

Dinâmica caótica em ecologia: avanços teóricos e metodológicos

Chaotic dynamics in ecology: Theoretical and methodological advances

Heury Sousa Ferreira¹
heuryf@yahoo.com.br

Resumo

A Teoria do Caos é um ramo avançado da matemática moderna, que se ocupa do estudo de sistemas não lineares determinísticos, os quais apresentam comportamento aparentemente aleatório. Em ecologia, essa teoria permite abordar questões referentes à dinâmica de populações e comunidades de uma perspectiva na qual características como imprevisibilidade e complexidade se devem a não linearidades inerentes aos componentes do próprio sistema, e não a processos estocásticos que atuam sobre este. Com o desenvolvimento de recentes técnicas de análise de séries temporais, é possível distinguir claramente caos e ruído nessas séries. De igual modo, novos estudos experimentais em dinâmica caótica e ecologia revelam diversas possibilidades teóricas para o entendimento de dinâmica de populações e comunidades. O presente artigo é uma revisão conceitual e metodológica dos tópicos mais recentes em ecologia, abordados sob a ótica da teoria do caos, incluindo análise de séries temporais caóticas, controle de caos em populações, *blooms* algais, sazonalidade e estabilidade de sistemas tróficos, caos e diversidade, dentre outros.

Palavras-chave: caos, controle de caos, sazonalidade, diversidade, estabilidade, expoentes de Lyapunov.

Abstract

Chaos theory is an advanced field of modern mathematics that deals with non-linear deterministic systems that present apparently stochastic behavior. In Ecology, this theory allows the understanding of issues related to population and community dynamics under an alternative framework in which characteristics such as unpredictability and complexity are due to non-linearity inherent to such systems, and not to stochastic processes driving the system from outside. With the development of recent techniques for time series analysis it is possible to distinguish chaos from noise, and recent experimental studies in chaotic dynamics reveal several theoretical possibilities for understanding population and community dynamics. This article presents a brief conceptual and methodological review of the most recent applications of chaotic dynamics in Ecology, including chaotic time series analyses, chaos control, algae blooms, seasonality and stability in trophic systems, chaos and diversity, among others.

Key words: chaos, chaos control, seasonality, diversity, stability, Lyapunov exponent.

¹ Universidade Federal de Goiás, ICB I, Campus II, Caixa Postal 24.241, 4.690-970, Goiânia, GO, Brazil.

Teoria do Caos

A Teoria do Caos é um ramo avançado da matemática moderna que se ocupa do estudo de sistemas não lineares determinísticos os quais apresentam comportamento aparentemente aleatório. Os primeiros lampejos intelectuais que culminaram no desenvolvimento desta teoria remontam ao século XIX. Com o desenvolvimento de programas computacionais, a partir da década de 1960, os estudos de dinâmica caótica obtiveram grande avanço. Em 1963, um artigo intitulado *Deterministic nonperiodic flow* de Edward Lorenz, então meteorologista do Instituto Massachusetts de Tecnologia, provocou uma onda de crescente interesse pelo desenvolvimento do estudo de dinâmica caótica, fato que se estende até os dias atuais (Lorenz, 1963; El-Gohary e Sarhan, 2006). É de Lorenz (1963) o conhecido Efeito Borboleta, que representa uma propriedade matemática, denominada sensibilidade às condições iniciais, relevante para a definição dos sistemas caóticos.

Em ecologia, o grande marco no estudo de dinâmica caótica foi o artigo de May (1974), biólogo que demonstrou claramente que um modelo simples de crescimento populacional, de gerações discretas sem sobreposição, para uma única população sob limitação de recursos e com efeito dependente de densidade, possui uma complexidade dinâmica que varia desde os pontos de equilíbrio estáveis até o caos. O modelo denomina-se mapa logístico, ou equação logística e é representado por

$$X_{n+1} = rX_n(1 - X_n/k) \quad (1).$$

Em (1), r representa a taxa de crescimento intrínseca da população X , n é uma geração discreta, e k , a capacidade de suporte do ambiente.

O estudo do mapa logístico chamou a atenção dos ecólogos para o fato de que as populações biológicas podem apresentar uma dinâmica complexa, por fatores intrínsecos, sem a neces-

sidade de ruídos estocásticos externos agindo sobre aqueles seres biológicos. Desde então, são milhares os trabalhos em ecologia que investigam questões por meio da utilização do paradigma de dinâmica caótica (Hastings *et al.*, 1993; McCann e Yodzis, 1994; Suarez, 1999; Sprott *et al.*, 2005).

A Teoria do Caos permite abordar, de uma nova perspectiva, questões referentes à dinâmica de populações e comunidades. A partir desse novo ponto de vista, as características como imprevisibilidade e complexidade se devem a não linearidades inerentes aos componentes do próprio sistema, e não a processos estocásticos que atuam neste. Em ecologia, houve uma onda de euforia nas décadas de 80 e 90, a despeito das possibilidades de dinâmica caótica em populações e sistemas tróficos. No entanto, a carência de técnicas adequadas para a distinção entre caos e ruídos estocásticos em séries temporais impossibilitou a comprovação experimental de caos em sistemas ecológicos. Como se verificará, ao longo deste artigo, nos dias de hoje, importantes avanços teóricos e conceituais permitem as análises minuciosas de séries temporais, a reconstrução de atratores caóticos a partir destas e a distinção clara entre ruído e caos. Avanços recentes mostram que a dinâmica caótica é uma possibilidade teórica promissora para se pensar em biodiversidade, para a compreensão de fenômenos de explosão populacional, como *blooms* algais, e até mesmo para serem idealizados e concretizados manejos de populações de pragas e minimizados os problemas de conservação.

Assim, o objetivo deste trabalho é apresentar uma revisão concisa dos principais conceitos subjacentes à dinâmica caótica, demonstrando como os avanços recentes neste campo de conhecimento, obtidos de maneira técnica e abstrata, podem ser úteis para a compreensão de sistemas ecológicos. Focalizam-se os principais tópicos em ecologia investigados nos últimos anos, à luz desta teoria, tais

como: o controle de caos em populações, a dinâmica de *blooms* algais, o caos e a biodiversidade, e sazonalidade e a dinâmica caótica. Por fim, apresentam-se algumas perspectivas para avanços futuros.

O conceito científico de caos

Caos é um fenômeno cuja evolução temporal se processa de maneira aparentemente aleatória, porém regida por uma lei determinística. De uma perspectiva mais formal, um mapa f em um espaço métrico X é dito ser caótico em um conjunto invariante Y , ou é dito exibir caos em Y , desde que:

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

Espaço métrico é um conjunto onde se podem definir distâncias entre pontos, também chamadas métricas. Um conjunto é caracterizado invariante se órbitas que iniciam nele permanecem nele.

As órbitas se explicam da seguinte forma: para uma função f contínua que admite inversa a órbita de um ponto a é o conjunto $O(a) = \{f^k(a) : -\infty < k < +\infty\}$, onde f^k representa a k -ésima iteração da função f . Iteração (do latim *iteratione*, repetir) nada mais é do que a aplicação recursiva de uma regra (neste caso, a função f , chamada também de mapa), e consiste basicamente na utilização de resultados anteriores como dados de entrada para a obtenção de novos resultados. Um exemplo simples de iteração é obtido quando se digita um número em uma calculadora de bolso e se pressiona repetidamente o botão raiz quadrada (o mapa é a expressão raiz quadrada, e o ponto a é o valor digitado antes de se pressionar o botão pela primeira vez). Cada vez que o botão raiz quadrada é pressionado, tem-se uma iteração.

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

Por fim, seja $d(x, y)$ a distância entre dois pontos x e y , um mapa f em um espaço métrico X possui sensibilidade às condições iniciais, se existe um número $\delta > 0$ tal que, para todo $x \in X$ e todo $\varepsilon > 0$ existe $y \in X$ com $d(x, y) < \varepsilon$ e existe um n tal que $d(f^n(x), f^n(y)) > \delta$. Às características citadas acima, pode-se acrescentar ainda uma terceira condição (Robinson, 1998):

- (iii) f possui pontos periódicos densos em Y .

Essa última condição significa que, para qualquer subconjunto aberto em Y , sempre haverá um ponto periódico. Assim, as três características citadas (transitividade, sensibilidade às condições iniciais e pontos periódicos densos) são suficientes para que um sistema seja denominado de caótico. A primeira dessas características refere-se à unicidade de um sistema caótico, isto é, um mapa topologicamente transitivo não pode ser decomposto em partes menores independentes não triviais. A segunda característica representa o aspecto imprevisibilidade, pois a evolução de estados iniciais arbitrariamente próximos culmina em resultados que divergem exponencialmente com o tempo. Por fim, a terceira característica confere certa regularidade a um sistema caótico.

Mapas, que são fundamentalmente sistemas discretos, e grupos de equações diferenciais que definem fluxos (trajetórias do sistema cuja dinâmica é especificada pelas equações diferenciais) podem apresentar comportamento caótico (Schaffer, 1985). Mesmo mapas unidimensionais, isto é, aqueles que possuem apenas uma única variável de estado, como, por exemplo, o mapa logístico descrito em (1), podem ter dinâmica caótica. Diversamente, para as equações diferenciais, somente sis-

temas de equações com, no mínimo, três dimensões demonstram comportamento caótico; sistemas com este número mínimo de dimensões surgem na modelagem de interações tróficas ou competitivas (Ferrara e Prado, 1994).

De maneira bastante geral, podem-se modelar fenômenos ecológicos e evolutivos com dois grupos de modelos: modelos lineares, aqueles em que a resposta do sistema é proporcional à entrada; e modelos não lineares, aqueles cuja resposta do sistema não é proporcional à entrada. Quando se trata de modelos lineares, tem-se basicamente três tipos de comportamento: (i) crescimento o tempo todo a uma taxa constante; (ii) decrescimento o tempo todo a uma taxa constante; (iii) comportamento constante. Nada mais complexo que isso pode ser extraído do comportamento de um modelo linear. Um exemplo é o modelo discreto para crescimento populacional sem efeito dependente de densidade, denotado por

$$X_{n+1} = rX_n \quad (2).$$

Nessa representação modelar, o tamanho da população X permanece constante para $r=1$ (quando a taxa de reposição é 1), cresce para $r>1$, e decresce para $r<1$. Os modelos não lineares podem apresentar comportamento periódico, quase periódico e caótico. Um exemplo de modelo não linear é o mapa logístico descrito em (1).

Nesse contexto de sistemas não lineares, a teoria do caos pode ser pensada como uma abordagem teórica complementar ou como alternativa à teoria das probabilidades, no tocante à modelagem e ao entendimento de sistemas cujas séries temporais sugiram comportamento aparentemente aleatório (González *et al.*, 2003; Stone e Ezrati, 1996).

Quantificando o caos

Provido de um conceito cientificamente preciso, o caos pode ser mensurado. A principal métrica utilizada para tal fim denomina-se expoente

de Lyapunov e consiste basicamente numa medida da divergência exponencial de duas condições iniciais arbitrariamente próximas. Os expoentes de Lyapunov são uma quantificação do Efeito Borboleta de Lorenz (1963). Expoentes de Lyapunov positivos indicam comportamento caótico; expoentes negativos ou nulos representam estabilidade (comportamento cíclico). Formalizando-se a definição de Expoentes de Lyapunov, chega-se às seguintes orientações: seja um sistema dinâmico representado por um mapa $f(x)$; admitam-se x_1 e x_2 como dois valores arbitrariamente próximos da variável x ; considere-se $\Delta x = x_2 - x_1$ a distância inicial entre estes dois valores. Assim $f(x_1 + \Delta x) = f(x_2)$, e a distância inicial entre os dois estados do sistema (em x_1 e x_2) é dada por $f(x_1 + \Delta x) - f(x_1)$. A esta distância inicial, chama-se, aqui, de δ . Assim,

$$\delta = f(x_1 + \Delta x) - f(x_1) \quad (3).$$

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

$$\delta^n = \delta e^{n\lambda} \quad (4).$$

Isolando-se λ e substituindo (3) em (4), chega-se a

$$\lambda = \frac{1}{n} \ln \left| \frac{f^n(x_1 + \Delta x) - f^n(x_1)}{f(x_1 + \Delta x) - f(x_1)} \right| \quad (5).$$

Nessa equação, f^n representa a n -ésima iteração do mapa $f(x)$ (Figura 1). Ao se fazer com que a distância inicial tenda a zero, busca-se, com isso, que as duas condições iniciais difiram por uma distância infinitesimal. Faz-se também o número de iterações tender ao infinito. Assim,

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{1}{n} \ln \left| \frac{f^n(x_1 + \Delta x) - f^n(x_1)}{f(x_1 + \Delta x) - f(x_1)} \right| \quad (6).$$

O valor de λ , conforme dado em (6), representa o expoente de Lyapunov

Caos em séries temporais

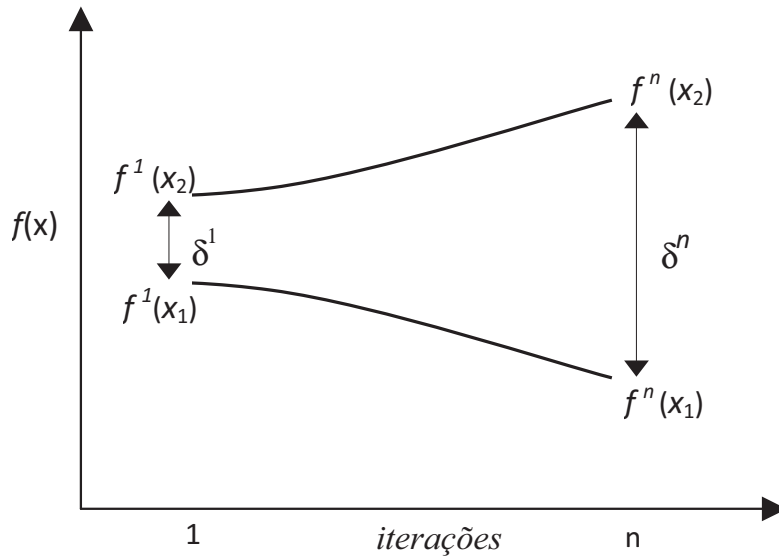


Figura 1. Divergência exponencial após n iterações de duas órbitas inicialmente próximas de um sistema especificado por um mapa $f(x)$. Abreviações: $f^n(x)$, n -ésima iteração do mapa; δ^n , distância após n iterações.

Figure 1. Exponential divergence after n iterations of two initially close orbits of a system specified by a map $f(x)$. Abbreviations: $f^n(x)$, n interactions of the map; δ^n , distance after n interactions.

associado ao mapa $f(x)$ e significa a taxa de divergência exponencial das duas condições iniciais $f(x_1)$ e $f(x_2)$. Pela regra da cadeia, a expressão (6) pode, ainda, ser representada por

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \prod_{i=1}^n \left| \frac{d_i(f(x))}{dx} \right| \quad (7),$$

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

Uma visão geométrica do conceito de expoentes de Lyapunov tem base na taxa de expansão dos eixos de uma hipersfera especificada sobre uma base ortonormal (base vetorial ortogonal e com vetores de comprimento unitário), que se desenvolve segundo as especificações de um fluxo. Cada eixo representa uma dimensão do sistema, e o fluxo deforma o comprimento dos eixos, alterando, dessa maneira, o volume da hipersfera com o passar do tempo (Figura 2). Seja $c_i(0)$ o comprimento do i -ésimo eixo de uma hipersfera num tempo inicial $t=0$, o expoente de Lyapunov, associado com a deformação causada por um fluxo, é dado por

$$\lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \frac{c_i(t)}{c_i(0)} \quad (8).$$

Por vezes, não interessa saber qual o expoente de Lyapunov de cada uma das dimensões do sistema, mas importa verificar se este apresenta expoente positivo para, ao menos, uma delas. Neste caso, é suficiente seguir qualquer par de condições iniciais arbitrariamente próximas, embora não se possa indicar exatamente qual a dimensão do sistema que está se expandindo.

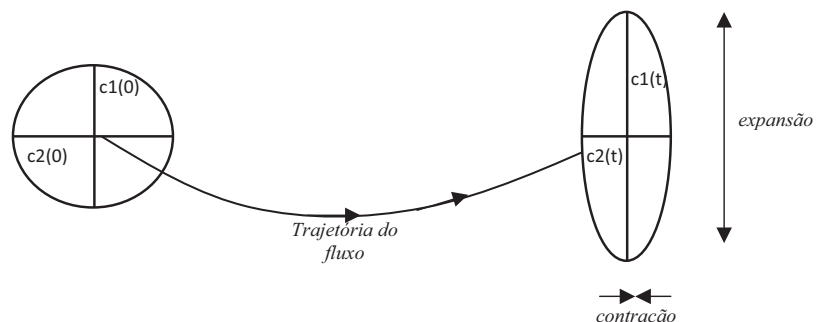


Figura 2. Deformação no tempo (t) do comprimento dos eixos (c_1 e c_2) de uma hipersfera por um fluxo.

Figure 2. Deformation in time (t) of the length of axes (c_1 e c_2) of a hyper-sphere by a flow.

A simples inspeção visual de séries temporais de dados coletados não é um método suficientemente rigoroso para identificar comportamento caótico num sistema, já que é impossível distinguir visualmente uma série temporal caótica de uma série temporal estocástica. Os métodos tradicionais de análises de séries temporais que se baseiam em análises do espectro de potência, ou da função de autocorrelação, também não permitem essa distinção. Por isso, é necessário o uso de técnicas especiais de análises de séries temporais construídas especificamente para tal finalidade. É possível, em princípio, reconstruir um atrator multidimensional a partir de uma série temporal que corresponda a apenas uma de suas dimensões, mesmo sem se ter conhecimento das equações que definem o sistema. O método mais utilizado para esta finalidade denomina-se *Reconstrução de Takens*. Este método permite reconstruir certas propriedades topológicas de um atrator desconhecido, a partir de vetores ξ_i , m -dimensionais, gerados com base em uma série temporal que representa apenas uma das dimensões do atrator (Wang, 2003). Assim, com fundamento em uma série temporal de um atrator desconhecido, constroem-se outro espaço de fases e outro atrator, que terá propriedades topológicas semelhantes ao primei-

ro. O atrator reconstruído não terá forma idêntica ao original, mas uma topologia semelhante, o que é suficiente para caracterizá-lo. Como não se conhece o número de dimensões do atrator original, é necessário escolher de maneira arbitrária uma dimensão e, só assim, proceder-se à reconstrução. Essa dimensão arbitrariamente escolhida é chamada de Dimensão de Imersão (*embedding dimension*, E_D) (Kugiumtzis e Christophersen, 1997). Uma vez reconstruído o atrator, pode-se estimar sua densidade no espaço de fases; tal estimativa denomina-se dimensão de correlação D_C , e consiste, basicamente, em uma medida da dispersão dos pontos que compõem o atrator no espaço de fases, estimada por um algoritmo denominado *Algoritmo de Grassberger-Procarria*. Tratando-se de sistemas estocásticos, D_C cresce indefinidamente com o aumento de E_D . No entanto, se o sistema for caótico, D_C atinge um valor constante com o aumento de E_D (Ferrara e Prado 1994).

Por meio do mesmo algoritmo, pode-se estimar a entropia de Kolmogorov-Sinai (taxa média de criação de informação do sistema), que também fornece um critério claro de distinção entre um sinal caótico e um sinal estocástico. Este último produz uma quantidade infinita de entropia, quando o tempo tende ao infinito, enquanto sistemas caóticos produzem uma quantidade finita, correspondente à soma dos expoentes de Lyapunov positivos do sistema, que também podem ser estimados a partir dos dados de séries temporais (Ferrara e Prado, 1994).

Atualmente, confirma-se claramente a existência de caos, por meio de dados experimentais em sistemas planctônicos (Beninca *et al.*, 2008), em populações de insetos (Desharnais *et al.*, 2001; Dennis *et al.*, 2001); com dados coletados em campo, as evidências são muito fortes para população de lincos (Gamarra e Solé, 2000) e de alguns roedores (Turchin e Ellner, 2000; Turchin, 1993).

Caos em sistemas planctônicos e florações algais

Dos muitos sistemas que podem ser pensados como modelos para estudos experimentais e teóricos em dinâmica caótica, os sistemas planctônicos figuram como um dos mais promissores. Isto se deve a características como seu curto ciclo de vida, a alta taxa reprodutiva e a baixa relação superfície/área, que os predispõem teórica e naturalmente à instabilidade. De fato, alguns autores argumentam que a dinâmica caótica possivelmente seja a solução para o paradoxo do plâncton proposto por Hutchinson (Hutchinson, 1961; Scheffer *et al.*, 2003). A ideia fundamental é a de que a dinâmica caótica impede o sistema de atingir um estado no qual há exclusão competitiva, o que permite maior biodiversidade nos sistemas planctônicos (Huisman e Weissing, 1999).

Nesse contexto de instabilidade de populações planctônicas, devido a não linearidades do próprio sistema, alcança-se uma nova forma de entendimento para fenômenos como florações ou *blooms* algais (Huppert *et al.*, 2005; Scheffer *et al.*, 1997; Stone e Ezrati, 1996), tanto para *blooms* naturais quanto para aqueles provocados por ação antrópica mediante a eutrofização de corpos d'água. Se, de fato, *blooms* resultam da não linearidade pertinente ao próprio sistema, então é possível que o horizonte de previsibilidade de tais fenômenos seja inerentemente estreito, não devido à estocasticidade ambiental, mas a uma imprevisibilidade que lhe é própria, característica fundamental de qualquer sistema caótico decorrente da sensibilidade às condições iniciais. Entretanto, considerando-se o aspecto de que sistemas caóticos são controláveis, o manejo de lagos e mananciais pode ser pensado dentro desta ótica.

Sistemas caóticos são controláveis

Apesar de imprevisíveis a longo prazo, sistemas caóticos são controláveis.

A ideia básica é a de que sistemas caóticos podem ser perturbados de modo específico a fim de se obter um estado estável do sistema. Há um número infinito de órbitas periódicas instáveis entrelaçadas no espaço de fases que representa um sistema caótico. Devido à propriedade de sensibilidade às condições iniciais, pequenas perturbações podem manter o sistema em uma dessas órbitas periódicas, fazendo com que ele se comporte como se fosse periódico, controlando-se, assim, o caos deste sistema.

Os métodos de estabilização se dividem basicamente em dois grandes grupos: métodos de perturbações internas ou paramétricos (afetam-se parâmetros do sistema) e métodos de perturbações externas (afeta-se o sistema como um todo) (Sole *et al.*, 1999; Gomes *et al.*, 2008). Como um primeiro exemplo de método de perturbação interna, pode-se citar o método OGY (Ott *et al.*, 1990). Este método requer um conhecimento prévio da trajetória do sistema a ser estabilizado, o que implica em uma necessidade de obtenção de séries temporais muito longas, inviáveis na grande maioria dos estudos em ecologia. Um protocolo mais plausível envolve a perturbação periódica de algum parâmetro controle do sistema, como, por exemplo, a taxa de crescimento populacional. Toma-se, novamente, o clássico modelo logístico como exemplo: $X_{n+1} = rX_n(1-X_n)$. Quando $r > 3.57$, a população se comporta de forma caótica; para valores de $r < 3.57$ aparecem comportamentos cíclicos. Uma maneira bastante intuitiva de se controlar caos, nesse caso, é por meio de aplicações de perturbações periódicas sobre o parâmetro controle r , de modo que ele atinja valores menores que 3.57.

Assim,

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= f_r(X_n) \\ X_{n+p} &= f_\mu(X_{n-(p-1)}) \end{aligned} \quad (9).$$

Conforme (9), f representa a função quadrática de parâmetro controle r que define o mapa logístico, p repre-

senta o período de perturbação, e $\mu=rk$ representa a perturbação, sendo k a intensidade dessa perturbação.

Como exemplo de um método de perturbação externa, cita-se o método GM (Gomez e Matias, 1993): procede-se por meio de perturbações periódicas do sistema, que são proporcionais ao presente estado desse sistema. Toma-se novamente a equação logística como exemplo. Aplicando-se o método GM, tem-se:

$$X_{n+1} = f_r(X_n) + \psi \quad (10).$$

Nessa representação do método, p é período de perturbação e ψ indica a intensidade desta. Repare que o parâmetro controle r é mantido constante, e a perturbação ocorre no sistema como um todo. Ecologicamente, pode-se pensar $\psi > 0$ como imigração e $\psi < 0$ como emigração sazonal dependente de densidade, para o caso de indivíduos de distribuição agrupada ou territorial, respectivamente.

Embora, à primeira vista, o controle do caos soe como uma abstração demasiada, já se confirmou experimentalmente tal controle em populações do besouro de farinha *Tribolium castaneum*, por meio de pequenas perturbações periódicas na taxa de recrutamento de adultos (Desharnais *et al.*, 2001). É interessante notar que todas essas distintas formas de perturbação implicam sempre em pequenas perturbações, não em perturbações drásticas. Assim, se uma população de pragas em uma lavoura se comportar de maneira caótica, seu controle não implica, necessariamente, num grande extermínio em massa de seus membros, mas, isto sim, em estratégias que desencadeiem pequenas perturbações em parâmetros populacionais específicos (Suarez, 1999).

Sazonalidade e dinâmica caótica

Modelos matemáticos de equações diferenciais que representam sistemas tróficos podem apresentar comporta-

mento caótico devido à ação de efeito sazonal, geralmente representado em tais modelos por adição de uma função senoidal (Upadhyay e Iyengar, 2005). A intensidade da sazonalidade e o período do efeito são os dois principais parâmetros capazes de gerar dinâmica caótica nesses sistemas (Gakkhar e Naji, 2003a).

De maneira geral, o aumento da sazonalidade implica em maior instabilidade do sistema, com um cenário de duplicação de período até surgimento de caos (Gakkhar e Naji, 2003b). No entanto, a natureza fractal de processos caóticos faz com que não haja um contínuo perfeito de caos e estabilidade, ou seja, caso se interpretem distintas sazonalidades como implicando em distintas localidades, então os modelos indicam que pode haver locais com intensidades de sazonalidade muito próximas, porém com comportamentos dinâmicos muito distintos: alguns caóticos, outros estáveis.

Variação explicada

A estocasticidade é uma realidade em sistemas ecológicos, em maior ou menor grau, dependendo da escala e do sistema. Considerando tal assertiva, por que usar modelos determinísticos? É possível que um “esqueleto determinístico” caótico explique a maior parte da variação de um conjunto de dados aparentemente aleatório, o que acarreta uma ruptura epistemológica drástica. O sistema seria imprevisível e complexo por si só, e não por consequência das influências externas, embora estas também contribuam para parte de sua variação. Nesse contexto, a dinâmica caótica e a teoria das probabilidades surgem como abordagens complementares (Dennis *et al.*, 2003; Ellner e Turchin, 2005).

Frequentemente, busca-se, em estudos de ecologia, uma correlação entre variação de comunidades ou populações e variáveis ambientais explanatórias que teoricamente tenham poder de predição. Quando se encontra muita variação não explicada pelas variáveis

preditoras, é comum acreditar-se que alguma variável importante deixou de ser medida. No entanto, caso exista um esqueleto determinístico não linear que rege a dinâmica do sistema, a variação pode dever-se a não linearidades inerentes ao próprio sistema, à dinâmica caótica, e não à influência de variáveis externas. A compreensão desse sistema não implica, portanto, em coletar novas variáveis ambientais, mas em entender os processos intrínsecos que geram tal comportamento.

Avanços futuros

Muitos modelos matemáticos em ecologia definem sistemas não lineares, que demonstram comportamento caótico para algumas combinações de parâmetros. Se o caos é ou não uma realidade em populações biológicas, é algo que só pode ser respondido com dados coletados e analisados de maneira adequada. Estudos experimentais que envolvem organismos de curto ciclo de vida e alta taxa reprodutiva, tais como organismos planctônicos e diversos grupos de insetos, parecem ser um caminho adequado para confrontar as previsões dos modelos caóticos com dados experimentais. Uma maior integração de esforços entre profissionais teóricos e experimentais surge como ação necessária para os avanços neste sentido (Kareiva, 1989).

É possível que, para muitos organismos, a estabilidade das populações não se dê por ausência de caos, mas por controle deste, por meio de mecanismos endógenos de autorregulação (Doebeli, 1993). Isso se alia ao fato de que, se o caos pode manter a diversidade, a comprovação dessa hipótese implica em novas formas de se pensar manejo e conservação.

A possível integração entre modelos ecológicos e evolutivos também levanta questões bastante interessantes, já que boa parte dos modelos matemáticos, tanto em ecologia como em genética de populações, são não lineares e apresentam dinâmica caótica para muitas combinações de parâmetros. Dados

os aspectos teóricos que envolvem sincronia e acoplamento de sistemas caóticos, é possível que novas descobertas e *insights* surjam nessa direção.

Conclusões

A teoria do caos fornece uma abordagem alternativa à teoria das probabilidades no entendimento de sistemas ecológicos que apresentam comportamento complexo. O comportamento caótico surge em uma série de modelos matemáticos, descrevendo interações tróficas em ecologia. Estes modelos apontam para o fato de que o caos pode ser não somente uma realidade em contextos específicos, mas também responsável pela manutenção da diversidade.

A concepção de que flutuações populacionais implicam necessariamente em ação forte de fatores externos é posta em cheque pelos princípios de não linearidade que regem sistemas caóticos. E, por mais abstrato que pareça, estudos experimentais recentes comprovam caos e controle de caos em populações sob condições de laboratório. A teoria do caos propicia um novo entendimento para questões práticas e teóricas interessantes em dinâmica de comunidades e dinâmica populacional, tais como o controle de pragas, o entendimento de florações algais, de padrões de diversidade, da extinção de espécies, e do papel da sazonalidade sobre a estabilidade de sistemas tróficos. Por essas razões e possibilidades que se abrem, são necessários estudos experimentais mais claros, munidos de novas técnicas de análises de séries temporais, a fim de testar, de maneira mais concisa, as predições geradas pelo contexto de dinâmica caótica. As perspectivas parecem promissoras, e a conciliação entre rigor experimental e predição acurada de bons modelos pode propiciar um entendimento mais profundo em diversas questões de dinâmica complexa em ecologia.

Agradecimentos

Ao Fundo de Amparo à Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico do Es-

tado do Maranhão (FAPEMA), pelo apoio econômico, e a José Alexandre Felizola Diniz Filho, pelo incentivo e discussões a respeito do tema.

Referências

- BENINCA, E.; HUISMAN, J.; HEERKLOSS, R.; JÖHNK, K.D.; BRANCO, P.; NES, E.H.V.; SCHEFFER, M.; ELLNER, S.P. 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature*, **451**:822-826.
- DENNIS, B.; DESHARNAIS, A.R.; CUSHING, J.M.; HENSON, S.M.; COSTANTINO, R.F. 2001. Estimating chaos and complex dynamics in an insect population. *Ecological Monographs*, **71**:277-303.
- DENNIS, B.; DESHARNAIS, A.R.; CUSHING, J.M.; HENSON, S.M.; COSTANTINO, R.F. 2003. Can noise induce chaos? *Oikos*, **102**:329-339.
- DESHARNAIS, R.A.; COSTANTINO, R.F.; CUSHING, J.M.; HENSON, S.M.; DENNIS, B. 2001. Chaos and population control of insect outbreaks. *Ecology Letters*, **4**:229-235.
- DOEBELI, M. 1993. The evolutionary advantage of controlled chaos. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **254**:281-285.
- EL-GOHARY, A.; SARHAN, A. 2006. Optimal control and synchronization of Lorenz system with complete unknown parameters. *Chaos Solitons & Fractals*, **30**:1122-1132.
- ELLNER, S.P.; TURCHIN, P. 2005. When can noise induce chaos and why does it matter: A critique. *Oikos*, **111**:620-631.
- FERRARA, N.F.; PRADO, C.P.C. 1994. *Caos: uma introdução*. São Paulo, Edgard Blucher Ltda., 400 p.
- GAKKHAR, S.; NAJI, R.K. 2003a. Chaos in seasonally perturbed ratio-dependent prey-predator system. *Chaos Solitons & Fractals*, **15**:107-118.
- GAKKHAR, S.; NAJI, R.K. 2003b. Seasonally perturbed prey-predator system with predator-dependent functional response. *Chaos Solitons & Fractals*, **18**:1075-1083.
- GAMARRA, J.G.P.; SOLÉ, R.V. 2000. Bifurcations and chaos in ecology: Lynx returns revisited. *Ecology Letters*, **3**:1-8.
- GOMES, A.A.; MANICA, E.; VARRIALE, M.C. 2008. Applications of chaos control techniques to a three-species food chain. *Chaos Solitons & Fractals*, **36**:1097-1107.
- GONZÁLEZ, J.A.; TRUJILLO, L.; ESCALANTE, A. 2003. Intrinsic chaos and external noise in population dynamics. *Physica A*, **324**:723-732.
- GUEMEZ, J.; MATIAS, M.A. 1993. Control of chaos in unidimensional maps. *Physics Letters A*, **181**:29-32.
- HASTINGS, A.; HOM, L.C.; ELLNER, S.; TURCHIN, P.; GODFRAY, H.C.J. 1993. Chaos in ecology: Is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**:1-33.
- HUISMAN, J.; WEISSING, F.J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, **402**:407-410.
- HUPPERT, A.; BLASIUS, B.; OLINKY, R.; STONE, L. 2005. A model to seasonal phytoplankton blooms. *Journal of Theoretical Biology*, **236**:276-290.
- HUTCHINSON, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, **95**:137-145.
- KAREIVA, P. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. In: J. ROUGHGARDEN; R.M. MAY; S.A. LEVIN, *Perspectives in ecological theory*. Princeton, Princeton University Press, p. 68-88.
- KUGIUMTZIS, D.; CHRISTOPHERSEN, N. 1997. State space reconstruction: Method of delays vs. singular spectrum approach. *University of Oslo Research Report*, **236**:1-11.
- LORENZ, E.N. 1963. Deterministic nonperiodic flow. *Journal of the Atmospheric Sciences*, **20**:130-141.
- MAY, R.M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations – stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, **186**:645-647.
- McCANN, K.; YODZIS, P. 1994. Biological conditions for chaos in a 3-species food-chain. *Ecology*, **75**:561-564.
- OTT, E.; GREBOGI, C.; YORKE, J.A. 1990. Controlling chaos. *Physical Review Letters*, **64**:1196-1199.
- ROBINSON, C. 1998. *Dynamical systems: Stability, symbolic dynamics, and chaos*. 2ª ed., Boca Raton, CRC Press, 504 p.
- SCHAFER, W.M. 1985. Order and chaos in ecological systems. *Ecology*, **66**:93-106.
- SCHEFFER, M.; RINALDI, S.; HUISMAN, J.; WELSSING, F.J. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: Solutions do the paradox. *Hydrobiologia*, **491**:9-18.
- SCHEFFER, M.; RINALDI, S.; KUZNETSOV, Y.A.; VANNES, E.H. 1997. Seasonal dynamics of Daphnia and algae explained as a periodically forced predator-prey system. *Oikos*, **80**:519-532.
- SOLE, R.V.; GAMARRA, J.G.P.; GINOVART, M.; LOPEZ, D. 1999. Controlling chaos in ecology: From deterministic to individual-based models. *Bulletin of Mathematical Biology*, **61**:1187-1207.
- SPROTT, J.C.; VANO, J.A.; WILDENBERG, J.C.; ANDERSON, M.B.; NOEL, J.K. 2005. Coexistence and chaos in complex ecologies. *Physics Letters A*, **335**:207-212.
- STONE, L.; EZRATI, S. 1996. Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology*, **84**:279-291.
- SUAREZ, I. 1999. Mastering chaos in ecology. *Ecological Modelling*, **117**:305-314.
- TURCHIN, P. 1993. Chaos and stability in rodent population-dynamics: Evidence from nonlinear time-series analysis. *Oikos*, **68**:167-172.
- TURCHIN, P.; ELLNER, S.P. 2000. Living on

the edge of chaos: Population dynamics of Fennoscandian voles. *Ecology*, **81**:3099-3116.
UPADHYAY, R.K.; IYENGAR, S.R.K. 2005. Effect of seasonality on the dynamics of 2 and 3 species prey-predator systems. *Nonlinear*

Analysis: Real World Applications, **6**:509-530.
WANG, J. 2003. Application of the chaos time series analysis method for identification of non-linear behavior of pressure fluctuation in a fluid system. *In*: INTERNATIONAL CONFER-

ENCE ON CONTROL AND AUTOMATION (ICCA'03), 4, Montreal, *Annals*, p. 451-455.

Submitted on May 11, 2009.

Accepted July 29, 2009.