetro de controle, análogo aos que citamos anteriormente. Bom, se essa equação é capaz de descrever uma dinâmica por milhares de gerações, é porque ela possui um controle interno, que impede que o tamanho populacional alcance o infinito, ou passe de um limite K. Esse controle é análogo à denso-dependência que conhecemos na ecologia. A cada geração, o resultado da geração anterior é multiplicado por r, que produz soluções assintóticas quando entre 2 e 4. Se a cada geração são adicionados mais indivíduos (aqui não usaremos números interios, nossos resultados sempre serão entre 0 e 1, sendo K=1, mas vale a analogia) e o sistema não tende a valores infinitos, é porque há uma "saída". A partir de (1) temos:

$$R_{t+1} = r R_t - \frac{r R_t^2}{K} \qquad (2)$$

Reparemos que, do lado direito da equação, o termo rR_t corresponde a uma entrada e rR^2/K corresponde a uma "saída". Temos então um fluxo, semelhante a um rio, o qual Prigogine sempre fez questão de ressaltar: um **vertedouro** e um **sumidouro**. Mas, o que acontece quando aumentamos o parâmetro de controle gradativamente de 2 a 4? Temos a bela imagem da figura 12. Mais valores diferentes ocorrem. Para facilitar usemos o seguinte exemplo: imagine uma dinâmica no tempo como mostramos acima. Ela corresponde a apenas um valor de r. Agora, como se a dinâmica fosse uma mola, comprima ela até obter uma linha única coberta heterogeneamente por pontos, como um cordão de pérolas aperiódico. Essa linha imaginária é justamente uma seção vertical do diagrama. Ao

colocarmos centenas dessas linhas – nossas dinâmicas comprimidas – umas do lado das outras, temos o referido diagrama. Notemos que o sistema atinge mais **estados diferentes** quanto maior é o r (parâmetro de controle).

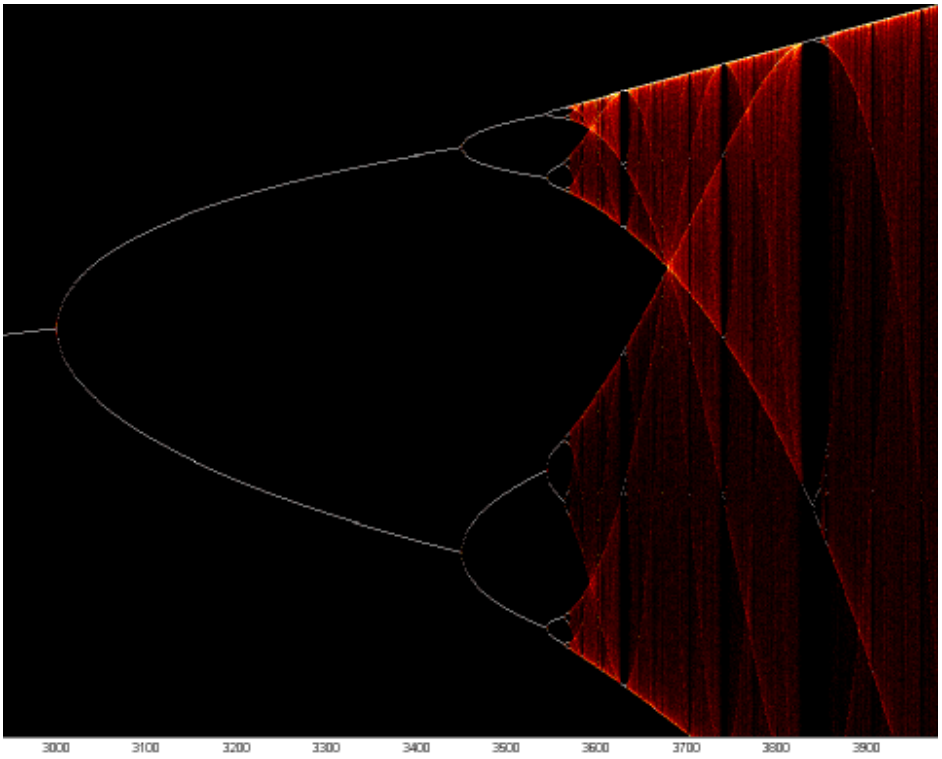


Figura 12- Diagrama de bifurcação para o Mapa Logístico, com 4 >r >2,8.

Mas como podemos "medir" esses esrados diferentes que nossas trajetórias alcançam? Da mesma forma que medimos a diversidades de espécies biológicas: com o uso da **Entropia de Shannon**. Este conceito, cuja formulação matemática se originou dos estrudos de Shannon e Weiner, foram a base da Teoria Matemática da Informação.

Reparem no nome entropia. **Não confundamos com as noções de entropia que discutimos termodinâmica**. Mas, de qualquer modo, a entropia de Shannon-Weiner, assim como a entropia de Boltzman, se referm aos estados possíveis de um sistema. Temos na figura 13 o comportamento do *conteúdo informacional* de nossas trajetórias do Mapa Loogístico. Essa ilustração mostra que, quanto maior é nosso parâmetro de controle, mais informação é necessária para descrever o comportamento de uma trajetória. As trajetórias se tornam mais complexas. Assim como o comportamento da água na panela. Esse ainda não é nosso ponto, mas guardemos essa preciosa informação.

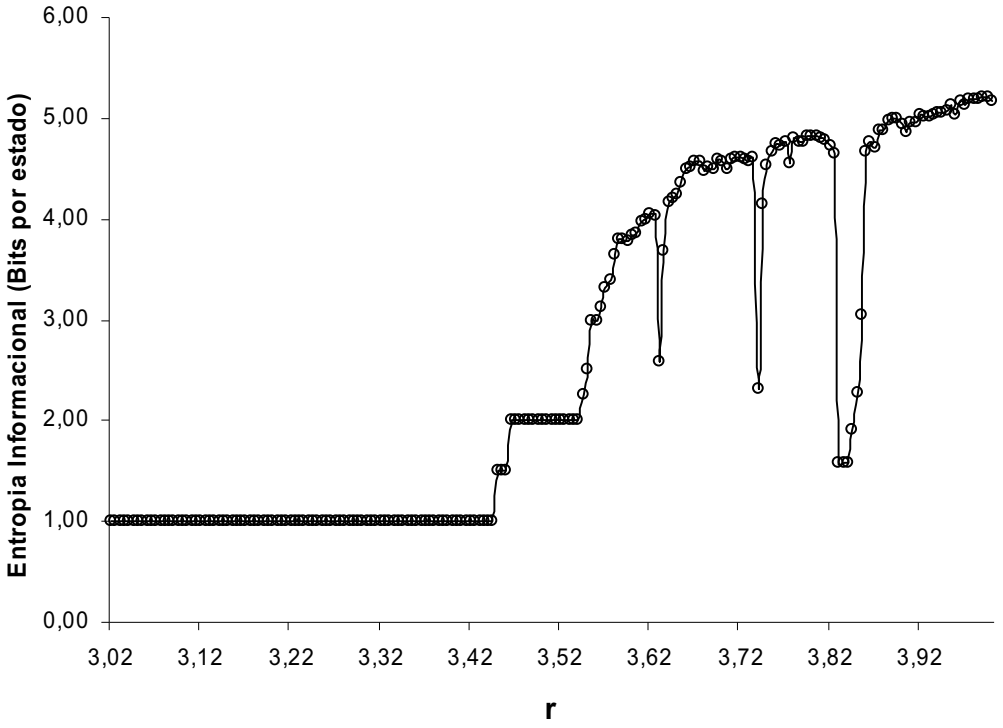


Figura 13- Entropia Informacional de Shannon (Bits/estado) ao longo de gradiente do parâmetro de controle r para o Mapa Logístico.

Vamos voltar à idéia de que o sistema "se utiliza de todos os meios possíveis para melhor degradar o gradiente imposto". Existe um conceito muito importante na ecologia chamado de "eficiência de conversão de tecido". Ele é uma razão entre quanto um animal incorpora de biomassa e o quanto ele assimilou de alimento. Ou seja, de tudo que foi absorvido, *do que entrou no sistema*, o quanto foi convertido em biomassa (energia livre, o resto seria dissipado na forma de energia não–útil ao trabalho). Bom, já sabemos que o nosso sistema tem uma *entrada* e uma *saída*. A *solução da equação* em um dado tempo, seria análoga à *produção líquida* de uma população, ou, o que foi convertido em tecido, ou indivíduos. Como calcular essa proporção para nossso caso? Consideremos que a entrada rR seja o quanto o animal assimilou, e a solução da equação sua produção líquida de fato. Então dividimos a produção líquida pela "entrada" rR, como abaixo, e obtemos o que vamos chamar de Eficiência de Conversão (EC):

$$EC^{R}_{t} = \frac{\left(r R_{t-1} - \frac{r R_{t-1}^{2}}{K} \right)}{r R_{t-1}} = 1 - \frac{R_{t-1}}{K} \qquad (3)$$

Desde que nos aventuramos a entrar no nosso "pântano epistemológico", esse é nosso momento mais arriscado e mais emocionante. Vejam que o resultado é o próprio componente logístico, e como K=1, temos que $EC_{t+1}=1-R_t$. (3). Bom, agora podemos medir, para cada gradação do parâmetro de controle r, uma medida de eficiência. A forma como essa eficiência se comporta ao longo da variação de r está na figura 14. Reparem o intrigante resultado: a partir de um dado valor de r (~3) o sistema atinge eficiências que não

atingira antes. Note o leitor, que r é uma medida da "intensidade de entrada" do sistema. Quanto maior ele for, mais o sistema é "impulsionado" a atingir maiores valores. Mas, como vimos acima, *o sistema se auto-regula*, através do seu componente que exprime denso-dependência. É interessante notar que, quanto maior é essa entrada, os valores de eficiência atingem mínimos cada vez maiores (figura 13). Isso fica claro pelas barras de desvio padrão. Mas também atinge máximos cada vez maiores, groso modo. Guardemos também esta informação e avancemos mais um pouco.

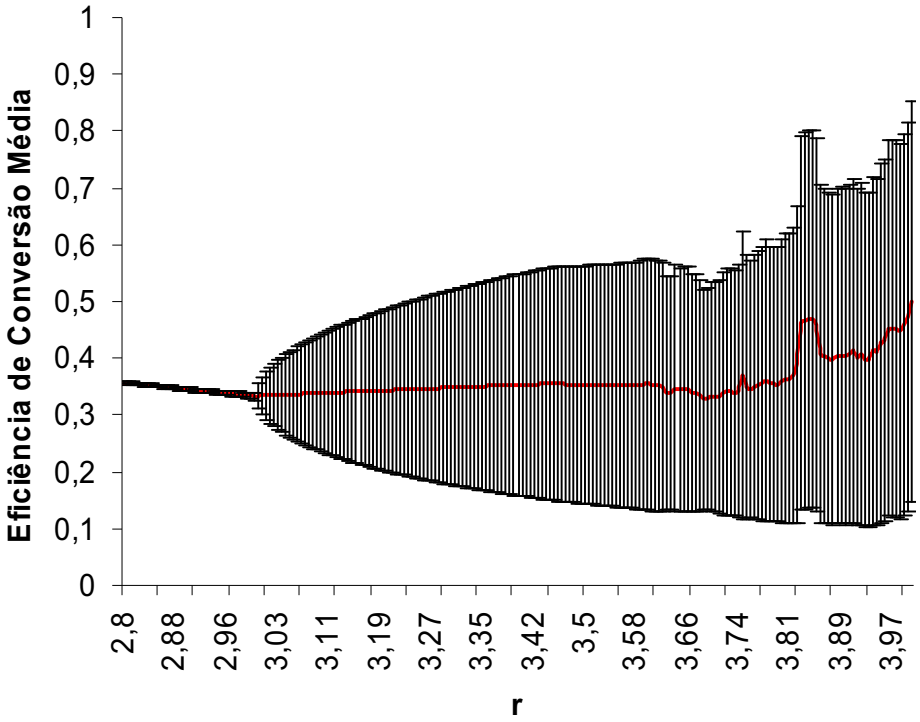


Figura 14- Eficiência de conversão média e seus respectivos desvios-padrão para 4>r>2,8.

Onde vamos chegar com isso? Lembremo-nos que os sistemas termodinâmicos e os ecossistemas dissipam mais eficientemente energia (mais precisamente gradientes) quando apresentam padrões auto-organizados, e quando o gradiente imporso é maior. Ao calcularmos as "saídas" (rR_t^2) (figura 14) do nosso simples sistema matemático, observamos que o padrão é muito semelhante ao observado para as eficiências. Mas, e as barras de erros? Elas cresceram junto com os resultados, tanto de eficiência quanto de saída. **Não há incremento significativo dessas variáveis do ponto de vista estatístico**, mas, **cenários de maior eficiência só são possíveis quando temos parâmetros de controle cada vez maiores**! Precisamos de mais gradiente (o r é um parâmetro de controle muito semelhante à quantidade de calor imposta nas experiências termodinâmicas) para termos a possibilidade de maiores eficiências (e menores também). Note que o sistema corre uma espécie de "risco".

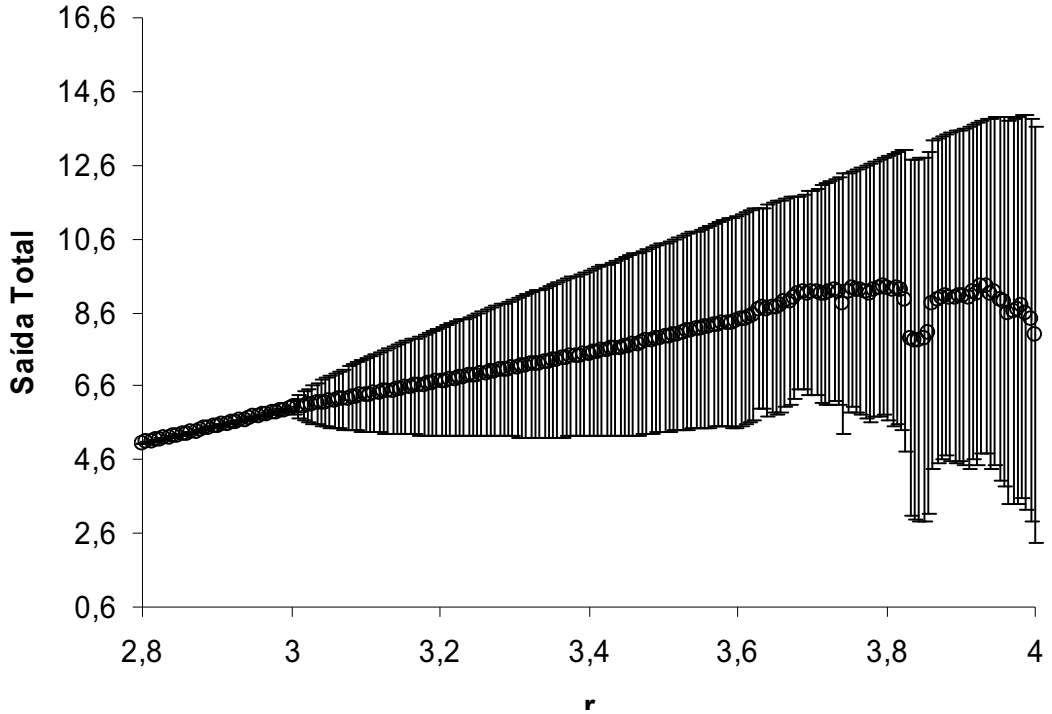


Figura 15- Medidas da saída do sistema para 4>r>2,8. As barras representam o desvio-padrão.

Bom, chegamos até aqui. E o tão mencionado caos? O que ele tem com tudo isso? Vamos medir os expoentes de Lyapunov de nossas seqüências de *forma analítica*. O padrão que temos é o exposto na figura 16. Expoente de Lyapunov positivo significa caos. Quanto a esse padrão, notemos que só temos caos no Mapa Logístico para valores de r maiores que ~3,56.

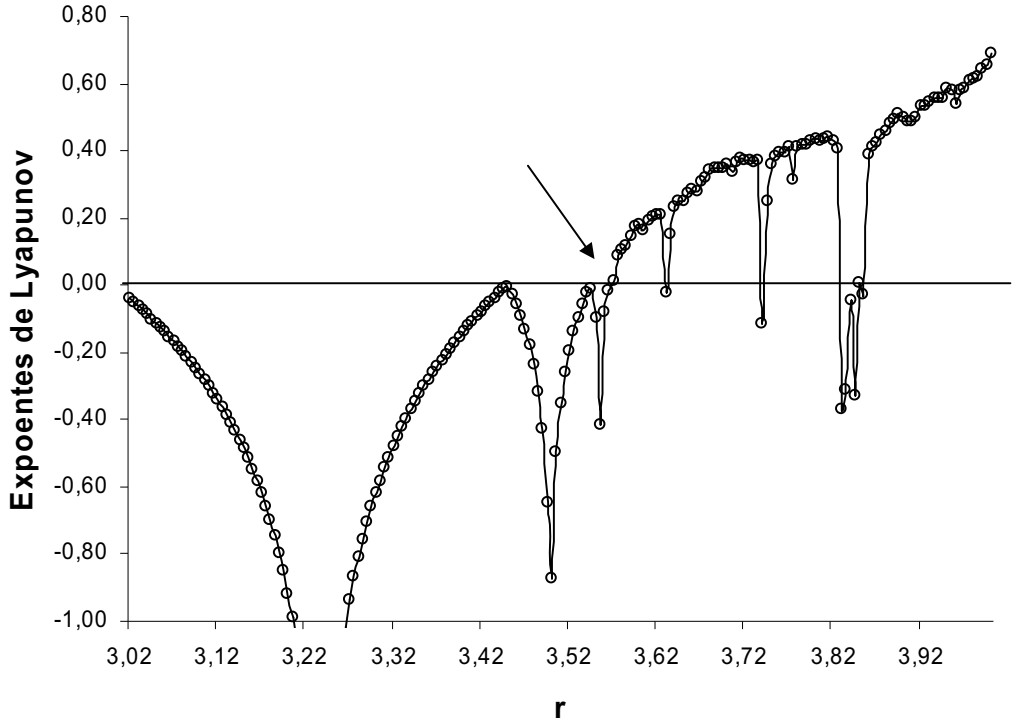


Figura 16- Resultados do cálculo analítico dos expoentes de Lyapunov para o Mapa Logístico, com r entre 3,02 e 4. A seta indica a região onde se inicia o comportamento caótico (r~3,56).

Agora que já detectamos caos no nosso sistema, chegamos à conclusão de que, o sistema só tem a oportunidade de alcançar maiores eficiências (e maiores "entradas" também, embora não as tenhamos mostrado) quando em situações caóticas! Ou, ao menos, a partir do início das bifurcações (r>3). Mas agora voltemos à nossa teoria termodinâmica que sugere que os ecossistemas são eficientes degradadores de gradientes. Como vimos, no nosso exemplo do Mapa Logístico, maiores conteúdos informacionais e maiores eficiências são alcançados ao custo de maiores "saídas" médias. Mesmo com todas as limitações que nosso exemplo simples possui, ele parece muito consistente com nossas discussões sobre

termodinâmica. Schneider & Kay (1994) alertam para o fato de os "ecossistemas mais maduros" serem mais eficientes degradadores de gradientes. Segundo os autores, do total de energia irradiada pelo sol, por exemplo, na Amazônia, 70% é emitido na forma de evapotranspiração, e apenas 17% é emitido na forma de infravermelho. Note que esses 70% emitidos são em relação ao total de energia solar absorvida pelo ecossistema em escala geográfica (watts.m^{-1} .dia). Não estamos falando de energia convertida em biomassa, **não estamos falando de fotossíntese**, mas sim da energia total incidida que é absorvida. Florestas tropicais, segundo os mesmo autores, emitem cerca de 63% da energia solar absorvida na forma de evapotranspiração, e apenas 16% na forma de infravermelho. Completando a discussão termodinâmica, a idéia geral é que ecossistemas "mais maduros" re-irradiam pouca energia na forma de calor, e muita na forma da evapotranspiração (Schneider & Kay, 1994; 1995). Para a ocorrência de evapotranspiração, há a necessidade de o sistema "gastar" energia para isso, como foi exposto acima. Isso significa, em linhas gerais, que uma floresta tropical não devolve energia, como se fosse um "espelho". A energia que "entra", realiza trabalho para levar água para atmosfera, **e ao realizar trabalho, degrada a energia incidente**. Assim como a panela, que ao produzir convecções, realiza trabalho, e emite mais calor do que quando não há convecções. O deserto do Saara, por exemplo, "devolve" quase toda a energia incidente na forma de infra-vermelho e "calor sensível", que é um outro tipo de energia não degradada. Infra-vermelho e calor sensível são formas de energia não degradada. Consideramos essas idéias tão importantes e férteis, que sugerimos a leitura do estudo de Schneider & Kay (1994) e nos desculpamos por qualquer tipo de ausência de clareza na nossa exposição sobre esse estudo tão importante.

Agora voltemos ao nosso mapa logístico. Consideramos que o termo rR correspondia à entrada do sistema, mais precisamente, fazendo uma analogia com um organismo ou população, o que foi **assimilado**. E a nossa eficiência mede o quanto foi **convertido em biomassa ou indivíduos**. Mas podemos ir mais longe. Temos em (2), o termo rR_t^2, que corresponde à saída do nosso sistema. Se trocarmos o sinal, teremos uma medida ainda mais fundamental da "entrada". Uma entrada ainda "mais total" (desculpem a terminologia). Se rR_t é o quanto os organismos assimilaram, $rR_t + rR_t^2$ seria uma medida da **entrada absoluta** do sistema. Agora nossa analogia fica falha ao pensarmos em populações biológicas. Nosso Mapa Logístico agora tem outros ares: o de um ecossistema. Será que o nosso mapa logístico pode ser comparável a um ecossistema? A resposta é sim. Isso porque possui uma entrada e uma saída, e como veremos, sistemas matemáticos semelhantes podem apresentar padrões organizados. Alem disso, nossa simplória equação se auto-regula. Sim, vamos arriscar. Qual será a proporção do que sai de nosso ecossistema e relação a esse total absoluto? A figura 17 mostra que essa proporção varia de 73 a 80% para nossa gradação de r. Reparem como esses valores são semelhantes à proporção de evapotranspiração em relação à energia total incidida de Schneider & Kay (1994) para florestas tropicais! Seria precipitado aceitar essa semelhança sem ressalvas. No entanto, devemos considerar os seguintes argumentos:

1-nossa idéia sobre a "entrada absoluta" como uma energia total incidida;

2- o fato de r ser um parâmetro de controle semelhante aos dos modelos termodinâmicos;

3- O fato do Mapa Logístico possuir pressupostos de sistemas abertos dissipativos auto-regulatórios.

Não queremos cair numa “numerologia pitagórica”, podemos mesmo dizer que a relativa semelhança da proporção dissipada do nosso exemplo com os dados de evapotranspiração seja totalmente inválida. Ainda assim, vejamos o cenário que já temos somente aumentando nosso parâmetro de controle:

1- Temos o aumento do conteúdo informacional das trajetórias solidamente de acordo com a Teoria da Informação;
2- O total de entrada atinge valores mais baixos, no entanto também atinge os valores mais altos só alcançáveis em rs mais altos;
3- O total de saída aumenta, atingindo da mesma forma que entrada, por um lado cada vez valores mais baixos e mais altos
4- Dos itens 2 e 3 fazemos a ressalva da não significância estatística dos aumentos. Mas também consideramos que esta não importa, pois o sistema, de um jeito ou de outro começa a ter a “chance” de se ver diante de maiores entradas e saídas, cada vez maiores quanto maior for r;
5- A despeito da maior saída, o sistema se vê diante de possibilidades inéditas de ser mais eficiente (e menos também). Novamente ressaltamos que o que importa é que **passa a ser possível ser mais eficiente**;
6- Tudo isso começa a ocorrer com o início das bifurcações e se intensifica crescentemente ao longo da região caótica.

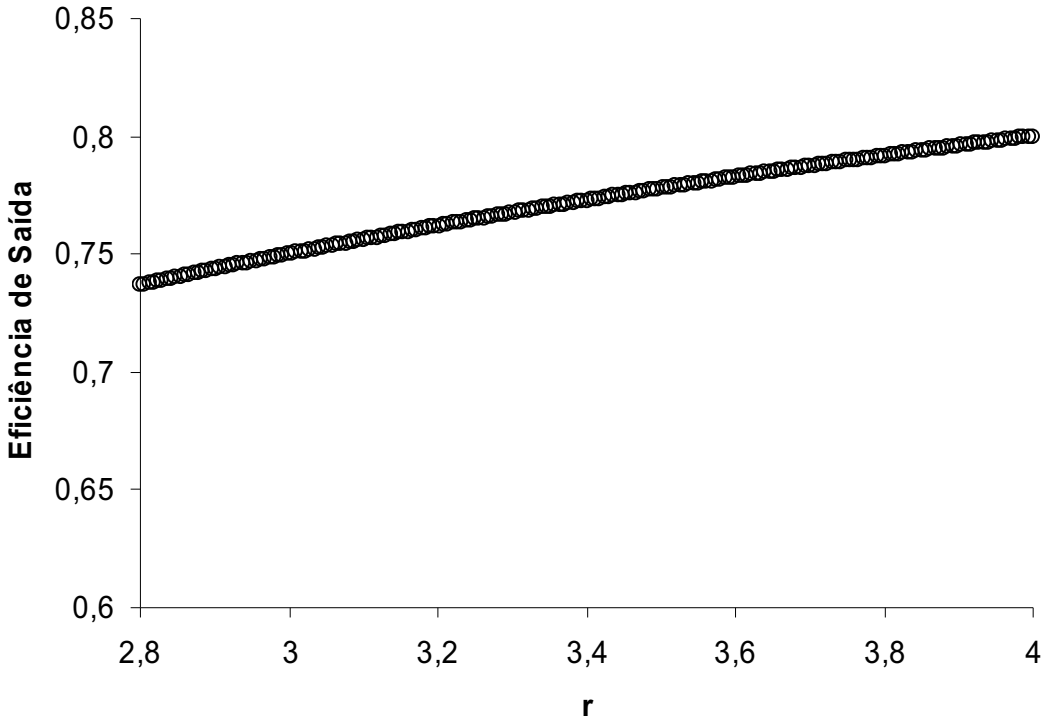


Figura 17- Eficiência de saída para r entre 2,8 e 4.

Vamos agora tentar fazer uma síntese disso tudo (quase tudo). Vamos colocar a eficiência de conversão em função da saída total (rR_t^2) e do nosso índice que mede a proporção do que sai em relação ao nosso total absoluto. Estamos pondo à prova a tese de Schneider & Kay (1994), que se baseiam na idéia de Lotka (1922) e Odum & Pinkerton (1955) que sugeriram que "os sistemas biológicos que sobrevivem são aqueles que produzem o maior poder de influxo e o usam para suas necessidades de sobrevivência". Schneider & Kay (1994) expandem essa tese para a de que "os sistemas biológicos se desenvolvem de maneira a **incrementar sua taxa de degradação**, seu **crescimento**

biológico e **desenvolvimento de ecossistemas**, e a **evolução representa o desenvolvimento de novos caminhos dissipativos**". Aqui gostaríamos de fazer uma ressalva, preferiríamos falar que a "sucessão ecológica se dá à luz de novos caminhos dissipativos". Talvez os autores tenham se referido à evolução no sentido de ecossistemas (o que seria, no mínimo inexato e talvez inapropriado). De qualquer forma não ficou claro, e consideramos arriscado falar da evolução das espécies nesse sentido. Muito embora se essa tese termodinâmica for consistente (e nós consideramos que sim), informações que levem a esse caminho seriam selecionadas. Mas aí há o problema de tratar de seleção de grupos... Bom, em suma, sugerimos recolocar o argumento à luz da sucessão ecológica.

Voltando. O que acontece quando colocamos a eficiência de conversão em função da saída total (rR_t^2) e do nosso índice que mede a proporção do que "sai" em relação ao nosso "total absoluto" (*total energy influow*)? Temos as figuras 18 e 19. Ambas apresentam padrão muito semelhante. As setas pretas, em ambos os casos, indicam o início das bifurcações e as vermelhas o início da região caótica. Para essas figuras também vale nossa discussão sobre a significância estatística. Temos, da esquerda para a direita, coincidentemente, o aumento do parâmetro de controle. Quanto maior este é, maiores são as barras de desvio padrão, não mostradas aqui para não poluir as imagens. Então vejamos, antes das bifurcações, as eficiências de conversão decrescem com o aumento da saída, ou da eficiência de saída. Entretanto, quando começam as bifurcações é aberta ao sistema a possibilidade de ser mais eficiente (e menos também), padrão que se mantém, grosso modo, até o início da região caótica. E então o mais interessante acontece: aparecem as eficiências mais altas que em todo cenário anterior! Percebamos que os valores são médios, e, em cada ponto, existe a informação de eficiências mais altas (até ~90%) e mais baixas, próximas de

zero. Notemos que o sistema passa a “poder” ser mais eficiente quando as saídas são maiores!

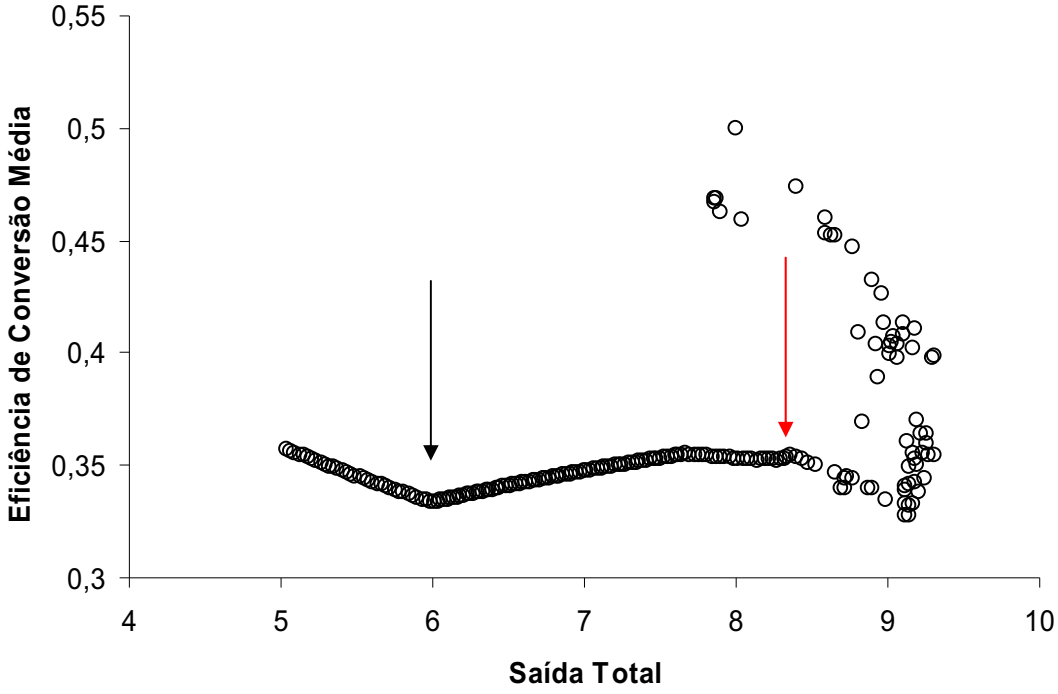


Figura 18- Eficiência de conversão média em função da saída total. A seta preta indica o início da entrada do sistema no regime de bifurcações. A vermelha o início da região caótica.

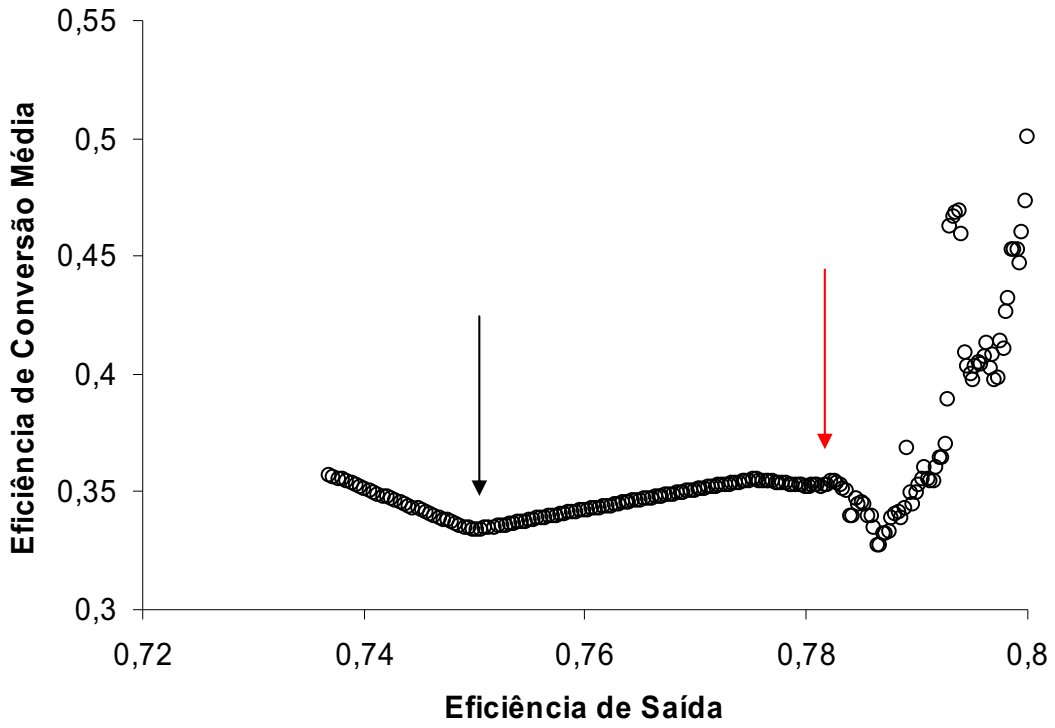


Figura 19- Eficiência de conversão média em função da eficiência de saída. A seta preta indica o início da entrada do sistema no regime de bifurcações. A vermelha o início da região caótica.

Podemos nos perguntar: não será essa uma coincidência? Um artefato? Não seria esse modelo simples demais? Então vamos analisar uma situação mais complexa: um modelo matemático discreto que descreve o comprtamento de 3 espécies: R, N e P. A espécie R é o produtor primário, que possui em seus argumentos um componente logístico, temos um consumidor primário (N), que se alimenta somente de R, e uma terceira espécie que se alimenta de R e N (onívora; P). O sistema de equações é descrito da seguinte forma:

$$R_{t+1} = r\,R\left(1 - \frac{R}{K}\right) - a_{RN}\,R\,N - a_{RP}\,R\,P$$

$$N_{t+1} = e_{RN}\;a_{RN}\;R\;N - a_{NP}\;N\;P - m_N\,N$$

$$P_{t+1} = e_{RP}\;a_{RP}\;R\;P + e_{NP}\;a_{NP}\;N\;P - m_P\,P$$

Os parâmetros são os seguintes (unidades entre parêntesis):

- aRN: taxa de procura e ataque de N em R (área . biomassa de N^{-1} . $tempo^{-1}$)
- aRP: taxa de procura e ataque de P em R (área . biomassa de P^{-1} . $tempo^{-1}$)
- aNP: taxa de procura e ataque de P em N (área . biomassa de P^{-1} . $tempo^{-1}$)
- eRN: taxa de conversão de R em N (número não-dimensional entre 0 e 1)
- eRP: taxa de conversão de R em P (número não-dimensional entre 0 e 1)
- eNP: taxa de conversão de N em P (número não-dimensional entre 0 e 1)
- K: capacidade de suporte de R (biomassa de R . área-1)
- mN: taxa de mortalidade de N (biomassa de N . tempo-1)
- mP: taxa de mortalidade de P (biomassa de P . tempo-1)

A figura 20 exibe o diagrama de bifurcação da espécie R em função do parâmetro de controle (semelhante ao usado anteriormente) e as configurações de parâmetro que usamos nas análises.

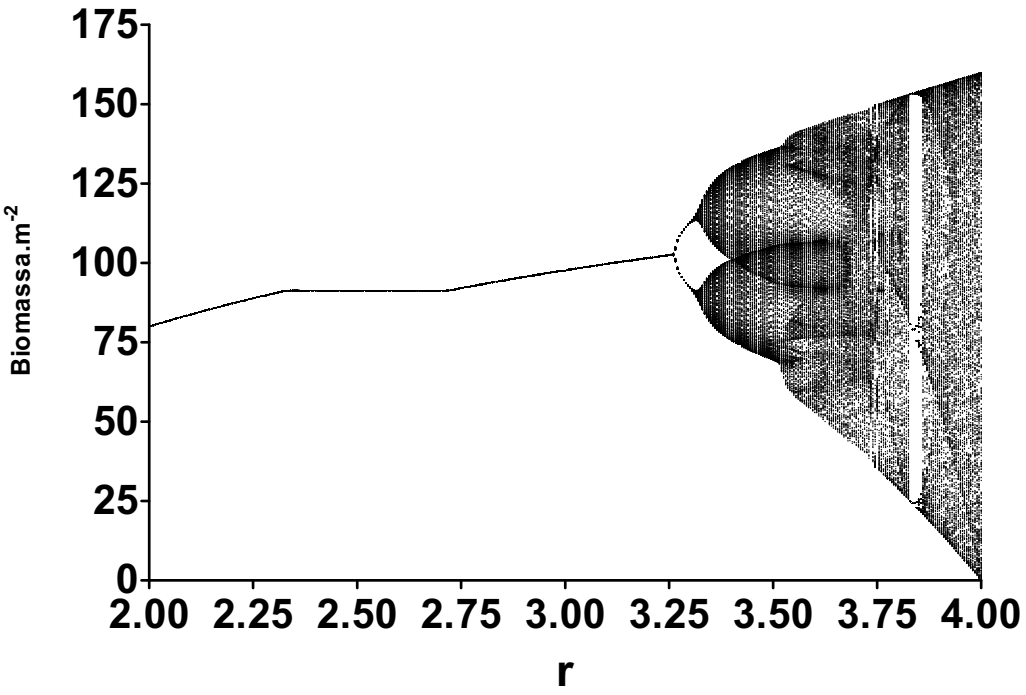


Figura 20. Diagrama de bifurcação de R (biomassa.m^{-2}) em função do parâmetro de controle r (4>r>2). Parâmetros: a_{RN}=0,1, a_{RP}=0,1, a_{NP}=0,14, m_N=0,15, m_P=0,05, e_{RN}=0,126, e_{RP}=0,1, e_{NP}=0,8, K=160.

Vamos fazer uma análise bastante simples. Sem mudar a configuração dos parâmetros, vamos calcular uma medida de eficiência de R semelhante à que abordamos para o mapa logístico, que chamaremos de eficiência de produção potencial (EPP). Para tanto precisamos fazer um ajuste para considerar o efeito dos consumidores. Essa medida equivale à solução realizada em uma dada geração dividida pela entrada rR_t.

$$EPP^{R}{}_{t} = \frac{\left(r R_{t-1} - \frac{r R_{t-1}{}^{2}}{K} - a_{RN} R_{t-1} N_{t-1} - a_{RP} R_{t-1} P_{t-1} \right)}{r R_{t-1}} = 1 - \frac{R}{K} - \left(\frac{a_{RN} N_{t-1} - a_{RP} P_{t-1}}{r} \right)$$

Agora calcularemos um segundo índice, bastante simples, que chamaremos “taxa de crescimento discreto” para as espécies consumidoras (TCD) para as espécies N e P. Esse índice é calculado dividindo-se o a solução de uma geração pela geração anterior. Para uma definição formal dessa operação, consultar Turchin (2001), o mesmo autor que propôs a idéia que mencionamos anteriormente sobre uma “lei do crescimento exponencial”. Assim sendo, teremos as EPPs de R e as TCDs de N e P ao longo de 10.000 gerações. Descartamos as 5000 primeiras e analisamos os resultados subseqüentes. Nosso interesse é no comportamento caótico, e por isso fizemos esses cálculos com r=3,66. De forma impressionante encontramos uma correlação linear quase perfeita entre as TCDs e as EPPs, como está exposto na figura 21. Notemos que só há crescimento positivo de N e P quando EPP de R<~40%!

Gostaríamos de ressaltar, que essa condição de linearidade quase perfeita se dá para um parâmetro de controle específico. Nós “procuramos” uma situação onde essa linearidade ocorresse para que pudéssemos fazer inferências mais seguras sobra a relação entra as eficiências. Quando TCD >1de N ou P, significa que há crescimento, como ressaltamos na área cinza dos gráficos. O fato de ocorrer crescimento positivo para os consumidores sob a condição de EPP de R<~40%, não nos permite generalizações. Ainda.

Sumarizemos esse padrão. Até certo ponto ele é óbvio: se EPP é uma razão da solução realizada de R e a entrada bruta, seria de se esperar que se, R produzisse muito em relação ao seu potencial, isso significaria que as espécies N e P produziram pouco, subtraíram pouco dessa solução potencial. Isto vale mecanísticamente, mas os valores que R atinge são por volta de 100 vezes superiores à N e P grosso modo. E nossos testes indicaram que Ne P modificam muito pouco os resultados de eficiência de R.

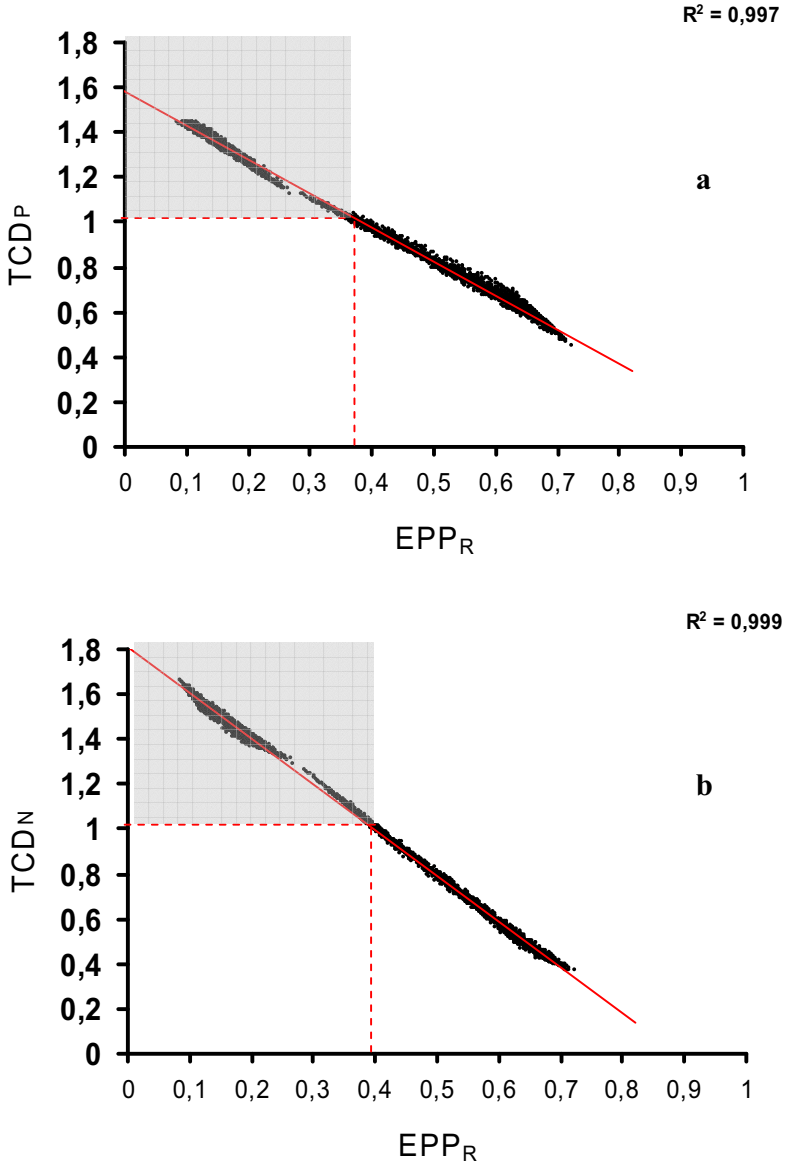


Figura 21- Em a: TCD_P em função de EPP_R. A reta vermelha modela os pontos com coeficiente de regressão >0,9. A equação da reta é: $TCD_P = -1,503\ EPP_R + 1,577$, quando $TCD_P = 1$, $EPP_R = 0,383$. Em b: TCD_N em função de EPP_R. A reta vermelha modela os pontos com coeficiente de regressão >0,9. A equação da reta é: $TCD_N = -2,034\ EPP_R + 1,809$, quando $TCD_N = 1$, $EPP_R = 0,397$. As áreas cinzas em a e b representam as regiões do espaço de fases onde há crescimento positivo de N e P. $p<0,0001$ para ambos os casos.

Mas de alguma forma, faz-se necessário que R tenha uma eficiência limitada para que N e P cresçam, mais precisamente a um valor próximo a 40% (aliás, as eficiências para o mapa logístico mostram valores médios muito próximos a 40%). Mas não nos atenhamos a valores, até porque os modelos, embora possuam propriedades ecológicas e termodinâmicas potencialmente em seus argumentos, são por demais artificiais para que cheguemos a uma eficiência definida. Será?

Vamos fazer mais um teste. Vamos pegar o sistema em sua região de expoentes de Lyapunov >0, caótica portanto, e vamos aumentando gradativamente a eficiência com que P assimila N (e_{NP}). Fizemos uma escolha arbitrária, pois, se o padrão for importante, ele vai aparecer. Vejamos então a figura 22. Cada ponto representa o somatório de 5000 gerações (as últimas das 10.000) de P, sob um dado valor de r (que permita caos, r> 3,56), sob um dado valor de e_{NP}. Fizemos uma simulação sob 250 valores diferentes de e_{NP}, 25 valores diferentes de r para cada um em 5000 gerações. No total, estamos sumarizando os resultados de 31.250.000 gerações. Na verdade simulamos o dobro, pois só consideramos os últimos 5.000 resultados de 10.000. Temos, então, 62.500.000 gerações envolvidas na nossa análise. E notem que estamos vendo a relação entre N e P, que possuem formulação matemática não-logística. Podemos observar que, mesmo que "forcemos" P a absorver mais de N, há uma saturação. O maior valor do somatório de P (equivalente à sua produtividade) se encontra por volta de aproximadamente 30-40%. Certamente que ao custo da diminuição da produção de N (figura 23). Podemos constatar que o modelo não é absolutamente realístico, pois permite soluções pra eficiência maiores do que 1, o que é ilógico. Mas ainda assim é uma boa representação, como todos os modelos razoáveis que possuam parâmetros razoáveis em seus argumentos.

Quando realizamos o mesmo teste fora da região caótica, ou seja, quando o parâmetro de controle é menor do que os que consideramos, ou não encontramos uma saturação clara, ou a mesma se dá sob valores de somatórios razoavelmente superiores. Isto indica que parâmetros de controle mais altos e, conseqüentemente o caos, permitem o sistema "dissipar" de forma mais eficiente. Reforçando a tese que propomos da dissipação de gradientes. E, por fim na figura 24, temos os somatórios de P sob parâmetros de controle maiores do que 3,8. Reparem que só há soluções na faixa de ~30-50%. Ressaltamos nossa aversão a assumir algum número mágico, mas esses resultados indicam uma espécie de "parede termodinâmica".

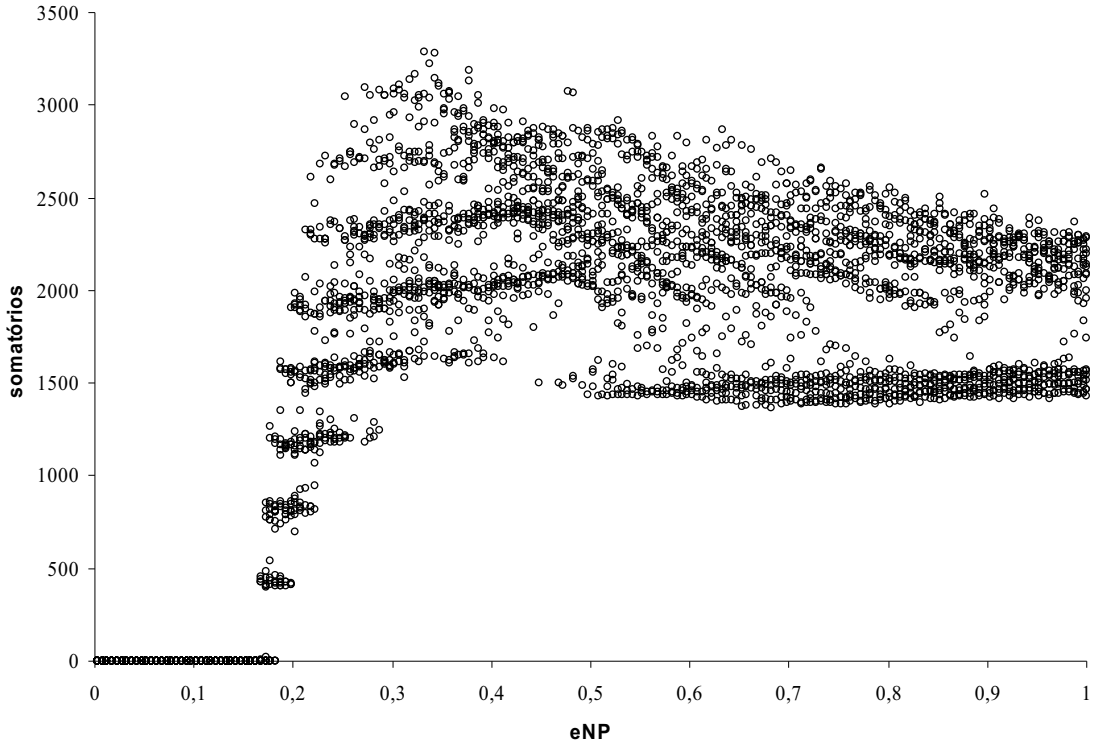


Figura 22- Somatórios de P em função de eNP.

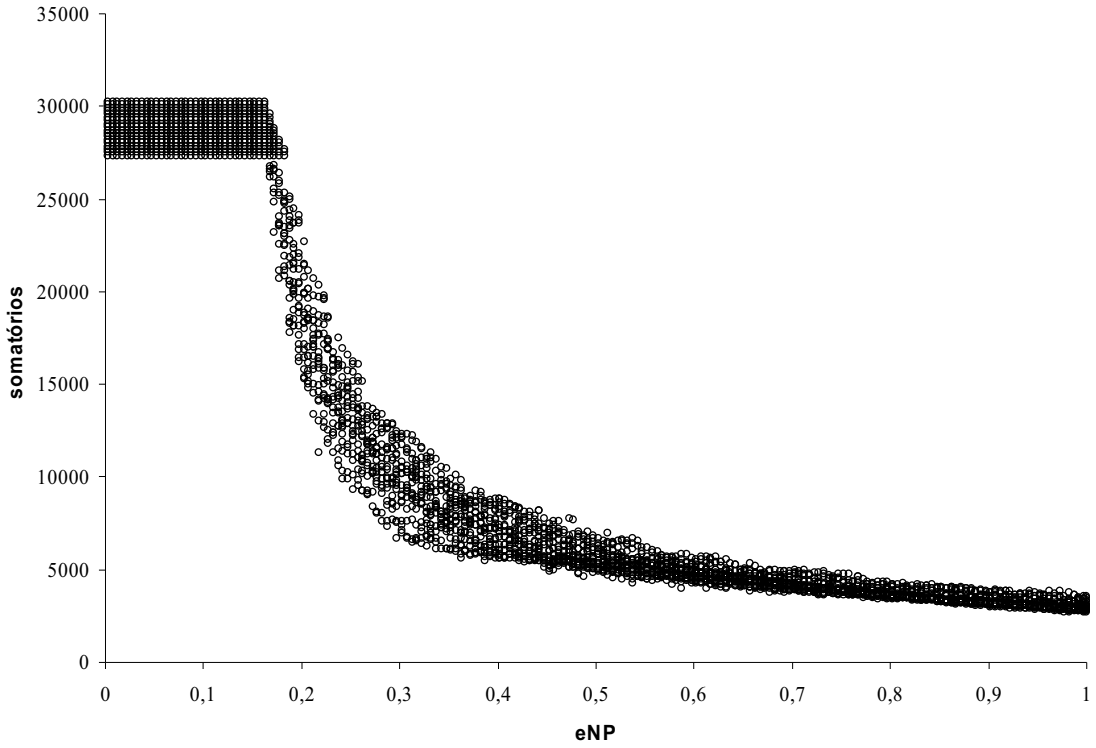


Figura 23- Somatórios de N em função de eNP.

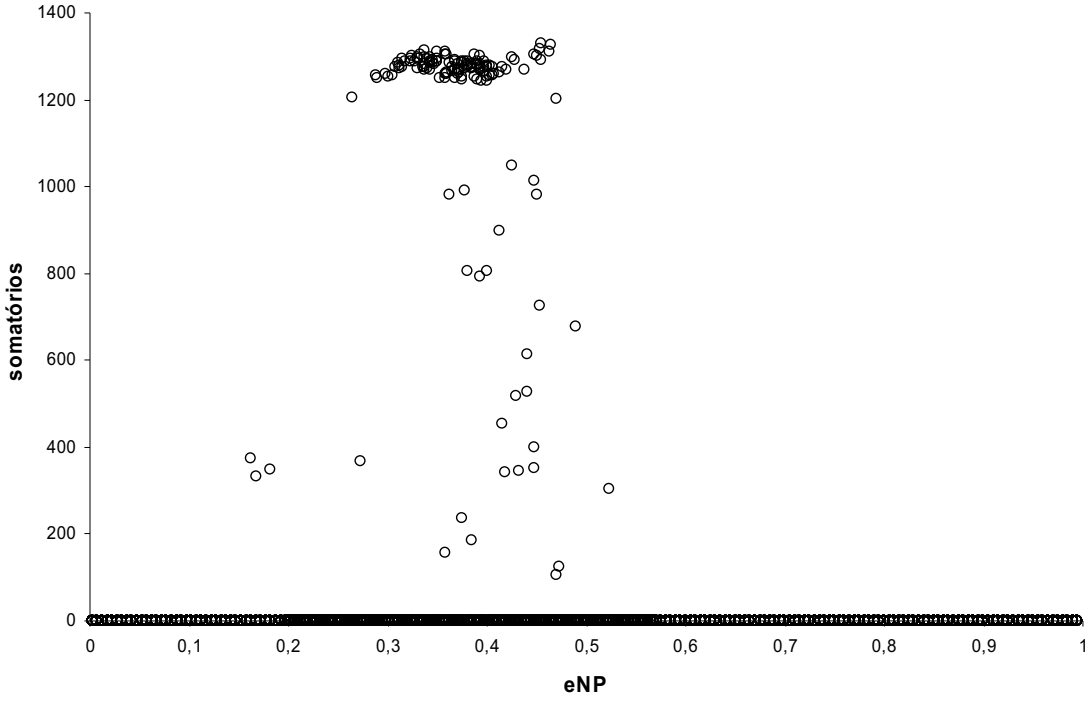


Figura 24- Somatórios de P para r>3,8. Notar que só há soluções em uma faixa muito restrita do gradiente de parâmetros.

Recapitulando nossas análises do Mapa Logístico: em situações onde o parâmetro r era mais elevado encontrávamos situações de maior eficiência potencial, e menores também. Façamos, agora a mesma pergunta para nosso modelo de três espécies: o aumento do parâmetro de controle (taxa intrínseca de crescimento de R, (r) culmina em maiores eficiências de algumas das espécies envolvidas? Peguemos a espécie P (onívora). Vamos computar as eficiências observadas ao longo de 5000 gerações para cada gradação de r (250 valores diferentes). Temos como resultado o diagrama da figura 25: de forma semelhante ao observado para o Mapa Logístico, eficiências máximas crescentes são constatadas com o aumento de r. Mas de forma diferente do observado no exemplo mais simples, os mínimos não se tornam sistematicamente menores como os máximos se tornam maiores. Em outras palavras; o "risco" do sistema torna-se reduzido, já que os incrementos de eficiência são notadamente mais intensos que as ineficiências que os acompanham.

Nossa simplória evidência teórica não nos permite generalizações sólidas acerca da relação entre a ocorrência de caos e a eficiência teórica proposta. Mas, de qualquer forma, ao somamos esse padrão aos observados quando abordamos o Mapa Logístico ganhamos mais robustez fenomenológica acerca da possibilidade de eficiências superiores em cenários de caos estabelecido. Voltaremos a tratar da relação entre eficiência e caos mais à frente quando analisaremos um sistema teórico mais complexo.

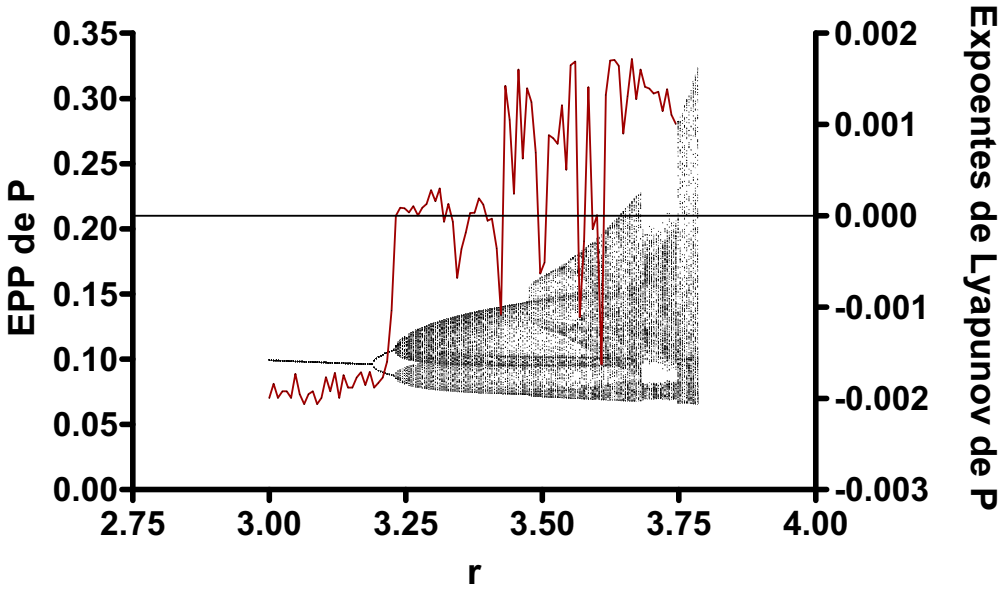


Figura 25- Eficiência de produção potencial de P (EPP de P) em função de gradiente do parâmetro r (taxa intrínseca de crescimento da espécie R). Ressalta-se a ocorrência de valores mais elevados só ocorrentes em valores mais altos do parâmetro r (potencialmente gerador de dinâmicas caóticas). Os demais parâmetros são mantidos constantes, como na figura 20. Alinha vermelha representa os expoentes de Lyapunov calculados para cada dinâmica considerada sob os diferentes valores de r. O regime de maiores eficiências coincide com a região onde há a ocorrência de expoentes de Lyapunov positivos (caos).

Como observamos nas figuras 22 e 23, o aumento gradativo da eficiência de assimilação de P (onívoro) sobre o consumidor primário N (eNP) passa a não surtir efeito sobre a produção de P (somatórios) a partir de um valor de aproximadamente 0,4 para este parâmetro. E mesmo que aumentemos o parâmetro até 1, isto não incorre na extinção de N. Isto sugere que a ligação P-N possui pouca influência sobre a persistência do sistema como um todo. Agora façamos o mesmo procedimento de aumento gradual, só que da ligação que confere a P o papel de onívoro (eRP), ou seja, a eficiência de conversão de R em P. A

figura 26 mostra que quando essa ligação atinge um valor de aproximadamente 0,11 ocorre a extinção da espécie N. Este fato se deve ao aumento da habilidade competitiva de P em relação a N, possuindo a última eficiência de conversão a partir de R de 0,126 (eRN=0,126). Esse resultado sugere que ligações onívoras podem ser desastrosas a partir de certo limite, e adiciona mais uma incerteza sobre o papel da onivoria como estabilizadora de sistemas tróficos. Logicamente não podemos fazer muitas generalizações a partir de um modelo tão simples quando comparado à realidade ecológica, mas reparemos o seguinte padrão: após a extinção de N, o sistema restante (R e P) apresenta regime de período 1 estável no sentido de Lyapunov. O sistema perdeu uma das espécies, mas não entra em colapso e ainda entra em regime de etabilidade que finda com eRP=0,18, quando há nova entrada em regime caótico e colapso em eRP=0,22. Em outras palavras: há a produção de um colapso local (da espécie N) com 0,22>eRP>0,11, o que não implica em colapso global. Fatos semelhantes são corroborados por diversos estudos e parecem fazer muito sentido quando pensamos em sistemas tropicais muito diversos: instabilidades locais como preço de alta estabilidade global.

A fonômeno da onivoria, que já foi tido como raro na natureza (!) (Vandermeer, 2006), é hoje em dia documentado como um fenômeno comum em uma grande variedade de ecossistemas (Strong, 1992; Polis & Strong, 1996; Winemiller, 1990; Hall & Rafaelli, 1991). Uma série de estudos experimentais (Spiller & Schoener, 1994; Holyoak and Sachdev, 1998; Arim & Marquet, 2004; Perfecto et al., 2004) assim como observações casuais (Vandermeer, 2006) têm demonstrado que este aspecto das interações tóficas é de grande importância na natureza e, eventualmete, pode possuir efeito “estabilizador” (Fagan, 1997). A idéia da onivoria como estabilizadora de cadeias tróficas contradiz uma série de

estudos teóricos pretéritos que previam efeito o desestabilizador da onivoria (Pimm and Lawton, 1978; Pimm, 1982; Pimm et al., 1993; Emmerson & Yearsley, 2004). O panorama atual é que a onivoria pode ou não possuir efeito estabilizador dependendo de uma série de condicionais (Vandermeer, 2006), inclusive de que tipo de estabilidade se está falando. Esse cenário corrobora nossos resultados com o modelo de 3 espécies, onde podemos ver diferentes situações (extinções locais, caos, estabilidade no sentido de variância e Lyapunov e colapsos sistêmicos) dependendo apenas da intensidade da eficiência do onívoro. Conjeturados que o conceito de onivoria é aberto demais para que se possa ter um diagnóstico sumário de seu papel sem cair em infindáveis condicionais. Para termos idéia da complexidade de toda sorte que acompanha as dinâmicas tróficas temos o intrigante comportamento mostrado na figura 27: em um cenário onde retiramos P e aumentamos o parâmetro r temos comportamentos cada vez mais estáveis.

A figura 28 exibe o comportamento dos expoentes de Lyapunov e das covariâncias ao longo de um gradiente de r. A tese convencional das compensações aparece de forma intrigante e conseguimos mostrar que a ocorrência de caos coincide de forma marcante com as compensações. Mas o modelo de 3 espécies é um modelo puramente determinístico. Será que as compensações são claras quando inserimos estocasticidade, ou aleatoriedade? Veremos isso mais à frente.

Outro recado de nossos mundos teóricos é o intrigante resultado exposto da figura 29: uma trajetória pode ou não ser caótica dependendo do referencial que o pesquisador tem no tempo (ver figura 29 para maiores detalhes).

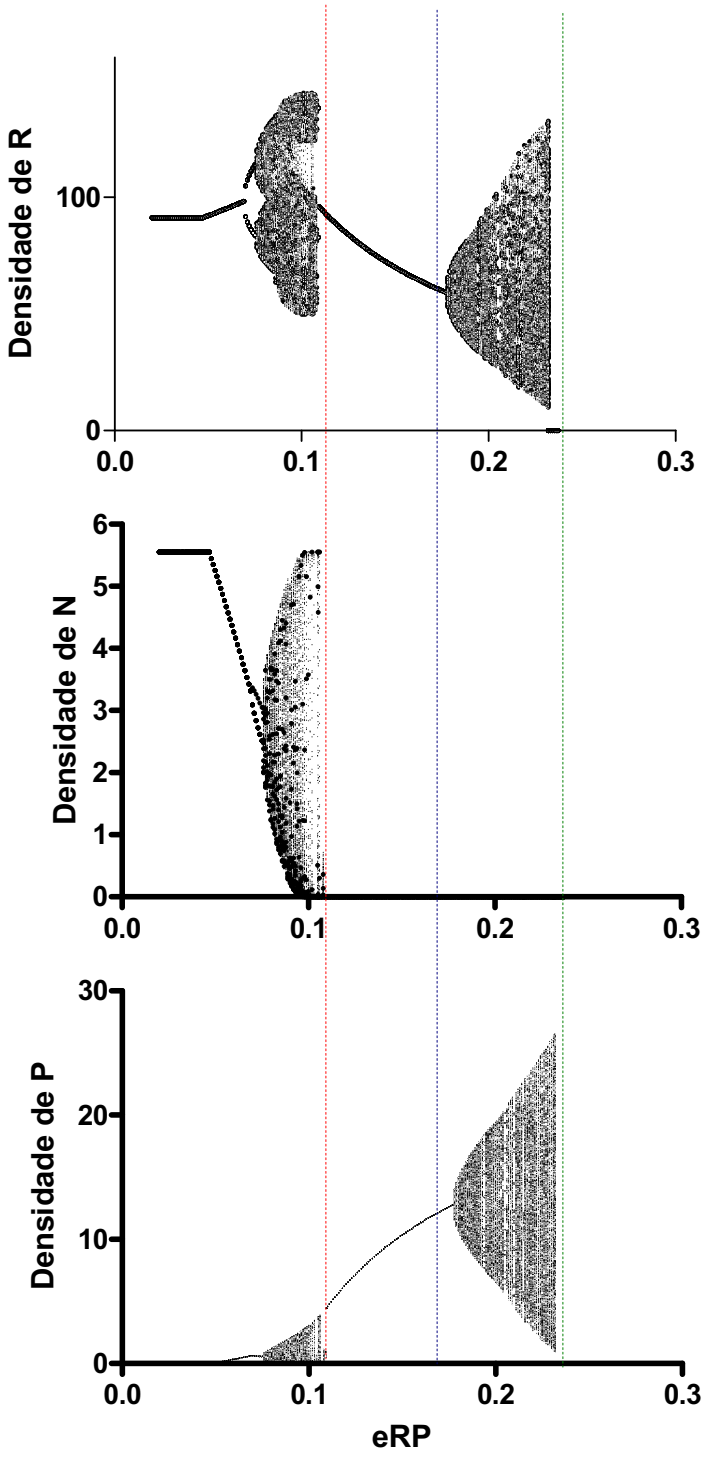


Figura 26- Diagramas de bifurcação das espécies R, N e P em função de gradiente da eficiência de assimilação de P sobre R (eRP). Os demais parâmetros são mantidos como na figura 20, com r=3,66. A linha vermelha indica a extinção de N quando eRP~1,1. A continuação do aumento gradual de eRP resulta em uma segunda fase estável no sentido de variância e Lyapunov, com valores gradativamente maiores de P em período 1 (1 solução assintótica; entre as linhas vermelha e azul). Em eRP ~0,18 há um novo regime caótico sem formação de bifurcações claras com colapso do sistema em eRP~0,22 (linha verde).

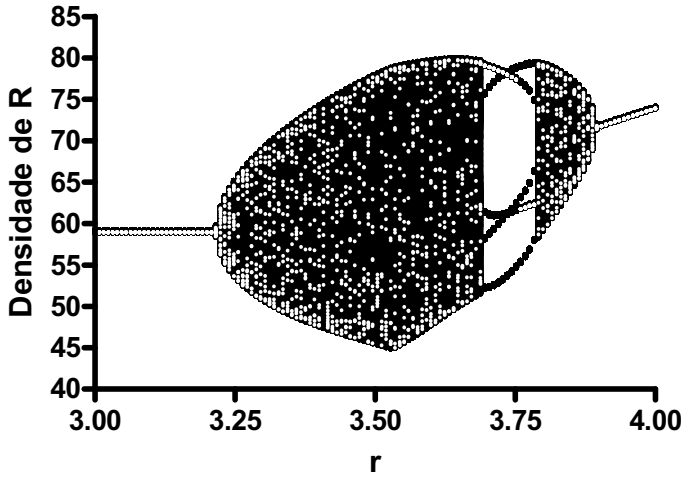


Figura 27- Diagrama de bifurcação da espécie R do sistema de 3 espécies com todos os parâmetros da espécie P iguais a zero. Essa operação extingue a espécie P e reduz o sistema a uma interação predador-presa (N como predador e R como presa). De forma surpreendente, por mais que aumentemos o parâmetro r, o que normalmente induz ao comportamento caótico, as dinâmicas tendem a apresentar dinâmicas cada vez menos complexas até atingir período 1 em r>~3,8.

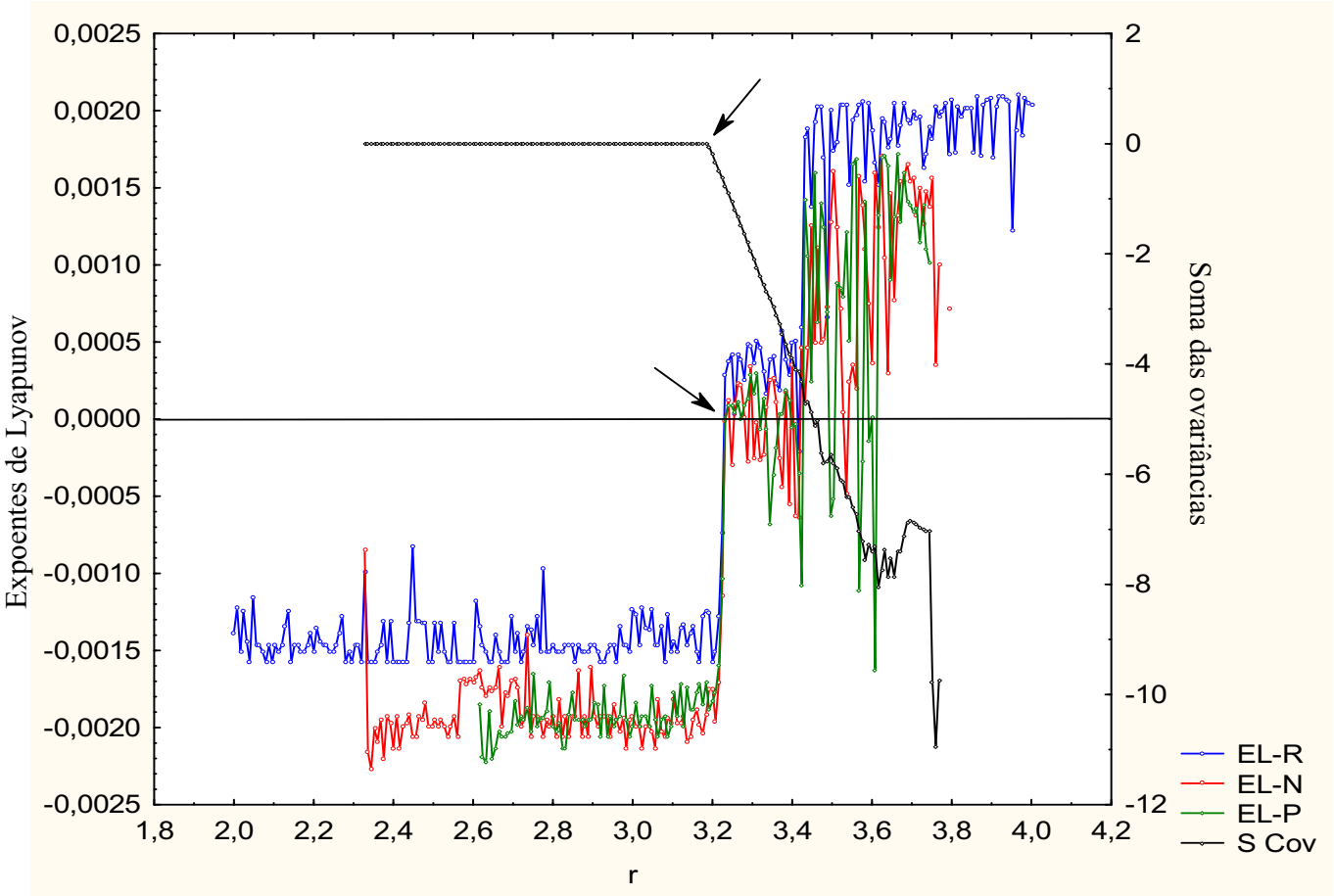


Figura 28- Expoentes de Lyapunov e soma das covariâncias para o modelo de 3 espécies ao longo de um gradiente de r (taxa intrínseca de crescimento da espécie R). A linha cheia preta indica a soma das covariâncias obtidas a partir dos pareamentos R-N, R-P e N-P calculadas a partir de dinâmicas de 5000 gerações das três espécies. Os expoentes de Lyapunov (EL) foram calculados para 250 diferentes valores de r para as três espécies e são representados pelas linhas coloridas. Em azul para a espécie R (EL-R), em vermelho para espécie N (EL-N)e em verde para a espécie P (EL-P). Notar que os valores dos EL se iniciam e terminam em diferentes passos do gradiente de r, isso porque N e P apresentam extinção estatística (valores excessivamente baixos como 1E-200 ou zero) em rs muito baixos e muito altos. Notar também que as somas das covariâncias só possuem valores quando pelo menos duas das espécies coexistem. As setas pretas indicam que a entrada no regime caótico (EL>0) coincide exatamente com o início de valores negativos das somas das covariâncias.

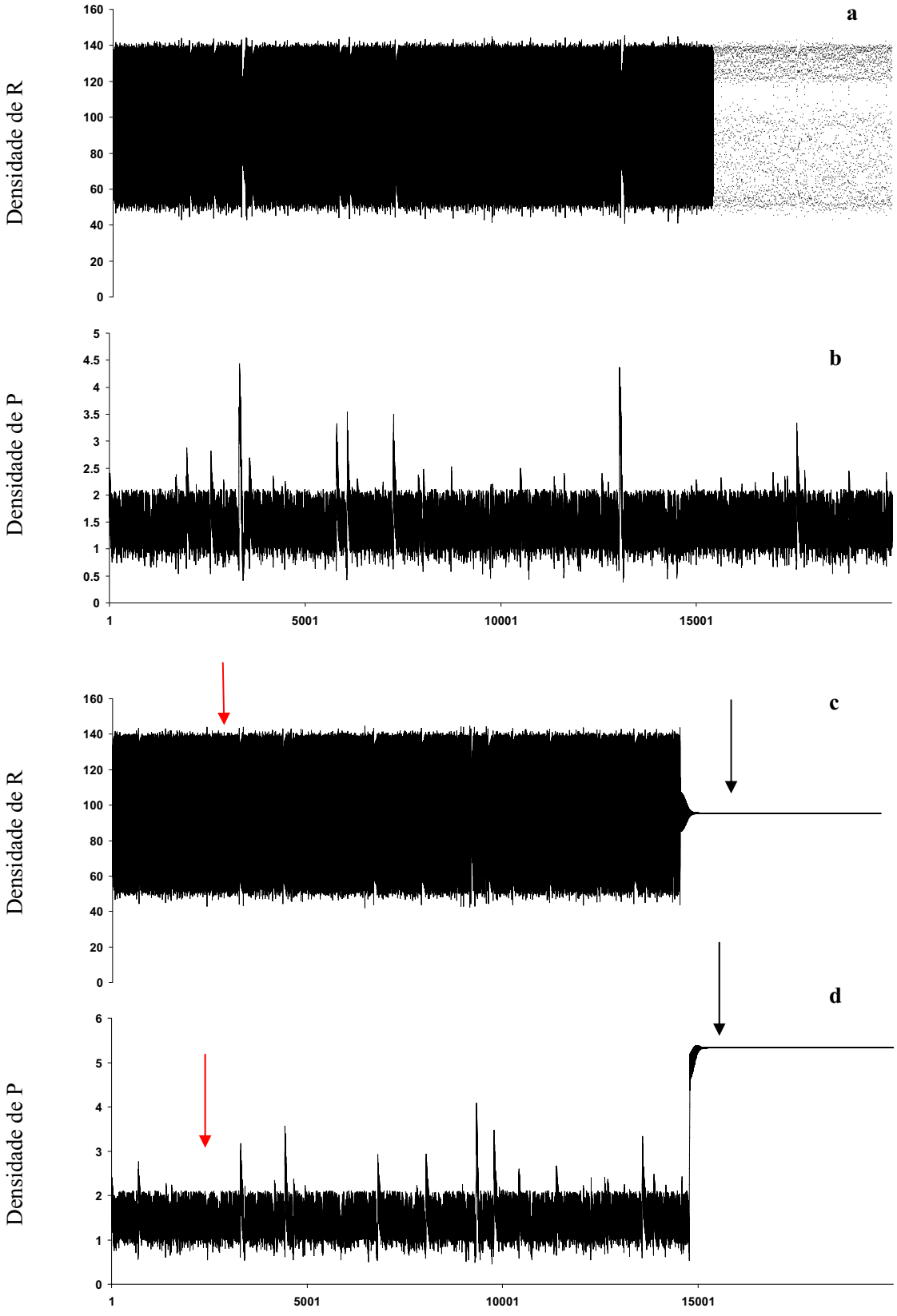

a
Densidade de R
160
140
120
100
80
60
40
20
0
b
Densidade de P
5
4.5
4
3.5
3
2.5
2
1.5
1
0.5
0
1
5001
10001
15001
c
Densidade de R
d
Densidade de P
6

Figura 29 (página anterior)**-** Dinâmicas populacionais de 15.000 gerações das espécies R e N com parâmetro eRP=0,11 (ligação referente ao processo de onivoria; eficiência com que P gera biomassa a partir de R) e r=3,8 (taxa intrínseca de crescimento do produtor primário R). Esse sutil aumento na eficiência de P leva a espécie N (consumidor primário) à extinção. Em a e b observamos dinâmicas erráticas com expoentes de Lyapunov positivos para R e P. Em c e d acrescenta-se 10^{-7} aos tamanhos populacionais iniciais, e obedecendo à propriedade de hipersensibilidade à condições iniciais características de expoentes de Lyapunov positivos, temos uma modificação drástica nas dinâmicas quando comparadas aos casos anteriores. Aproximadamente na geração 15.000 ambas as espécies entram em regime estável de período 1 (apenas 1 solução). As setas pretas indicam os passos de tempo onde produzimos pequenos distúrbios, que não produziram efeitos posteriores, ou seja, a partir da geração 15.000 temos estabilidade no senso de Lyapunov. Entretanto, se provocarmos os mesmos distúrbios nas regiões indicadas pelas setas vermelhas ou nas gerações iniciais, podemos ter desde o adiamento do regime estável para gerações mais subseqüentes (como ~17.000 por exemplo) até o colapso de ambas as espécies (c e d). Dessa forma, temos duas conclusões importantes a partir desse exemplo: **1)** a presença ou não de caos pode depender da posição, ou referencial, de um observador no tempo: antes da geração 15.000 há caos, após a geração 15.000 aproximadamente há estabilidade no sentido de Lyapunov (e no sentido de variância/ coeficiente de variação também). Assim sendo, nossa história é e não caótica ao mesmo tempo (!). **2)** As ligações onívoras mais fracas favorecem a integridade do sistema, e quando de um pequeno aumento podemos ter extinções ou colapsos do sistema como um todo.

Caminhemos mais um pouco nos nossos "mundos teóricos". Vamos agora considerar um modelo extremamente complexo e insondável do ponto de vista analítico: um sistema de 7 espécies se inter-relacionando emaranhadamente entre si. Em verdade não é nossa intenção produzir uma realidade aderente com o mundo real, no sentido de uma comunidade biológica. Trata-se pois, de um experimento matemático, um "balanceador numérico" ou um "balanceador de massas" (ver métodos para maiores detalhes). Esta abordagem pode suscitar críticas quanto ao seu não realismo e às interações diversas introduzidas sem justificativas concretas. Na realidade nossa intenção é produzir um emaranhado de relações, assim como o é na natureza. E se nosso sistema parece um pouco estranho, lembramos que tentativa de obtenção de dados no mundo real pode ser considerada também uma ousadia freqüentemente pouco frutífera dependendo do que se está medindo ou analisando. Em suma, vamos tentar extrair desse pequeno mundo ultra-complexo, padrões acerca da presença de caos e da força com que as espécies interagem. As taxas intrínsecas de crescimento e os valores dos parâmetros de interação são obtidos de forma aleatória (ver figuras para maiores detalhes). Temos, então, um operador de ruído branco. A figura 30 exibe um exemplo dinâmica de uma das espécies nos regimes caótico e não caótico.

Na figura 31 temos medidas de expoentes de Lyapunov das 7 espécies (ou entidades matemáticas para os mais céticos). Para que mantenhamos a leveza e fluidez do texto, optamos por utilizar rodapés densos que resultam em figuras totalmente auto-explicativas, ficando os detalhes mais sutis a cargo de nosso texto. Voltando à figura 31, temos um interessante resultado que corrobora idéias de Ruelle (1991), Rogers, (1981) e VanBuskirk. & Jeffries (1985): a interação de dinâmicas que oscilam muito provavelmente produzirá caos. Ou, de acordo com Ruelle (1991), a interação de muitos "modos" oscilantes

produzem comportamento caótico. E de fato foi esse o resultado que encontramos: o controle (um "modo" desacoplado) tende a possuir distribuição de expoentes de Lyapunov com medianas significativamente inferiores aos modos acoplados (as 7 espécies). No entanto, temos na figura 28 um padrão inverso: se desacoplássemos a espécie R de seu consumidor N, teríamos o clássico diagrama de bifurcação da figura 12, com dinâmicas crescentemente mais complexas ao longo do aumento do parâmetro de controle r (taxa intrínseca de crescimento). Por que ocorre essa contradição? No modelo de 7 espécies em situação caótica, a cada geração a taxa de crescimento possui valores determinados independentemente do passado ou das outras espécies e mais: todas possuem argumentos logísticos em seus enunciados matemáticos.

De fato modelos comumente utilizados por Kevin McCann e Allan Hastings freqüentemente consideram como taxa de crescimento um valor proporcional à fonte de alimento de uma dada espécie, e não raro esses modelos produzem situações de grande estabilidade. Em geral são abordados modelos muito simples como um consumidor se alimentando de duas espécies de presas competindo entre si (Vance,1978; Gilpin, 1979; Takeuchi & Adachi, 1983), dois consumidores explorando separadamente duas presas que competem entre si (Alekseev & Kornilovsky, 1985; VanderMeer, 1993) ou predadores no topo de cadeias tróficas simples lineares (Kuznetsov & Rinaldi, 1996; DeFeo, O. & S. Rinaldi, 1998; Hastings & Powell, 1991). Muito embora essas relações possam produzir resultados complexos, estes só são observados em uma faixa restrita de um gradiente de parâmetros. Mesmo que esses modelos simples (assim como o nosso modelo de 3 espécies) sejam bem embasados do ponto de vista biológico no que diz respeito aos parâmetros, são "mundos" por demais simplificados. Nosso emaranhado de 7 espécies perde na precisão quantitativa, mas tem grande vantagem do ponto de vista qualitativo: a natureza é, auto-

evidentemente, um emaranhado, um "tangled bank" (fazendo uma nostálgica referência a Darwin e Forbes).

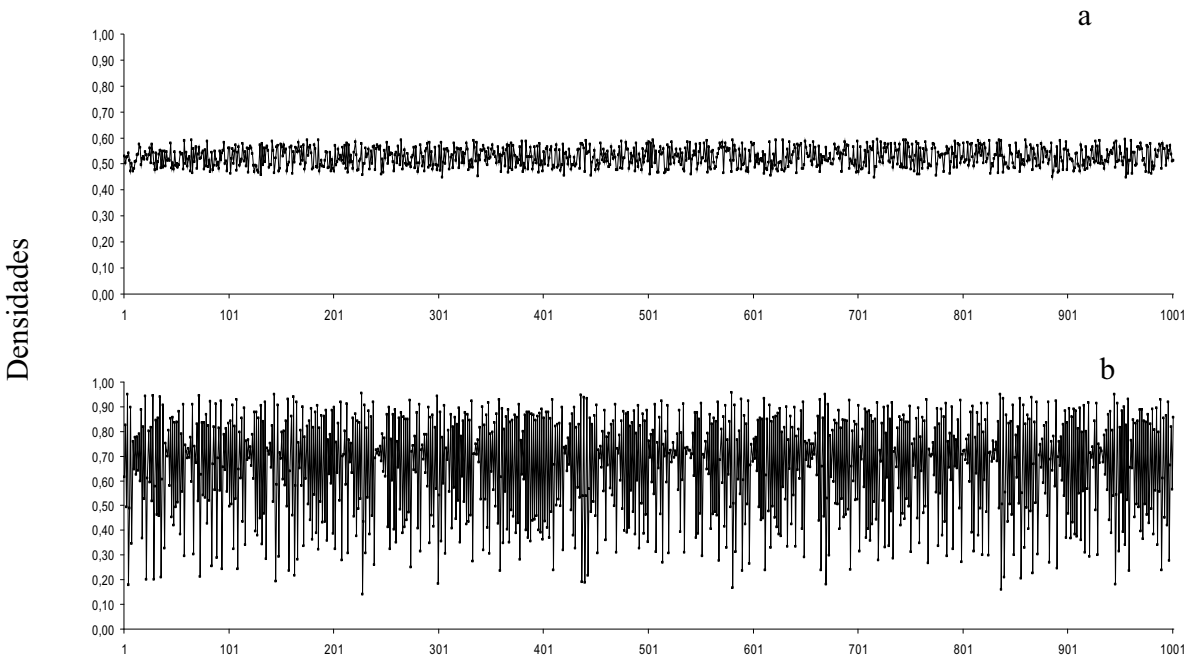


Figura 30- Exemplo de 2 dinâmicas do modelo de 7 espécies sob diferentes configurações de taxas de crescimento. Em a: espécie 1 com sistema sob interações fortes (parâmetros de interação entre 0,01 e 0,1) e taxas de crescimento entre 2 e 2,5 (ausência de comportamento caótico). Em b: a espécie 1 com o sistema sob interações fortes (parâmetros de interação entre 0,01 e 0,1) e taxas de crescimento entre 3 e 3,3, que lhe confere comportamento caótico, assim como para as outras espécies do sistema.

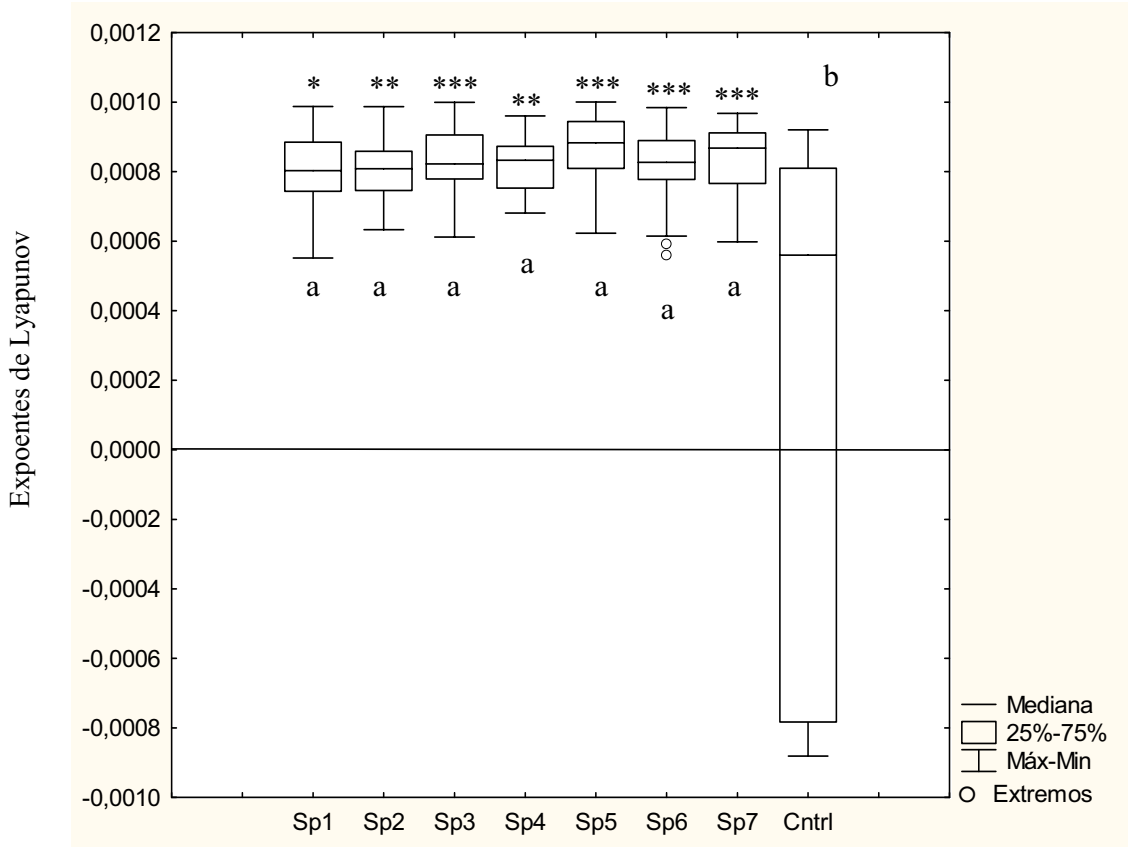


Figura 31- Expoentes de Lyapunov calculados a partir de 20.000 gerações do modelo de 7 espécies mais controle. São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas), máximos e mínimos (barras) e pontos extremos fora das distribuições (círculos). Testes preliminares mostraram não haver diferenças significativas dos expoentes de Lyapunov para os tratamentos de interações fortes e fracas. A distribuições exibidas nesta figura sumarizam os expoentes de Lyapunov calculados a partir de 20 diferentes valores de acréscimos à geração inicial. Para o cálculo dos expoentes coletamos os resultados dos tamanhos populacionais na geração 20.000. Após isso adiciona-se à primeira geração um valor da ordem de 10^{-8} (delta) e coleta-se novamente as soluções da geração 20.000. Para maiores detalhes ver metodologia. Foram usados 20 valores diferentes de delta sob situações de interações fortes e fracas (20 x 2, n=40 para todas as espécies e controle). O controle possui todas as propriedades das 7 espécies com exceção dos parâmetros de ligação. As medianas apresentaram variação significativa: Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que todas as espécies apresentaram medianas significativamente superiores ao controle, não exibindo, entretanto, diferenças significativas entre si. O número de asterísticos indica a intensidade de diferença do controle: * $p<0,05$, ** $p<0,01$, ***$p<0,001$. Esses resultados indicam que o acoplamento induz a situações de maior hiper-sensibilidade a condições iniciais. O controle representa uma situação de não-acoplamento, e, muito embora sua mediana seja positiva, sua distribuição de expoentes de Lyapunov apresentou valores negativos, o que não não ocorreu nas situações de acoplamento (as espécies consideradas formando uma pequena comunidade de dinâmicas acopladas).

Outro padrão interessante do nosso experimento matemático é encontrado nas figuras 32 e 33. Uma síntese da mensagem dessas duas figuras nos remete a um paradoxo bastante palpável no mundo real: como pode-se ser muito produtivo sendo pouco eficiente? del Giorgio & Cole (1998) fazem uma cuidadosa revisão sobre a eficiência do crescimento bacteriano *in situ* e em experimentos controlados onde bactérias são expostas a diferentes substratos. Um dos pontos centrais desse artigo é o papel da respiração bacteriana no ciclo do carbono de ecossistemas aquáticos. Segundo os autores, muito foi feito acerca do papel da produtividade bacteriana, mas pouco se sabe acerca da respiração. Os autores mostram, compilando dados de dezenas de artigos científicos, que a produção bacteriana se relaciona positivamente com a eficiência de crescimento bacteriano. Ao mesmo tempo, a produção bacteriana se relaciona positivamente com a respiração bacteriana. Com muito cuidado dizemos com ares de retórica: se a produção bacteriana se relaciona positivamente com a eficiência de crescimento bacteriano e ao mesmo tempo a produção bacteriana se relaciona positivamente com a respiração bacteriana, a eficiência de crescimento bacteriano possuiria alguma relação positiva com a eficiência?

Deixemos esse ponto para futuras reflexões e voltemos ao nosso experimento matemático. A situação caótica produz um contra-senso: as populações sob regime caótico são menos eficientes (eficiência potencial teórica, ver métodos) mas são mais produtivas (os somatórios são análogos, mesmo que grosseiramente a uma produção líquida). Por outro lado, em situações de ausência de caos temos maiores eficiências e menores produtividades (figuras 32 e 33). Este é um resultado bastante interessante. O regime caótico nesse sistema é obtido através de altas taxas de crescimento, o que equivale a maiores entradas de energia/matéria. Invertamos o argumento: quando provocamos entradas grandes de energia/matéria o sistema passa a exibir comportamento caótico.

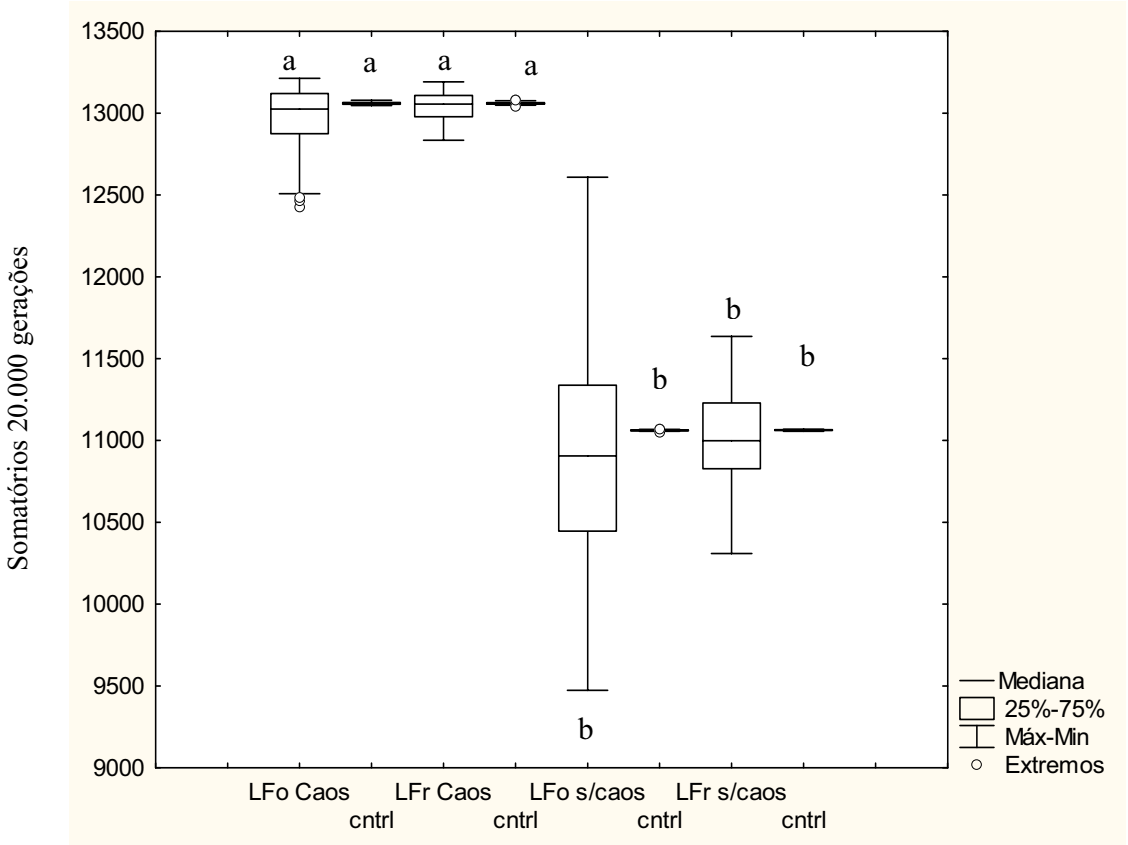


Figura 32- Sumário dos somatórios de 20.000 gerações do modelo de 7 espécies mais controles (cada tratamento tem seu controle à sua direita). São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas), máximos e mínimos (barras) e pontos extremos fora das distribuições (círculos). Em cada tratamento, ou configuração, foram considerados os somatórios totais de 25 sets de parâmetros de interação para as 7 espécies mais controle. Assim sendo, cada configuração (LFo caos, por exmplo) representa a distribuição de 25 x 7 valores (n=175). Os controles possuem todas as propriedades das 7 espécies de um tratamento, não possuindo, entretanto, parâmetros de ligação e apresentando 1 resultado a cada set (n=25). A caracterização de comportamento caótico (caos) foi confirmada pela mensuração de expoentes de Lyapunov, que se apresentaram maiores do que zero (ver métodos) e foi embutida através de taxas de crescimento aleatórias a cada geração, com valores no intervalo entre 3,3 e 3,8. Por outro lado, o comportamento não caótico (s/caos) foi obtido com taxas de crescimento variando aleatoriamente a cada geração entre 2 e 2,5, tendo sido a ausência de caos confirmada por expoentes de Lyapunov invariavelmente menores do que zero. As ligações fortes (LFo) são caracterizadas por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,01 e 0,1, enquanto as ligações fracas (LFr) por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,001 e 0,05. Foram simulados 4 tipos distintos de situações, ou tratamentos: **1)** ligações fortes em situação caótica: LFo caos; **2)** ligações fracas em situação caótica: LFr caos; **3)** ligações fortes sem ocorrência de caos (LFo s/caos); **4)** ligações fracas sem ocorrência de caos (LFr s/caos). As medianas apresentaram variação significativa Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que os controles de cada tratamento não foram significativamente diferentes, assim como a intensidade das interações não apresentaram efeito significativo dentro de um mesmo regime de Lyapunov, sendo possível distinguir os grupos a e b como diferentes entre si ($p<0,0001$ para todos os pareamentos). **Em suma, a presença de caos mostrou-se relevante como intensificador da produtividade de longo prazo.**

Conjeturamos que o caos aqui nesse caso aparece como um mecanismo de "acomodação" que evita o colapso sem acharmos que isso seja apenas uma especulação inválida. As grandes flutuações são resultado de uma acomodação do sistema, que apesar de menos eficiente, é mais produtivo. Temos aqui outra interface com o mundo real: muitos sistemas ecológicos são extremamente produtivos a despeito de possuírem altas taxas de respiração, e em alguns casos a respiração pode exceder a produtividade primária (Del Giorgio *et al.* 1997). Em outras palavras: grandes "saídas" não impedem um sistema ecológico natural ou teórico de ser produtivo e até mesmo ser eficiente (como vimos no exemplo do Mapa Logístico).

É nossa intenção testar a hipótese de que, o caos determinístico e as covariâncias negativas são mecanismos compensatórios co-ocorrentes e, de alguma forma correlacionados em sistemas teóricos e naturais. Na figura 34 temos a síntese de uma cuidadosa análise acerca das covariâncias negativas (ou compensações) em nosso experimento matemático. Observamos um padrão muito interessante: dentro de um regime caótico, ligações mais fracas tendem a apresentar distribuições de covariâncias significativamente menores e mais negativas que em situações de ligações mais fortes entre as espécies. As dinâmicas não caóticas apresentaram medianas significativamente mais baixas em alguns casos, mas raramente apresentaram valores negativos. Os estudos experimentais de David Tilman (ver Tilman, 1999; Tilman, 1988) apontam para as covariâncias negativas como um importante mecanismo de coexistência entre espécies de plantas sob competição. Uma pergunta central na ecologia seria: os tamanhos populacionais são regidos primariamente pela mudança de abundância de competidores co-ocorrentes (dinâmicas compensatórias) ou são os fatores abióticos mais importantes?

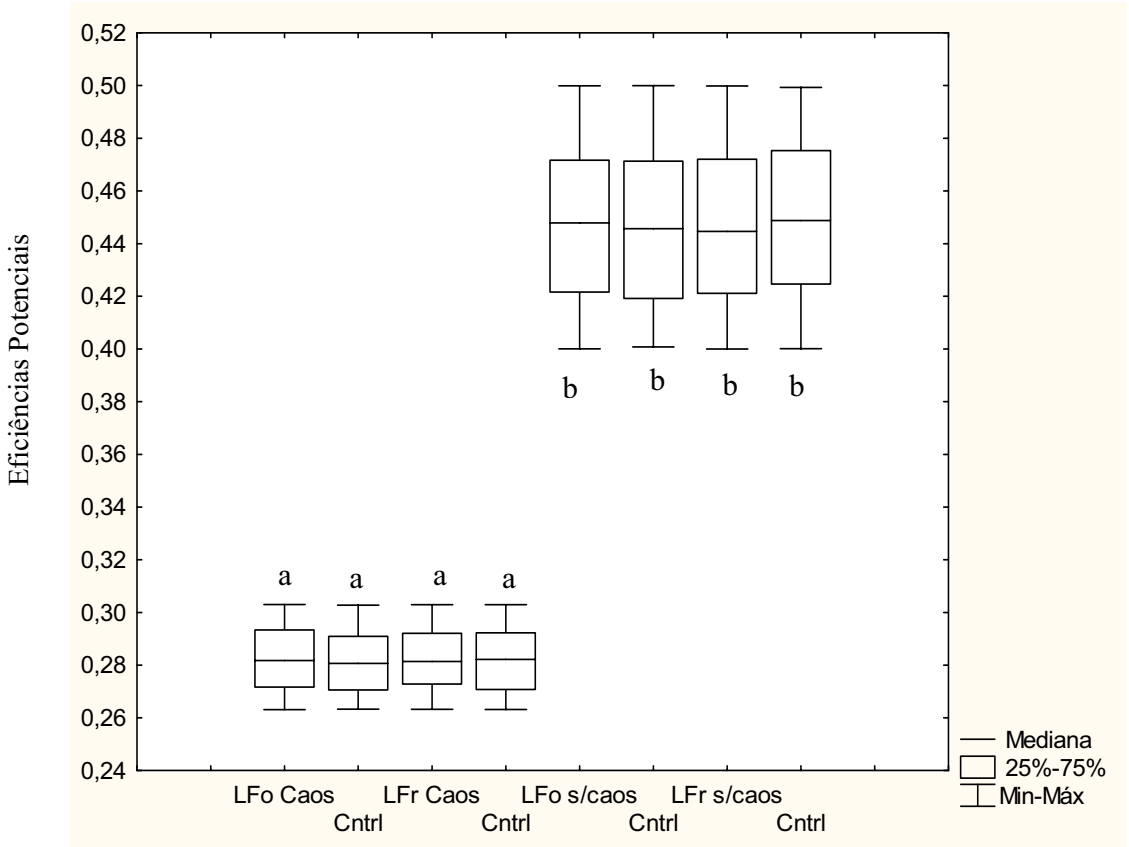


Figura 33- Sumário das eficiências potenciais de 150 gerações do modelo de 7 espécies mais controles (cada tratamento tem seu controle à sua direita). Testes preliminares mostraram que a alteração dos sets de interação pouco altera as eficiências observadas dentro de um mesmo regime de Lyapunov. São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas) e máximos e mínimos (barras). Em cada tratamento, ou configuração, foram consideradas as eficiências potenciais de 1 set de parâmetros de interação para as 7 espécies mais controles. Os controles possuem todas as propriedades das 7 espécies de um tratamento, não possuindo, entretanto, parâmetros de ligação e apresentando 150 valores (n=150). As eficiências das 7 espécies em cada tratamento foram obtidas por 150 gerações e agrupadas como uma só variável (150 x 7, n=1050). Para produção de comportamento caótico introduzimos taxas de crescimento aleatórias a cada geração, com valores no intervalo entre 3,3 e 3,8. Por outro lado, o comportamento não caótico (s/caos) foi obtido com taxas de crescimento variando aleatoriamente a cada geração entre 2 e 2,5, tendo sido a ausência de caos confirmada por expoentes de Lyapunov invariavelmente menores do que zero. As ligações fortes (LFo) são caracterizadas por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,01 e 0,1, enquanto as ligações fracas (LFr) por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,001 e 0,05. Foram simulados 4 tipos distintos de situações, ou tratamentos: **1)** ligações fortes em situação caótica: LFo caos; **2)** ligações fracas em situação caótica: LFr caos; **3)** ligações fortes sem ocorrência de caos (LFo s/caos); **4)** ligações fracas sem ocorrência de caos (LFr s/caos). As medianas apresentaram variação significativa Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que os controles de cada tratamento não foram significativamente diferentes, assim como a intensidade das interações não apresentaram efeito significativo dentro de um mesmo regime de Lyapunov, sendo possível distinguir os grupos a e b como diferentes entre si ($p<0,0001$ para todos os pareamentos). Para a realização do teste de Dunn reduzimos o tamanho amostral de 1050 para 300, a fim de evitar as limitações decorrentes de tamanhos amostrais muito altos. **A presença de caos mostrou-se relevante como mitigador da eficiência teórica proposta.**

A idéia da competição (baseada no corpo conceitual da teoria de nicho ecológico) vem desde Gleason, Volterra, Hutchinson e MacArthur (como citamos anteriormente neste volume) e mais recentemente com a Teoria Neutra Unificada de Hubbell (2001). Todo o cerne teórico central da ecologia vêm se apoiando na idéia da compensação. No entanto, Houlahan (2007) mostra que na natureza (a partir de evidências empíricas de comunidades vegetais e animais) as compensações são provavelmente raras.

O panorama que traçamos em nossos sistemas teóricos mostra que quando um sistema é preponderantemente determinístico, como no caso do modelo de 3 espécies, as compensações são claras e vêm acompanhadas do comportamento caótico. Entretanto, ao considerarmos intervenções estocásticas, como no caso do modelo de 7 espécies, as compensações são, de fato, raras (!).

Chegamos ao final de nosso ensaio e ainda temos a sensação de uma pantanosidade conceitual. Mas sentimos um avanço: a ecologia não deve ser encarada como uma ciência exata. A lógica do senso comum não é aplicável à todos os problemas da ecologia. A visão de variável dependente x variável independente não é suficiente para entendermos os problemas dessa ciência tão complexa. Voltemos, então às causalidades circulares. Certamente o corpo teórico da ecologia do futuro vai ter de lidar com a causação circular e com uma noção de emergência hierarquizada mais bem definida. Será que estamos fazendo as perguntas certas? Uma frase muito citada de Tukey (1962): “mais vale uma solução aproximada para a questão certa, que freqüentemente não será totalmente clara, do que uma resposta exata para pergunta errada, que sempre será precisa”. Robert May citou esta frase em um artigo formal, um artigo com ares proféticos, com um tom que sutilmente demonstra uma autoridade justificada: Unswared questions in ecology. Ao citar Tukey, criticava a grande quantidade de recursos dados por agências governamentais dos Estados

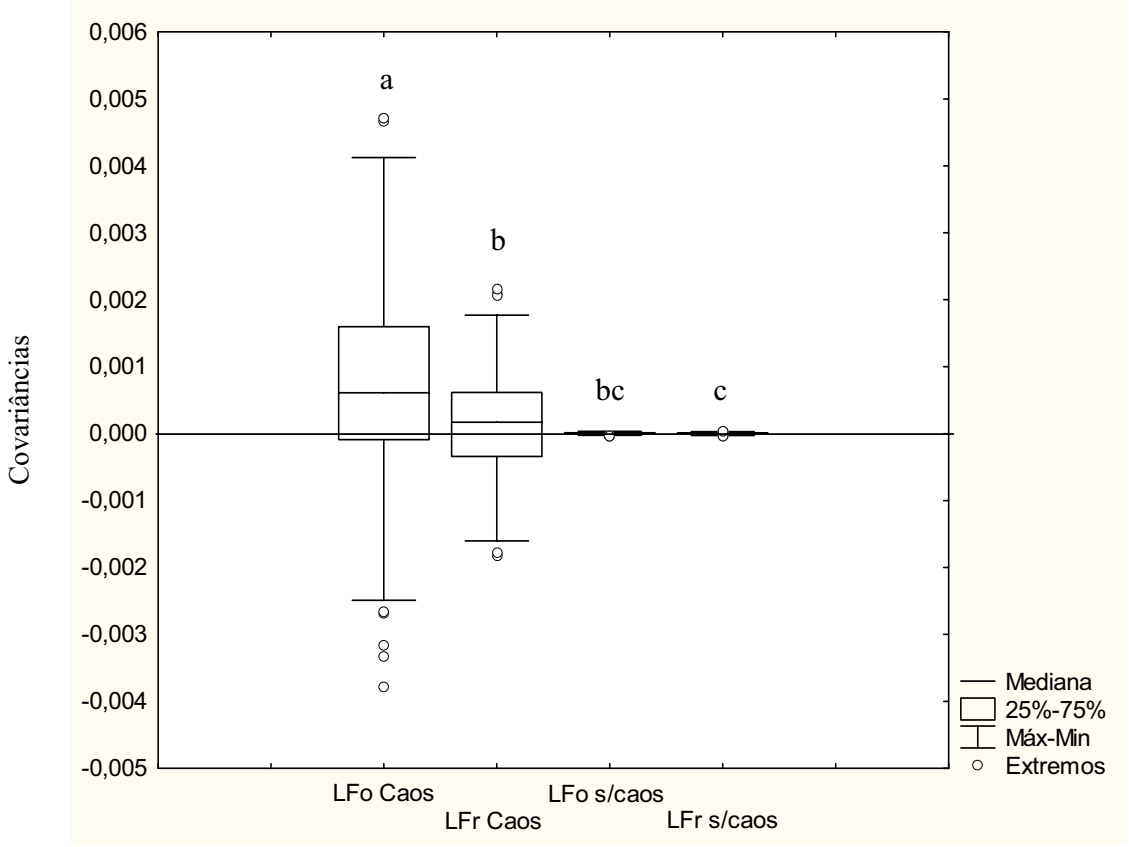


Figura 34- São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas) e máximos e mínimos (barras). Em cada tratamento, ou configuração, foram consideradas as covariâncias de 25 sets de parâmetros de interação para as 7 espécies. O cálculo das covariâncias foram realizados pelos pareamentos possíveis das 7, resultando em 21 pareamentos (ver métodos para maiores detalhes). Assim sendo temos 25 sets x 21 pareamentos (n=525) para cada tratamento ou configuração. Neste caso não há controle, pois o cálculo da covariância pressupõe acoplamento e os controles que consideramos até agora se diferem das 7 espécies do sistema justamente pelo desacoplamento com outras dinâmicas. Em suma: os 4 tratamentos representam a distribuição dos 525 valores resultantes de cada pareamento. Para produção de comportamento caótico introduzimos taxas de crescimento aleatórias a cada geração, com valores no intervalo entre 3,3 e 3,8. O comportamento não caótico (s/caos) foi obtido com taxas de crescimento variando aleatoriamente a cada geração entre 2 e 2,5, tendo sido a ausência de caos confirmada por expoentes de Lyapunov invariavelmente menores do que zero. As ligações fortes (LFo) são caracterizadas por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,01 e 0,1, enquanto as ligações fracas (LFr) por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,001 e 0,05. Foram simulados 4 tipos distintos de situações, ou tratamentos: **1)** ligações fortes em situação caótica: LFo caos; **2)** ligações fracas em situação caótica: LFr caos; **3)** ligações fortes sem ocorrência de caos (LFo s/caos); **4)** ligações fracas sem ocorrência de caos (LFr s/caos). A fim de evitar distorções produzidas pelo grande tamanho amostral considerado, reduzimos as distribuições para 275 valores para a obtenção de estatísticas. As medianas apresentaram variação significativa: Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que os tratamentos caóticos diferiram entre si ($p<0,001$), assim como o tratamento caótico de interações fortes diferiu significativamente dos 2 tratamentos não-caóticos ($p<0,001$ para ambos). Adicionalmente, o tratamento caótico de interações fracas apresentou mediana significativamente superior ao tratamento de interação fraca não-caótico ($p<0,01$). As letras exibem as diferenças estatísticas observadas nos pareamentos. **Esses resultados sugerem que na presença de caos, ligações mais fracas favorecem compensações, ou uma maior freqüência de covariâncias negativas**. Para maiores detalhes ver texto.

Unidos e Reino Unido a programas de pesquisas de longa duração, alegando os problemas das dificuldades de coordenação e perda de rigor e precisão (May, 1999).

Robert May, tão grande ou maior matemático do que é biólogo, despreza a importância qualitativa de pesquisas de longa duração mesmo que haja a perda na precisão. Pode-se não se ser preciso matematicamente e ser altamente acurado conceitualmente e conseqüentemente teoricamente.

Sabemos pelas páginas anteriores, sobre a importância da consideração da circularidade causal em processos de auto-organização. A idéia primordial talvez seja a da sobreposição de paisagens de eventos individuais em muitos níveis hierárquicos gradativamente mais abrangentes. Essa abrangência certamente pode ser bem definida pelo espaço de três dimensões que conhecemos: escalas de espaço maiores contém muitas matrizes de eventos em escalas menores. Quanto maior a escala espacial da variável coletiva, tanto maior tenderia a ser sua estabilidade. Para cada colapso individual há, freqüentemente, sem dúvida, uma coletividade emergente a resistir, a não ser em casos raros. E não temos como obter respostas totalmente satisfatórias a partir da observação empírica. O melhor e maior dos experimentos em uma situação ideal requereria uma logística tão complicada e grande, que a observação alteraria seus resultados. E, adicionalmente, não haveria como se obter tratamentos "controle".

A construção da teoria ecológica do futuro não poderá depender somente de experimentos e coletas *in situ*, já que apesar de tão próximos, os ecossistemas produzem uma miríade fenomenológica tão intangível quanto a mais remota região do universo. A física não pode depender somente das observações para avançar, mas as observações também não podem ser ausentes. No entanto existem formulações teóricas que simulam situações em espaços imaginários, a partir de alguns parâmetros mensuráveis e de outros

que são pura construção abstrata da mente humana. Um físico teórico se faz uma pergunta, a responde com suas ferramentas conceituais, lógicas e matemáticas e, freqüentemente, observa posteriormente fenômenos que comprovam seus resultados teóricos. Da mesma forma as ciências da vida devem proceder. Não descartamos, de forma alguma, a importância da observação incessante e somos contrários à opinião de Robert May sobre a não justificativa de programas de longa duração. No entanto propomos, com a mesma ênfase, que é possível trabalhar com mundos teóricos e avançar conceitualmente independente da observação. Um ecólogo pode ser tão produtivo conceitualmente fazendo cálculos como indo ao campo. O avanço na construção de "mundos teóricos" pode nos levar, futuramente, a um formalismo hoje não imaginável. Basta sabermos fazer as perguntas. Certas intimidades dos sistemas ecológicos devem ser consideradas *a priori* como áridas: a determinação exata da posição exata de uma determinada ave em determinado espaço de tempo não é um fenômeno que se preste à predição, assim como uma molécula do litro de gás é inacessível. Só as coletividades são robustas.

Faz-se necessário determinar o que é "intratável" do que é interessante. A procura por certas previsibilidades é infrutífera e nada ajuda numa paisagem de eventos "meio determinísticos e meio estocáticos".

Em sua obra profética "What is life?", Schrödinger sugeriu que para se ter uma compreensão dos seres vivos eram necessárias "novas leis", adicionais às tradicionais "leis conhecidas da física". E de fato é assim que concebemos. Consideramos que a tese de Prigogine nos leva à idéia de um "princípio universal de ultra-sensibilidade a perturbações". Nossa abordagem ficou limitada a sistemas dinâmicos, mas consideramos que a partir destes podemos encontrar propriedades interessantes que unem o caos, a termodinâmica e a formação de padrões organizados em sistemas vivos. Depois desse

percurso instigante, porém pantanoso, pudemos observar que existem propriedades na natureza viva que são de alto *status epistemológico*. Como a lei do crescimento exponencial e nossas indicações de que o caos pode se fundir à tese das estruturas vivas como "entes dissipadores de gradientes".

Consideramos que estamos passando por um período de grandes revoluções no pensamento sobre a vida e os ecossistemas, muito devido à crise ambiental pela qual passamos. E identificamos, contrastantemente, que ainda há um fisicalismo no ar que tenta nos passar a idéia errada da vida como máquina.

Voltamos, agora, a Forbes, e o imaginamos cercado de espécimens, tendo a intuição de que a destruição faz-se necessária e age de forma sinérgica com a vida. Lembremo-nos de quando ele disse que a vida atinge um grau que seria impossível na ausência das forças destrutivas. Nosso nobre patriarca previu a idéia de que os sistemas "procuram" as melhores formas de dissipar energia.

Voltando ainda ao início deste volume, lembramos das teleologias que sempre cercaram o pensamento biológico. Pois então. Ouvimos, hoje em dia, idéias termodinâmicas que dão uma impressão de finalismo. "O sistema procura caminhos para...". Ou os autores não atentam para esta sutileza, ou estamos caindo em argumentos teleológicos. Para provar o que estamos falando vamos relembrar a proposição da Teoria Unifica da Termodinâmica: "*À medida que os sistemas são afastados do equilíbrio, eles irão utilizar de todas as vias disponíveis para contrariar os gradientes aplicados. À medida que o gradiente aplicado aumenta, também aumenta a habilidade do sistema de opor-se a outros afastamentos do equilíbrio*" (Schneider & Kay, 1994; 1995; Kestin, 1966). A mais forte das leis (muito provavelmente), a segunda lei da termodinâmica, quando é reformulada gera um argumento teleológico. Isso dá muito no que pensar.

Mas certamente o ponto mais importante é irreverssibilidade dos fenômenos em sistemas dissipativos abertos. Que levou Ilya Prigogine a revolucionar a idéia de tempo. Físicos como David Ruelle consideram esse movimento "filosofia da ciência" (Ruelle, 1991) e nós consideramos Ruelle um líder do pensamento neo-fisicalista. Lembremo-nos da história: os fisicalistas do século XIX permitiram grandes avanços metodológicos, mas tinham uma visão da vida extremamente simplificada. Mas não negamos a ajuda dos físicos: ao contrário. Eles têm as ferramentas e os biólogos têm os problemas.

Agora, ao assumirmos uma seta do tempo rígida, só podemos conceber a natureza como um grande soluto. O tempo é o solvente universal dos eventos. Esse texto tem aproximadamente 100000 caracteres, considerando as vírgulas, pontos e espaços. Suponhamos que tenha sido aplicada uma força de aproximadamente 20 gramas a cada vez que uma tecla foi acionada. Ao somar tudo isso, a força total aplicada ao teclado foi de aproximadamente 2 toneladas! Toda essa força aplicada de uma só vez resultaria em algo semelhante a jogar uma caminhonete sobre a escrivaninha. Não precisamos pensar muito para prever o resultado. No entanto, como essa força brutal foi diluída por muitos dias, em vez de um monte de escombros nós temos um texto. Um texto que trata da Vida.

A vida é como uma explosão potencialmente catastrófica, abafada e contida pelos acoplamentos e pela diluição do tempo. Os processos de auto-organização de sistemas abertos dissipativos abertos transformam a força do Armagedon no paraíso plácido e ao mesmo tempo tenso de um pântano tropical.

Certamente, para que possamos entender a Vida, precisaremos passar pela ecologia. O estudo do indivíduo e sua fisiologia não pode estar dissociado de suas relações com outros indivíduos e suas respectivas fisiologias. As ineficiências de produção de tecido e a presença constante de alta atividade respiratória desde bactérias até ecossistemas, pode ser

vista por um outro ângulo. Será a entropia uma força a ser vencida pela vida? Vamos colocar essa questão por um outro referencial: só uma natureza relativamente ineficiente pode gerar complexidade. Como vimos nas nossas simulações e como pode ser visto em vasta literatura, as relações ecológicas estão permeadas por interações fracas. E relações fracas parecem permitir a coexistência de muitos elementos em um sistema complexo.

Seriam os ciclos bioquímicos mais fundamentais otimizados ao máximo que a matéria permite ou ajustados refinadamente pelas paisagens de pressões seletivas, e tendo como resultado "ineficiências embutidas"? Para respondermos a essa pergunta precisaríamos imaginar outras possibilidades de ciclos bioquímicos, o que seria um desafio quase impossível. Temos todas as nossas esperanças apoiadas nesse "quase".

Notemos que com um movimento sutil no pensamento podemos mudar a forma como vemos a vida. Ao invés de lutar contra a entropia, contra o equilíbrio termodinâmico, a vida não se beneficia deles? Não seria a segunda lei da termodinâmica uma "válvula de escape" que impede que o mundo seja um deserto de uns poucos seres diferentes? A destruição, a que se referia Forbes merece mais importância que uma possível abordagem esotérica entre criação e destruição.

Vamos fazer um experimento imaginário. Vamos imaginar um ser heterotrófico que possui uma eficiência de conversão de tecido média e modal (o modal é o mais importante aqui) de 90% em um planeta como a terra. Ele é herbívoro e possui como fonte de alimento uma gramínea. Só existe ele e a gramínea. Vamos evitar colocar mais elementos para não perdermos o foco. Com um pouco de alimento este ser hipotético vai gerar uma quantidade proporcionalmente imensa de energia interna contida nas ligações de seus tecidos (biomassa). Parte dessa energia será utilizada para sua manutenção e parte para sua reprodução. Em pouquíssimo tempo nosso mundo estará tomado por esse ser e a gramínea

perderá sua capacidade de regeneração, culminando em um colapso generalizado. Como sua eficiência é alta, temos que há pouco gasto com manutenção.

Mas esse exemplo é muito simples. Poderíamos questionar que a causa desse colapso se deva à ausência de um predador que se alimente de nosso ser. Mas imaginemos que esse predador seja um pecilotérmico com uma eficiência de conversão em tecido usual, de digamos, 40%. O ritmo com que o nosso ser vai crescer, dada sua alta eficiência modal, vai continuar alto, e seria plausível que o pecilotérmico predador não pressionaria suas populações a ponto de evitar que as gramíneas se exaurissem.

Todos nós estamos acostumados a ver faixas com anúncios contendo perfurações. Sem as perfurações, o risco do vento arrancá-la aumenta enormemente. Qual é a quantidade de furos crítica? É aquela que permite a passagem do vento sem comprometer a integridade da informação da faixa. Talvez o mesmo se dê com a vida. Uma vida moldada pelas paisagens seletivas como elementos interagindo fracamente e com eficiências criticamente baixas (figura 35). A situação da faixa é bastante ilustrativa, mas ainda imprecisa. Imaginemos um compartimento contendo água. Este é totalmente hermético e possui uma entrada e uma saída de água em fluxo constante. Se a saída for menor do que a entrada, (isso deve ser cuidadosamente controlado) a pressão vai aumentar gradualmente a ponto de atrapalhar a entrada de mais água. Mas nossos equipamentos são ultra-fortes e continuam bombeando um fluxo de água sempre maior do que o fluxo que sai. Invariavelmente este sistema irá entrar em colapso. Se não foi possível ser convincente, imaginemos outro exemplo: um cilindro de gás. Todo e qualquer cilindro de gás possui um limite de pressão. Os cilindros de gás só possuem uma entrada (não consideremos possíveis válvulas engenhosas), e não podemos bombear gás eternamente. A diferença do nosso cilindro para o compartimento que permite entrada e saída de água (pode ser gás também) é que, se

ajustarmos o sistema com entrada e saída, podemos obter um fluxo constante de gás (ou água) de forma estável. E para que isso ocorra há uma condição: a entrada deve ser menor do que a saída.

Podemos estar passando a impressão de estar exagerando nessas experiências mentais. Vamos dar um salto para a realidade. Consideremos que a natureza é modalmente bacteriana (Gould, 2004), essa é nossa premissa. Agora consideremos as eficiências de crescimento bacteriano compiladas por Del Riorgio & Cole (1998) na figura 35, com essas medidas realizadas em rios, oceanos, lagos e estuários. Alinha traceja indica que as distribuições se localizam preponderantemente abaixo dos 50%. Para termos uma estimativa de eficiência de crescimento bacteriano (ECB) precisamos medir a produção bacteriana (PB) e a respiração bacteriana (RB), ambas em unidades de carbono por volume por tempo. Temos então que: ECB= PB/(PB+RB), e para ECB=50%, PB=RB. Sendo assim, é mais do que comum a respiração exceder a produção. Mas como as bactérias existem se a saída pela respiração é maior do que a entrada por produção: o uso de moléculas orgânicas como fonte de energia, sem que haja a incorporação de nova biomassa. A respiração bacteriana ainda é vista com muito mistério, isso porque possui relação positiva com a produção e a produção possui relação positiva com a ECB, mas a ECB não possui relação negativa clara com a respiração. Mas em suma, a respiração costuma ser preponderante sobre a produção. E se a natureza é modalmente aquática e bacteriana esse é um padrão geral na natureza até onde a conhecemos.

A Natureza possui, provavelmente, ligantes tênues entre seus componentes. Então façamos a pergunta: porque 50%? Todos os resultados teóricos que estudamos apontam para um “limite”. A exceção está no mapa logístico, que mesmo transpassando 50% de eficiência potencial eventualmente, é modalmente e mediamente menos eficiente do que

50%. Chegamos ao fim com a proposta de um início: sofre a natureza um constrangimento termodinâmico? E por que 50%? As medidas de eficiência de produção de tecido na ecologia relacionam o total assimilado com o que foi de fato convertido em biomassa (produção), assim como a produção bacteriana é a quantidade de nova biomassa por unidade de carbono assimilado. A vida vai velejando pelas paisagens adaptativas que moldam a vela, e que produzem, conseqüentemente uma vela falha, furada, uma vela o mais minimamente eficiente quanto possível. Assimétrica. A vida parece ser uma quase simetria entre construção (produção) e queima (respiração) com uma leve vantagem para a segunda. Parece ser o paradoxo da destruição.

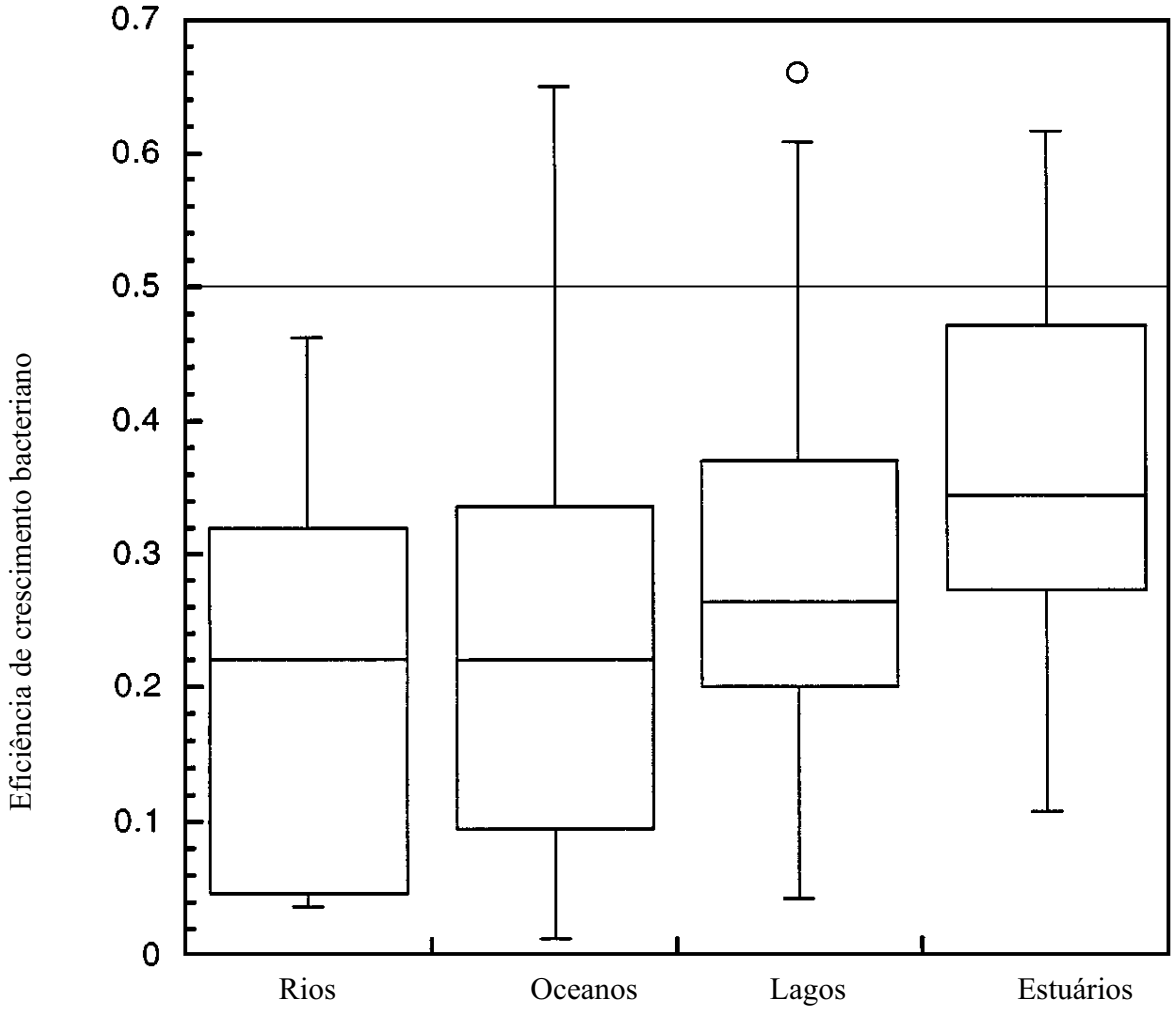


Figura 35- Eficiências de crescimento bacteriano em diferentes tipos de ambientes aquáticos. Modificado de Del Riorgio & Cole (1998).

9- Conclusões

1) A ecologia é uma ciência única e com capacidade de ser autônoma e formal, como é a física;

2) A *circularidade causal* deve ser a base lógica de uma formação conceitual futura e está presente na teoria diversidade-função dos ecossistemas (embora pouco explorada);

3) A teoria sobre diversidade-função dos ecossistemas deve ser absorvida pela sinergética de maneira matematicamente formal;

4) Além de possuir ligações fracas, a natureza é, muito provavelmente, modalmente ineficiente, respirando mais do que produzindo. E, adicionalmente, uma "parede" de 50% é bastante plausível;

5) A noção convencional de estabilidade deve levar em conta as vizinhanças abrangentes, que podem ser estáveis mesmo possuindo elementos instáveis. Nesse sentido o caos pode ter (e parece ter) papel construtivo.

Bibliografia

Abbagnano, N. 1998. *Dicionário de Filosofia*. Martins Fontes. São Paulo.

Alekseev, V. V. & A. N. Kornilovsky, 1985. Ecosystems stochasticity model. *Ecol. Model.* 28: 217–230

Arim, M., Marquet, P.A., 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett*. 7, 557–564.

Aquilino, K. M., Cardinale, B. J. & Ives, A. R. 2005. Reciprocal effects of host plant and natural enemy diversity on herbivore suppression: an empirical study of a model tritrophic system. *Oikos* 108: 275_ 282.

Allen, J.C., Schaffer, W.M. & Rosko, D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature* 364, 229-235.

Benincà, E. *et al.* 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* 451, 822-826.

Becks, L., Hilker, F. M., Malchow, H., Jürgens, K. & Arndt, H. 2005. Experimental demonstration of chaos in a microbial food web. *Nature* 435, 1226–1229.

Bouskila, A. (2001) A habitat selection game of interactions between rodents and their predators. *Ann. Zool. Fennici* 38, 55–70.

Bouskila, A. (1995) Interactions between predation risk and competition: a field study of kangaroo rats and snakes. *Ecology* 76, 165–178.

Brown, W. L. & Wilson, E.O. 1956. Caracter displacement. *Systematic Zoology* 5, 49-64.

Cardinale *et al.* 2006. Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: a study of reciprocal causality in a predator-prey system. *Journal of Animal Ecology* 75, 497-505.

Costantino, R. F., Desharnais, R. A., Cushing, J. M. & Dennis, B. 1997. Chaotic dynamics in an insect population. *Science* 275, 389–391.

Caplan, A.L. 1976. Tautology, circularity, and biological theory. *Am. Nat.* 111, 390-393.

Dawkins, R. 1976. *The selfish gene.* Oxford University Press, Oxford, UK.

Del Giorgio PA, Cole JJ, Cimbleris A. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature* 385:148–51

DeFeo, O. & S. Rinaldi, 1998. Singular homoclinic bifurcations in tritrophic food chains. *Math. Biosci.* 148: 7–20.

Diamond J.M. 1975. *in Ecology and Evolution of Communities*, eds Cody ML, Diamond JM (Belknap, Cambridge, MA), pp 342–444.

Emmerson, M., Yearsley, J.M., 2004. Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 271, 397–405.

Ekeland, I. 2004. In the balance. *Nature* 417, 385-385.

Ellner, S. P. & Turchin, P. 1995. Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. *Am. Nat.* 145, 343–375.

Fagan, W.F., 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am. Nat*. 150, 554–567.

Ferguson, A. 1976. Can evolutionary theory predict? *Am. Nat.* 110, 1101-1104.

Forbes, S. A. 1887. The Lake as a microcosm. Peorla Scientific Association.

Feynman, R.P. 2001. *Física em seis lições*. Rio de Janeiro: Ediouro. (traduzido de Feynman, R.P. 1963. *Six easy pieces*. Califórnia Institute of Technology.).

Feynman, R.P. 1965. *The character of physical law*. Cambridge: MIT Press.

Gilpin, M. E., 1979. Spiral chaos in a predator–prey model. *Am. Nat.* 113: 306–308

Gould, S.J. 2001. *Lance de dados*. Rio de Janeiro: Record.

Glansdorff, P. & Prigogine, I. (1971) *Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations* (Wiley-Interscience, New York).

Graham, D. W. *et al.* 2007. Experimental demonstration of chaotic instability in biological nitrification. *ISME J.* 1, 385–393.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427-433.

Hall, S.J., Rafaelli, D., 1991. Food-web patterns: lessons from a species rich web. *J. Anim. Ecoly* 60, 823–842.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1298.

Hastings, A. & Powell, T. 1991. Chaos in a three-species food chain. *Ecology* 72, 896–903.

Hawking, S. 1988. A *brief history of time. From the Big-Bang to black holes*. New York: Bantam Books. (edição brasileira: Hawking, S. 2002. *Uma breve história do tempo – do Big-Bang aos buracos negros*. São Paulo: Rocco.).

Holyoak, M., Sachdev, S., 1998. Omnivory and the stability of simple food webs. *Oecologia* 117, 413–419.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

Hubbell S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (Princeton Univ Press, Princeton, NJ).

Huisman, J. & Weissing, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402, 407–410.

Hugie, D.M. and Dill, L.M. (1994) Fish and game: a game theoretic approach to habitat selection by predators and prey. *J. Fish Biol.* 45, 151–169.

Huisman, J., Pham Thi, N. N., Karl, D. M. & Sommeijer, B. 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439, 322–325.

Huisman, J. & Weissing, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402, 407–410.

Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95:137–145.

Hutchinson, G. E. 1965. *The Ecological Theater and The Evolutionary Play.* Yale: Yale University Press

Hutchinson, G. E. 1941. Ecological aspects of sucession in natural populations. *Am. Nat.* 75:406–418.

Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95:137–145.

Iwasa, Y. (1982) Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey. *Am. Nat.* 120, 171–180.

Kuznetsov, Y. A. & S. Rinaldi, 1996. Remarks on food chain dynamics. *Math. Biosci.* 134: 1–33.

Kelso, J.A.S. & Haken, H. 1995. Novas leis antecipáveis no organismo: a sinergética do cérebro e do comportamento. *In:* Murphy, M.P. & O'Neill, L.A. (org.) 1995. *"O que é a vida?" 50 anos depois. Especulações sobre o futuro da biologia*. Cambridge: Cambridge University Press.

Kestin, J. 1976 (Ed.). *The second law of thermodynamics*. Dowden, Hutchinson & Ross.

Lovelock, J. 1979. *Gaia*. Oxford Unyversity Press, Oxford, UK.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.

Lack, D. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. – Williams and Hall.

Lindemann, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.

Luce, R. D., Raiffa, H. 1957. *Games and Decisions.* NY: Wiley. 509 pp.

May, R. M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186, 645–647.

May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459–467.

Mccann, K. & Hastings, A.1997 Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proc. R. Soc. Lond.* B. 264, 1249-1254.

McCann, K., Hastings, A.&Huxel, G. R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794–798.

MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39, 599-619.

MacArthur, R.H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 35, 533-536.

Maynard Smith, J., Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.

Mayr, E. 2004. *What makes biology unique?: considerations on the autonomy of a scientific discipline.* Cambridgre University Press, Cambridge.

McNamara, J.M. et al. (2006) Cooperation should not be assumed. *Trends Ecol. Evol.* 21, 476–478.

McIntosh, R. P. 1987. Pluralism in Ecology. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst*., 18, pp. 321-341.

Miller, W.E. 1999. Temporal order and causal inference. *Political Analysis* 11:16, 119-146.

Murphy, M.P. & O'Neill, L.A. (org.) 1995. *"O que é a vida?" 50 anos depois. Especulações sobre o futuro da biologia*. Cambridge: Cambridge University Press.

Nash, J. (1951) Non-cooperative games. *Ann. Math*. 54, 286–295.

Nash, J. (1950) The bargaining problem. *Econometrica* 18, 155–162

Neutel, A. M., Heesterbeek, J. A. P. & de Ruiter, P. C. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296, 1120–1123.

Nicolis, G. & Prigogine, I. *Self-organization in non-equilibrium systems*. 1977. J. Wiley & Sons, New York.

Perfecto, I., Vandermeer, J.H., López Bautista, G., Ibarra Nunñez, G., Greenberg, R., Bichier, P., Langridge, S., 2004. Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology* 85 (10), 2677–2681.

Peters, R.H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *Am. Nat.* 110, 1-12.

Polis, G.A., Strong, D.R., 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147, 813–846.

Pimm, S.L., 1982. Food Webs. Chapman & Hall, New York.

Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* (London) 275, 542–544.

Prigogine, I. 2002. *As leis do caos*. UNESP, São Paulo. (traduzido de Prigogine, I. *Le leggi del caos.* Gius. Laterza & Figli.).

Petrovskii, S., Li B.L. & Malchowc, H. 2004. Transition to spatiotemporal chaos can resolve the paradox of enrichment. *Ecological Complexity* 1 37–47.

Riechert, S. E. & Hammerstein, P. 1983. Game Theory In The Ecological Context. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14:377-409.

Rogers, T. D., 1981. Chaos in systems in population biology. *Progr. Theor. Biol*. 6: 91–146.

Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystem in ecological time. *Science* 171, 385–387.

Roughgarden, J. et al. (2006) Reproductive social behavior: cooperative games to replace sexual selection. *Science* 311, 965–969

Sih, A. (1998) Game theory and predator–prey response races. In *Advances in Game Theory and the Study of Animal Behavior* (Dugatkin, L.A. and Reeve, H.K., eds), pp. 221–238, Oxford University Press.

Schrödinger, E. 1944. *What is life?* Cambridge: Cambridge University Press

Sheffer, M . *et al*. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491 9-18.

Spiller, D.A., Schoener, T.W., 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75, 182–196.

Stebbins, G.L. 1977. In defense of evolution: tautology or theory? *Am. Nat.* 111, 386-390.

Strong, D.R., 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation anddonor control in species ecosystems. Ecology 73, 747–754.

Takeuchi, Y. & N. Adachi, 1983. Existence and bifurcation of stable equilibrium in two-prey, one-predator communities. *Bull. Math. Biol*. 45: 877–900

Tilman, D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.

Tilman D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities* (Princeton Univ Press, Princeton, NJ).

Vance, R. R., 1978. Predation and resource partitioning in one predator–two prey model communities. *Am. Nat.* 112: 797–813.

Vandermeer, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. J. Theor. Biol. 238 497-504
Pimm, S.L., Lawton, J.H., Cohen, J.E., 1993. Food web patterns and their consequences. *Nature* (London) 350, 669–674.

VanderMeer, J., 1993. Loose coupling of predator–prey cycles: entrainment, chaos, and intermittency in the classic MacArthur consumer-resource equations. *Am. Nat.* 141: 687–716.

Van Nes, E. H. & Scheffer, M. 2004. Large species shifts triggered by small forces. *Am. Nat.* 164, 255–266.

VanBuskirk, R. & C. Jeffries, 1985. Observation of chaotic dynamics of coupled nonlinear oscillators. *Phys. Rev. A* 31: 3332–3357.

Von Neumann, J., Morgenstern, O. 1944. *Theory of Games and Economic Behaviour.* Princeton: Princeton Univ. Press. 641 pp.

Winemiller, K.O., 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr*. 60, 331–367.

Zimmer, C. 1999. Life after chaos. *Science* 284, 83–86.

ANEXOS

ANEXO 1

Índice de Figuras

Índice de Figuras

Figura 1- Ilustrações concebidas por Ernst Haekel.

Figura 2- O "Tangled Bank" por Ernst Haeckel.

Figura 3- George Evelyn Hutchinson.

Figura 4- Extraído de Huisman & Weissing (1999). Em (a)as trajetórias erráticas de diferentes espécies de populações teóricas de fitoplâncton. Em (b) o espaço de fases de 3 das espécies consideras mostrando comportamento de "atrator estranho" (*strange atractor*), sintomático da ocorrência de comportamento caótico.

Figura 5- Experimento doméstico onde uma panela contendo água e óleo (para permitir maior contraste) é submetida a aquecimento por baixo em um fogão comum (a). No centro da panela temos um recipiente contendo gelo, que impõe um gradiente horizontal adicional. Em (a) temos o fogo ligado, com formação de padrões radiais e sinais de início de turbulência. Em (b), alguns segundos após o desligamento do fogo os padrões continuam a surgir. Em (c) o sistema em equilíbrio muito tempo depois do desligamento do fogo (alguns minutos). Uma imagem semelhante à de (c) surge quando do início do aquecimento, quando o líquido serve de condutor do calor, com interações "molécula-molécula", sem o surgimento de padrões auto-organizados promovidos pelo "princípio da escravidão". A panela se comporta como um sistema aberto para energia e matéria (evaporação) e não temos controle sobre a entrada de energia. Em um experimento mais técnico, aquece-se um fluído por baixo controlando com precisão o gradiente imposto (diferença de temperatura entre a parte de baixo e a de cima) podemos ter a formação das células de Bernard (d), formas hexagonais distribuídas homogeneamente, que são um exemplo latente de auto-organização.

Figura 6- Embora a situação seja completamente diferente das anteriormente mencionadas, há a formação de padrão organizado devido à convecção horizontal promovida pela hélice do avião, que "suga" as partículas vermelhas, promovendo uma quebra de simetria semelhante às que ocorrem nas auto-organizações convectivas.

Figura 7- Dinâmica populacional obtida através da iteração de 500 gerações do Mapa Logístico, com r=399 e K=1.

Figura 8- Atrator de Lorenz. Importante notar que a trajetória nunca se "toca", pois os valores de suas 3 equações nunca se repetem, apesar de convergirem para "vizinhanças". O atrator de Lorenz é um exemplo de "atrator estranho".

Figura 9 - Em (a), os valores rankeados de 1000 soluções do Mapa Logístico (K=1) com r= 3,874 (linha azul), r= 4 (linha cheia preta) e os valores de uma distribuição aleatória (entre

0 e 1) de igualmente 1000 valores. Os 4 gráficos abaixo representam a distribuições de freqüência da distribuição aleatória de 1000 valores entre 0 e 1 (b), das soluções de 1000 gerações do Mapa Logístico com r=4 (c), r=3,874 (K=1) (d) e uma distribuição de 5000 valores aleatórios (e). É possível observar a alta equitabilidade das categorias nas distribuições aleatórias. Notar também a imperfeição do algoritmo utilizado que produz freqüências inferiores das categorias mais baixa e mais alta.

Figura 10 - Esquema de um sistema dissipativo aberto . d_eS é o fluxo de entropia devido a trocas de energia ou matéria com o ambiente e d_iS a produção interna de entropia resultante de processos irreversíveis.

Figura 11- Registro das emissões de radiação infra-vermelha ($w.m^{-2}$) pelo satélite NOAA 9 (NASA) no mês de abril de 1985. Ressalta-se que em alguns pontos localizados na região próxima ao equador, onde a incidência de energia é máxima em relação a outras latitudes, observa-se emissões semelhantes às regiões polares. Esses "sumidouros" de energia correspondem a áreas de grande produtividade e diversidade biologica (floresta amazônica, áfrica meridional, Ásia e regiões muito produtivas no Oceano Índico). Áreas de maior emissão se encontram principalmente no deserto do Saara e oriente médio, justamente regiões onde a vida é praticamente ausente.

Figura 12- Diagrama de bifurcação para o Mapa Logístico, com 4 >r >2,8.

Figura 13- Entropia Informacional de Shannon (Bits/estado) ao longo de gradiente do parâmetro de controle r para o Mapa Logístico.

Figura 14- Eficiência de conversão média e seus respectivos desvios-padrão para 4>r>2,8.

Figura 15- Medidas da saída do sistema para 4>r>2,8. As barras representam o desvio-padrão.

Figura 16- Resultados do cálculo analítico dos expoentes de Lyapunov para o Mapa Logístico, com r entre 3,02 e 4. A seta indica a região onde se inicia o comportamento caótico (r~3,56).

Figura 17- Eficiência de saída para r entre 2,8 e 4.

Figura 18- Eficiência de conversão média em função da saída total. A seta preta indica o início da entrada do sistema no regime de bifurcações. A vermelha o início da região caótica.

Figura 19- Eficiência de conversão média em função da eficiência de saída. A seta preta indica o início da entrada do sistema no regime de bifurcações. A vermelha o início da região caótica.

Figura 20- Diagrama de bifurcação de R (biomassa.m^{-2}) em função do parâmetro de controle r (4>r>2). Parâmetros: a_{RN}=0,1, a_{RP}=0,1, a_{NP}=0,14, m_N=0,15, m_P=0,05, e_{RN}=0,126, e_{RP}=0,1, e_{NP}=0,8, K=160.

Figura 21- Em a: TCD_P em função de EPP_R. A reta vermelha modela os pontos com coeficiente de regressão >0,9. A equação da reta é: $TCD_P = -1{,}503\ EPP_R + 1{,}577$, quando TCD_P =1, EPP_R =0,383. Em b: TCD_N em função de EPP_R. A reta vermelha modela os pontos com coeficiente de regressão >0,9. A equação da reta é: $TCD_N = -2{,}034\ EPP_R + 1{,}809$, quando TCD_N =1, EPP_R =0,397. As áreas cinzas em a e b representam as regiões do espaço de fases onde há crescimento positivo de N e P. p<0,0001 para ambos os casos.

Figura 22- Somatórios de P em função de eNP.

Figura 23- Somatórios de N em função de eNP.

Figura 24- Somatórios de P para r>3,8. Notar que só há soluções em uma faixa muito restrita do gradiente de parâmetros.

Figura 25- Eficiência de produção potencial de P (EPP de P) em função de gradiente do parâmetro r (taxa intrínseca de crescimento da espécie R). Ressalta-se a ocorrência de valores mais elevados só ocorrentes em valores mais altos do parâmetro r (potencialmente gerador de dinâmicas caóticas). Os demais parâmetros são mantidos constantes, como na figura 20. Alinha vermelha representa os expoentes de Lyapunov calculados para cada dinâmica considerada sob os diferentes valores de r. O regime de maiores eficiências coincide com a região onde há a ocorrência de expoentes de Lyapunov positivos (caos).

Figura 26- Diagramas de bifurcação das espécies R, N e P em função de gradiente da eficiência de assimilação de P sobre R (eRP). Os demais parâmetros são mantidos como na figura 20, com r=3,66. A linha vermelha indica a extinção de N quando eRP~1,1. A continuação do aumento gradual de eRP resulta em uma segunda fase estável no sentido de variância e Lyapunov, com valores gradativamente maiores de P em período 1 (1 solução

assintótica; entre as linhas vermelha e azul). Em eRP ~0,18 há um novo regime caótico sem formação de bifurcações claras com colapso do sistema em eRP~0,22 (linha verde).

Figura 27- Diagrama de bifurcação da espécie R do sistema de 3 espécies com todos os parâmetros da espécie P iguais a zero. Essa operação extingue a espécie P e reduz o sistema a uma interação predador-presa (N como predador e R como presa). De forma surpreendente, por mais que aumentemos o parâmetro r, o que normalmente induz ao comportamento caótico, as dinâmicas tendem a apresentar dinâmicas cada vez menos complexas até atingir período 1 em r>~3,8.

Figura 28- Expoentes de Lyapunov e soma das covariâncias para o modelo de 3 espécies ao longo de um gradiente de r (taxa intrínseca de crescimento da espécie R). A linha cheia preta indica a soma das covariâncias obtidas a partir dos pareamentos R-N, R-P e N-P calculadas a partir de dinâmicas de 5000 gerações das três espécies. Os expoentes de Lyapunov (EL) foram calculados para 250 diferentes valores de r para as três espécies e são representados pelas linhas coloridas. Em azul para a espécie R (EL-R), em vermelho para espécie N (EL-N)e em verde para a espécie P (EL-P). Notar que os valores dos EL se iniciam e terminam em diferentes passos do gradiente de r, isso porque N e P apresentam extinção estatística (valores excessivamente baixos como 1E-200 ou zero) em rs muito baixos e muito altos. Notar também que as somas das covariâncias só possuem valores quando pelo menos duas das espécies coexistem. As setas pretas indicam que a entrada no regime caótico (EL>0) coincide exatamente com o início de valores negativos das somas das covariâncias.

Figura 29- Dinâmicas populacionais de 15.000 gerações das espécies R e N com parâmetro eRP=0,11 (ligação referente ao processo de onivoria; eficiência com que P gera biomassa a partir de R) e r=3,8 (taxa intrínseca de crescimento do produtor primário R). Esse sutil aumento na eficiência de P leva a espécie N (consumidor primário) à extinção. Em a e b observamos dinâmicas erráticas com expoentes de Lyapunov positivos para R e P. Em c e d acrescenta-se 10^{-7} aos tamanhos populacionais iniciais, e obedecendo à propriedade de hiper-sensibilidade à condições iniciais características de expoentes de Lyapunov positivos, temos uma modificação drástica nas dinâmicas quando comparadas aos casos anteriores. Aproximadamente na geração 15.000 ambas as espécies entram em regime estável de período 1 (apenas 1 solução). As setas pretas indicam os passos de tempo onde produzimos pequenos distúrbios, que não produziram efeitos posteriores, ou seja, a partir da geração 15.000 temos estabilidade no senso de Lyapunov. Entretanto, se provocarmos os mesmos distúrbios nas regiões indicadas pelas setas vermelhas ou nas gerações iniciais, podemos ter desde o adiamento do regime estável para gerações mais subseqüentes (como ~17.000 por exemplo) até o colapso de ambas as espécies (c e d). Dessa forma, temos duas conclusões importantes a partir desse exemplo: **1)** a presença ou não de caos pode depender da posição, ou referencial, de um observador no tempo: antes da geração 15.000 há caos, após a geração 15.000 aproximadamente há estabilidade no sentido de Lyapunov (e no sentido de variância/ coeficiente de variação também). Assim sendo, nossa história é e não caótica ao mesmo tempo (!). **2)** As ligações onívoras mais fracas favorecem a integridade do sistema,

e quando de um pequeno aumento podemos ter extinções ou colapsos do sistema como um todo.

Figura 30- Exemplo de 2 dinâmicas do modelo de 7 espécies sob diferentes configurações de taxas de crescimento. Em a: espécie 1 com sistema sob interações fortes (parâmetros de interação entre 0,01 e 0,1) e taxas de crescimento entre 2 e 2,5 (ausência de comportamento caótico). Em b: a espécie 1 com o sistema sob interações fortes (parâmetros de interação entre 0,01 e 0,1) e taxas de crescimento entre 3 e 3,3, que lhe confere comportamento caótico, assim como para as outras espécies do sistema.

Figura 31- Expoentes de Lyapunov calculados a partir de 20.000 gerações do modelo de 7 espécies mais controle. São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas), máximos e mínimos (barras) e pontos extremos fora das distribuições (círculos). Testes preliminares mostraram não haver diferenças significativas dos expoentes de Lyapunov para os tratamentos de interações fortes e fracas. A distribuições exibidas nesta figura sumarizam os expoentes de Lyapunov calculados a partir de 20 diferentes valores de acréscimos à geração inicial. Para o cálculo dos expoentes coletamos os resultados dos tamanhos populacionais na geração 20.000. Após isso adiciona-se à primeira geração um valor da ordem de 10^{-8} (delta) e coleta-se novamente as soluções da geração 20.000. Para maiores detalhes ver metodologia. Foram usados 20 valores diferentes de delta sob situações de interações fortes e fracas (20 x 2, n=40 para todas as espécies e controle). O controle possui todas as propriedades das 7 espécies com exceção dos parâmetros de ligação. As medianas apresentaram variação significativa: Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que todas as espécies apresentaram medianas significativamente superiores ao controle, não exibindo, entretanto, diferenças significativas entre si. O número de asterísticos indica a intensidade de diferença do controle: * $p<0,05$, ** $p<0,01$, ***$p<0,001$. Esses resultados indicam que o acoplamento induz a situações de maior hiper-sensibilidade a condições iniciais. O controle representa uma situação de não-acoplamento, e, muito embora sua mediana seja positiva, sua distribuição de expoentes de Lyapunov apresentou valores negativos, o que não não ocorreu nas situações de acoplamento (as espécies consideradas formando uma pequena comunidade de dinâmicas acopladas).

Figura 32- Sumário dos somatórios de 20.000 gerações do modelo de 7 espécies mais controles (cada tratamento tem seu controle à sua direita). São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas), máximos e mínimos (barras) e pontos extremos fora das distribuições (círculos). Em cada tratamento, ou configuração, foram considerados os somatórios totais de 25 sets de parâmetros de interação para as 7 espécies mais controle. Assim sendo, cada configuração (LFo caos, por exmplo) representa a distribuição de 25 x 7 valores (n=175). Os controles possuem todas as propriedades das 7 espécies de um tratamento, não possuindo, entretanto, parâmetros de ligação e apresentando 1 resultado a cada set (n=25). A caracterização de comportamento caótico (caos) foi confirmada pela mensuração de expoentes de Lyapunov, que se apresentaram maiores do que zero (ver métodos) e foi embutida através de taxas de crescimento aleatórias a cada geração, com valores no intervalo entre 3,3 e 3,8. Por outro lado, o comportamento não caótico (s/caos) foi obtido com taxas de crescimento variando

aleatoriamente a cada geração entre 2 e 2,5, tendo sido a ausência de caos confirmada por expoentes de Lyapunov invariavelmente menores do que zero. As ligações fortes (LFo) são caracterizadas por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,01 e 0,1, enquanto as ligações fracas (LFr) por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,001 e 0,05. Foram simulados 4 tipos distintos de situações, ou tratamentos: **1)** ligações fortes em situação caótica: LFo caos; **2)** ligações fracas em situação caótica: LFr caos; **3)** ligações fortes sem ocorrência de caos (LFo s/caos); **4)** ligações fracas sem ocorrência de caos (LFr s/caos). As medianas apresentaram variação significativa Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que os controles de cada tratamento não foram significativamente diferentes, assim como a intensidade das interações não apresentaram efeito significativo dentro de um mesmo regime de Lyapunov, sendo possível distinguir os grupos a e b como diferentes entre si ($p<0,0001$ para todos os pareamentos). **Em suma, a presença de caos mostrou-se relevante como intensificador da produtividade de longo prazo.**

Figura 33- Sumário das eficiências potenciais de 150 gerações do modelo de 7 espécies mais controles (cada tratamento tem seu controle à sua direita). Testes preliminares mostraram que a alteração dos sets de interação pouco altera as eficiências observadas dentro de um mesmo regime de Lyapunov. São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas) e máximos e mínimos (barras). Em cada tratamento, ou configuração, foram consideradas as eficiências potenciais de 1 set de parâmetros de interação para as 7 espécies mais controles. Os controles possuem todas as propriedades das 7 espécies de um tratamento, não possuindo, entretanto, parâmetros de ligação e apresentando 150 valores (n=150). As eficiências das 7 espécies em cada tratamento foram obtidas por 150 gerações e agrupadas como uma só variável (150 x 7, n=1050). Para produção de comportamento caótico introduzimos taxas de crescimento aleatórias a cada geração, com valores no intervalo entre 3,3 e 3,8. Por outro lado, o comportamento não caótico (s/caos) foi obtido com taxas de crescimento variando aleatoriamente a cada geração entre 2 e 2,5, tendo sido a ausência de caos confirmada por expoentes de Lyapunov invariavelmente menores do que zero. As ligações fortes (LFo) são caracterizadas por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,01 e 0,1, enquanto as ligações fracas (LFr) por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,001 e 0,05. Foram simulados 4 tipos distintos de situações, ou tratamentos: **1)** ligações fortes em situação caótica: LFo caos; **2)** ligações fracas em situação caótica: LFr caos; **3)** ligações fortes sem ocorrência de caos (LFo s/caos); **4)** ligações fracas sem ocorrência de caos (LFr s/caos). As medianas apresentaram variação significativa Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que os controles de cada tratamento não foram significativamente diferentes, assim como a intensidade das interações não apresentaram efeito significativo dentro de um mesmo regime de Lyapunov, sendo possível distinguir os grupos a e b como diferentes entre si ($p<0,0001$ para todos os pareamentos). Para a realização do teste de Dunn reduzimos o tamanho amostral de 1050 para 300, a fim de evitar as limitações decorrentes de tamanhos amostrais muito altos. **A presença de caos mostrou-se relevante como mitigador da eficiência teórica proposta.**

Figura 34- São representados os quartis centrais (25-75% das distribuições, retângulos), medianas (linhas) e máximos e mínimos (barras). Em cada tratamento, ou configuração,

foram consideradas as covariâncias de 25 sets de parâmetros de interação para as 7 espécies. O cálculo das covariâncias foram realizados pelos pareamentos possíveis das 7, resultando em 21 pareamentos (ver métodos para maiores detalhes). Assim sendo temos 25 sets x 21 pareamentos (n=525) para cada tratamento ou configuração. Neste caso não há controle, pois o cálculo da covariância pressupõe acoplamento e os controles que consideramos até agora se diferem das 7 espécies do sistema justamente pelo desacoplamento com outras dinâmicas. Em suma: os 4 tratamentos representam a distribuição dos 525 valores resultantes de cada pareamento. Para produção de comportamento caótico introduzimos taxas de crescimento aleatórias a cada geração, com valores no intervalo entre 3,3 e 3,8. O comportamento não caótico (s/caos) foi obtido com taxas de crescimento variando aleatoriamente a cada geração entre 2 e 2,5, tendo sido a ausência de caos confirmada por expoentes de Lyapunov invariavelmente menores do que zero. As ligações fortes (LFo) são caracterizadas por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,01 e 0,1, enquanto as ligações fracas (LFr) por parâmetros aleatórios de ligação entre 0,001 e 0,05. Foram simulados 4 tipos distintos de situações, ou tratamentos: **1)** ligações fortes em situação caótica: LFo caos; **2)** ligações fracas em situação caótica: LFr caos; **3)** ligações fortes sem ocorrência de caos (LFo s/caos); **4)** ligações fracas sem ocorrência de caos (LFr s/caos). A fim de evitar distorções produzidas pelo grande tamanho amostral considerado, reduzimos as distribuições para 275 valores para a obtenção de estatísticas. As medianas apresentaram variação significativa: Kruskal-Wallis, $p<0,0001$. O teste *a posteriori* de Dunn revelou que os tratamentos caóticos diferiram entre si ($p<0,001$), assim como o tratamento caótico de interações fortes diferiu significativamente dos 2 tratamentos não-caóticos ($p<0,001$ para ambos). Adicionalmente, o tratamento caótico de interações fracas apresentou mediana significativamente superior ao tratamento de interação fraca não-caótico ($p<0,01$). As letras exibem as diferenças estatísticas observadas nos pareamentos. **Esses resultados sugerem que na presença de caos, ligações mais fracas favorecem compensações, ou uma maior freqüência de covariâncias negativas**. Para maiores detalhes ver texto.

Figura 35- Eficiências de crescimento bacteriano em diferentes tipos de ambientes aquáticos. Modificado de Del Riorgio & Cole (1998).

ANEXO 2

Forbes, S. A. 1887. The Lake as a microcosm

Livros Grátis

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

Milhares de Livros para Download:

Baixar livros de Administração
Baixar livros de Agronomia
Baixar livros de Arquitetura
Baixar livros de Artes
Baixar livros de Astronomia
Baixar livros de Biologia Geral
Baixar livros de Ciência da Computação
Baixar livros de Ciência da Informação
Baixar livros de Ciência Política
Baixar livros de Ciências da Saúde
Baixar livros de Comunicação
Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE
Baixar livros de Defesa civil
Baixar livros de Direito
Baixar livros de Direitos humanos
Baixar livros de Economia
Baixar livros de Economia Doméstica
Baixar livros de Educação
Baixar livros de Educação - Trânsito
Baixar livros de Educação Física
Baixar livros de Engenharia Aeroespacial
Baixar livros de Farmácia
Baixar livros de Filosofia
Baixar livros de Física
Baixar livros de Geociências
Baixar livros de Geografia
Baixar livros de História
Baixar livros de Línguas

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