
Crescimento com regulação - sazonais

8.1 Crescimento com regulação: a equação Logística dos sazonais.

A equação logística dos reprodutores sazonais, a seguir deduzida, constitui uma das formas mais simples de incorporar os mecanismos de auto-regulação numa equação representando o crescimento populacional. Simbolize-se por N_t e por N_{t+1} , respectivamente, a densidade populacional no início e no fim do intervalo de tempo $(t, t+1)$. A variação absoluta da densidade no intervalo t , é a diferença $(N_{t+1} - N_t)$, e simboliza-se por $\Delta N_t = (N_{t+1} - N_t)$.

A taxa relativa de crescimento, é a quantidade de variação da densidade populacional *relativamente* à densidade inicial da população, isto é:

$$(N_{t+1} - N_t) / N_t \quad [8.1]$$

O número médio de filhos com que cada indivíduo da geração t contribui para a população no início da época de reprodução seguinte designa-se por taxa de incremento na geração t , e simboliza-se por λ_t ,

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t \quad [8.2]$$

A taxa de incremento não pode permanecer indefinidamente constante, i.e., ser a mesma em todos os sucessivos intervalos $(t, t+1)$. De facto, a auto-regulação exige que a taxa de incremento possa variar e se ajuste em cada geração à densidade populacional, i.e., que a taxa de incremento seja uma função da densidade: $\lambda_t = F(N_t)$.

Uma forma muito simples de incorporar a auto-regulação em [8.2], consiste em argumentar que a taxa relativa de crescimento populacional ([8.1]) em cada geração, deve ser proporcional à diferença entre a densidade equilibrada máxima (K) e a densidade no início dessa geração, i.e. ao crescimento "não realizado". Por outras palavras, o quociente $\Delta N_t / N_t$ deve ser proporcional a $(K - N_t)$. Seja c o coeficiente de proporcionalidade, então

$$\frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} = c(K - N_t)$$

exprimindo N_{t+1} em função de N_t , obtem-se a equação

$$N_{t+1} = [(1 + cK) - c N_t] N_t \quad [8.3]$$

Comparando com a equação [8.2], verifica-se que a taxa de incremento λ_t ficou de facto representada em função da densidade populacional:

$$\lambda_t = (1 + cK) - c N_t \quad [8.4]$$

EXERCÍCIO. Deduzir [8.3].

Quando a densidade populacional fôr tão baixa que se possa considerar virtualmente nula ($N_t \approx 0$), pode-se assumir que a população cresce com taxa de incremento máxima, sem auto-regulação. Represente-se por R essa taxa, muitas vezes chamada taxa específica de incremento. Note-se que R é um caso particular de λ , quando a taxa de natalidade é máxima e a taxa de mortalidade é mínima.

EXERCÍCIO. Justificar esta última afirmação. Colocar um papel sobre as linhas que se seguem e responder: A partir de [8.4], qual a expressão que representa R ?

Nessas circunstâncias, λ_t toma o seu valor mais alto possível, isto é:

$$R = (1 + cK) \quad \therefore \quad c = (R - 1) / K \quad [8.5]$$

Substituindo $(1+cK)$ por R e c por $(R-1)/K$ na equação [8.3], obtém-se de imediato a equação logística, adequada para estudar a auto-regulação da densidade dos reprodutores sazonais de gerações separadas, expressa em função dos parâmetros R e K,

$$N_{t+1} = R N_t - \frac{R-1}{K} N_t^2 \quad [8.6]$$

EXERCÍCIO A equação [8.6] também pode ser deduzida directamente a partir da logística dos contínuos. Se se assumir que a variação de N não ocorre instantaneamente (dN/dt) mas sim em intervalos de tempo discretos (Δt), a equação logística dos reprodutores contínuos pode-se escrever: $\frac{\Delta N}{\Delta t} = r N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$, sendo $\Delta N = N_{t+1} - N_t$. Se se

tomar um intervalo de tempo particular para unidade de tempo ($\Delta t = 1$), então: $N_{t+1} = N_t + r N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$.

Verificar que basta colocar $R=r+1$ para transformar esta equação na eq. [8.6]. Uma vez que tanto R como r são, por definição, constantes de crescimento quando $N \approx 0$, as duas equações são equivalentes e têm o mesmo comportamento dinâmico.

Num gráfico em que as ordenadas sejam N_{t+1} e as abcissas sejam N_t , a equação logística na sua forma [8.6] representa, geometricamente, uma parábola simétrica. O máximo da parábola atinge-se em $N_t = KR / 2(R-1)$, e é igual a $KR^2 / 4(R-1)$. As raízes da parábola estão em $N_t = 0$ e em $N_t = KR / (R-1)$. Este último valor de N_t

representa o valor mais elevado que a densidade populacional pode atingir na geração t.

EXERCÍCIO. Demonstrar as afirmações do último parágrafo.

A equação logística dos reprodutores sazonais é frequentemente apresentada não na forma [8.6] mas sim na sua forma canónica. Na forma canónica, a variável original N_t é substituída por uma outra, diga-se x_t , que representa a densidade populacional *sem dimensões*. Quer dizer, a densidade populacional na geração t é dividida pelo máximo valor que ela pode atingir, i.e. $KR/(R-1)$, de tal forma que todos os valores de x_t variam entre 0 e 1 e não têm dimensões:

$$x_t = \frac{N_t}{K R / (R - 1)},$$

logo,

$$N_t = x_t \frac{R K}{R - 1} \quad e \quad N_{t+1} = x_{t+1} \frac{R K}{R - 1}$$

substituindo em [8.6], obtem-se a equação logística sem dimensões:

$$x_{t+1} = R x_t (1 - x_t) \tag{8.7}$$

Geométricamente, [8.6] e [8.7] são parábolas (Fig 8.1). Será a parábola justificável à luz das nossas expectativas ecológicas? Recorde-se que N_{t+1} se obtem multiplicando N_t pela taxa de incremento λ_t e note-se que a parábola satisfaz as seguintes considerações ecológicas:

- a) Quando a população é nula, deve originar uma população nula na geração seguinte.
- b) Quando a população é muito pequena, a sua taxa de incremento deve ser máxima e, naturalmente, maior do que 1. O declive da função $N_{t+1} = F(N_t)$ deve ser positivo e máximo perto de $N_t = 0$.
- c) Deve haver uma densidade populacional tão alta que a taxa de incremento se anula originando o colapso da população ($N_{t+1} = 0$).
- d) Quando a população é muito grande, mas inferior ao valor referido em (c), λ_t deve ser pequeno (mas maior do que 0).
- e) Deve haver uma densidade populacional intermédia em que a população se encontra em equilíbrio com os recursos do meio. Nessa densidade $\lambda_t = 1$, i.e. a sua taxa de incremento é exactamente a necessária para substituir a população.

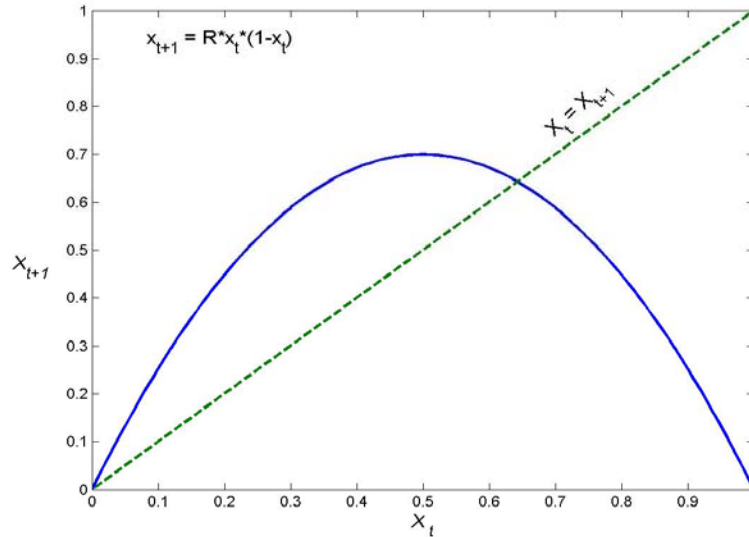


Fig. 8.1. A linha azul a cheio representa a equação [8.7], onde x_t é o efectivo populacional no instante t . A linha verde pontuada, com inclinação de 45° , representa o lugar geométrico em que $x_t = x_{t+1}$. A forma geométrica da equação [8.6] é igual. O valor de R foi 2.8.

A equação logística é uma equação às diferenças *não-linear*. De facto, não se pode reduzir [8.6] (ou para o mesmo efeito [8.7]) à forma linear, porque existe um termo N_t^2 (ou x_t^2). Tentar resolver a equação com soluções do tipo $N_{t+n} = N_t \lambda^n$, como nos casos lineares, também não conduz a nada. Apesar da sua aparente simplicidade a equação logística não tem uma solução algébrica conhecida e, de facto, o mesmo acontece com a maioria das equações não-lineares às diferenças. As equações não-lineares têm de ser tratadas com métodos especiais que carecem das generalidades encontradas para as equações lineares. Porquê estudar equações não-lineares? Porque a incorporação de um mínimo de realismo (e.g. auto-regulação) nas equações de crescimento populacional conduz sempre a equações não-lineares e, de facto, a grande maioria dos fenómenos biológicos são não-lineares. Existe uma outra razão, quase filosófica, que transcende a aplicação imediata de modelos de equações às diferenças em Biologia. Uma importante descoberta da última década é que o comportamento aparentemente aleatório de certos fenómenos biológicos (e.g. a variação da densidade populacional) pode ser originado por regras puramente determinísticas e simples (mas não-lineares), como é o caso da equação [8.6].

8.2 Não-linearidades em Biologia.

A Biologia não é linear. Qualquer tentativa minimamente realista de efectuar um modelo de um fenómeno biológico está em geral condenada a confrontar-se com não-linearidades de todo o tipo. Para dar apenas alguns exemplos, a taxa de natalidade de uma população não varia linearmente em função da densidade da população ou de variáveis físicas exteriores, um predador não aumenta o seu consumo de presas linearmente com o aumento da

densidade de presas, a taxa de crescimento individual de uma larva de peixe não varia linearmente com a temperatura e o mesmo se passa com o metabolismo celular.

EXERCÍCIO. Tentar dar um exemplo de uma relação linear entre duas variáveis quaisquer, com a condição de uma delas, pelo menos, ser uma variável biológica (fisiológica, populacional, morfológica ou outra qualquer). É difícil? É necessário impôr restrições ao domínio da variável biológica para a linearidade se manter?

Com o acumular de observações provenientes dos mais diversos sistemas biológicos no decorrer de dezenas de anos, os biólogos começaram a constatar que o comportamento de muitas variáveis ecológicas, fisiológicas, comportamentais, etc., exibe semelhanças muito suspeitas com o complexo comportamento das equações matemáticas não-lineares. Infelizmente, esta constatação representa uma má notícia, no que respeita a capacidade de previsão dos sistemas biológicos. No caso mais extremo, variáveis envolvidas em relações não-lineares podem exibir aquilo que é conhecido por comportamento caótico. Na prática, a densidade de uma população que exibe comportamento caótico não pode ser prevista: é como se fosse aleatória. Existe no entanto uma diferença fundamental entre um comportamento caótico e um comportamento aleatório. É que um comportamento caótico é determinado por um mecanismo *inteiramente determinístico*, que pode até ter uma aparência inofensiva e simples, como é o caso da equação [8.6]. A descoberta do caos revolucionou o pensamento científico em áreas da Biologia tão diversas como a Dinâmica Populacional e a Fisiologia. Volto a este tema mais adiante.

Antes de entrar nas formas de lidar com a não-linearidade, um pouco mais de formalismo matemático. Uma equação não-linear às diferenças é qualquer equação de forma geral

$$x_{t+1} = f(x_t, x_{t-1}, x_{t-2}, \dots) \quad [8.8]$$

Onde x_t é em geral o valor da variável que nos interessa, no instante t , expresso em termos do seu valor em instantes anteriores ($t, t-1, t-2, \dots$). Esta relação, expressa pela função f , pode envolver qualquer tipo de não-linearidade (f pode ter exponenciais, potências dos x 's, recíprocos, funções trigonométricas, etc.). As equações lineares do crescimento sem regulação são evidentemente casos particulares de [8.8]. Uma solução de [8.8] é uma fórmula geral relacionando x_t na geração t com valores iniciais especificados de x , por exemplo x_0 e x_1 . São muito poucos os casos em que se consegue encontrar uma solução analítica geral quando [8.8] não é linear. Na maior parte dos casos será necessário contentarmo-nos com o estudo de [8.8] numa gama muito restrita de valores que as variáveis podem tomar (como espero mostrar mais adiante), ou então explorar o comportamento de [8.8] por simulação computacional.

8.3 Pontos de equilíbrio e estabilidade.

Por razões simplificativas, tome-se numa equação não-linear de 1ª ordem às diferenças (1ª ordem quer apenas

dizer que a variável x_t é função de si própria 1 intervalo de tempo antes):

$$x_{t+1} = f(x_t) \tag{8.9}$$

É possível que exista um valor da densidade populacional, x , para o qual a população não se altere nos sucessivos intervalos de tempo. Vou chamar x^* a esse valor. Ter-se-ia então:

$$x_{t+1} = x_t = x^* \tag{8.10}$$

e, claro, $x^* = f(x^*)$ [8.11]

Este valor da densidade, x^* , chama-se um valor de equilíbrio. Por definição, se a população toma o valor x^* , permanece com esse valor indefinidamente, até que um agente perturbador a desloque de x^* . *Em geral* x^* é um ponto fixo da função $f(x)$.

Raramente é possível encontrar uma solução geral para [8.9]. Muitas vezes, contudo, é fácil determinar o valor de x^* que verifica [8.11]. Se pressuposermos que x teve, pelo menos uma vez, oportunidade de atingir x^* , podemos tentar estudar qual o seu comportamento provável quando uma perturbação exterior a desloca de x^* . Haverá tendência intrínseca para voltar a x^* na ausência de novas perturbações? ou um afastamento de x^* leva-o a "fugir" para um valor totalmente diferente? Antes de expôr o método que permite procurar respostas para estas perguntas, convem explicar desde já que há vários tipos de equilíbrio.

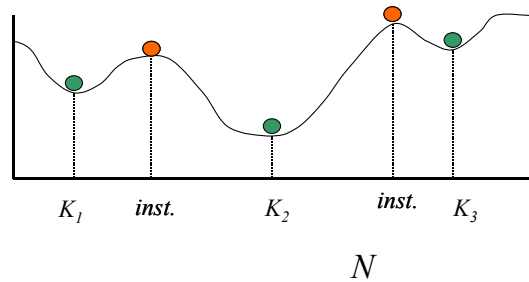


Figura 8.2. Três equilíbrios localmente estáveis e dois equilíbrios instáveis.

Imagine-se que a esfera da Figura 8.2 é uma metáfora para x (o eixo horizontal representa valores que x pode tomar). Existem cinco estados de equilíbrio na Fig. 8.2 em que a esfera pode permanecer indefinidamente caso não seja perturbada. Mas existe uma diferença essencial entre os estados de equilíbrio. Os equilíbrios K_1 , K_2 e K_3 são estados de equilíbrio estável porque quando a bola é desviada "um pouco", ela tende a retornar ao estado original. É óbvio na Figura 8.2 o que quero dizer com "um pouco". Se a esfera for empurrada para a direita de K_1 e atingir o estado K_2 , já não retorna a K_1 . Dum modo geral, um equilíbrio diz-se estável se (pelo menos) na vizinhança desse

estado a variável x , *depois de perturbada, fôr atraída de novo para esse equilíbrio*. O domínio de valores em que a variável tende a retornar ao equilíbrio designa-se por domínio de atracção do equilíbrio. Os estados assinalados com “inst” na Figura, pelo contrário, são estados de equilíbrio instável. Se a bola for perturbada para fora destes estados já não regressa. O seu domínio de atracção é o conjunto vazio. Neste caso a população poderia transitar para um outro estado de equilíbrio.

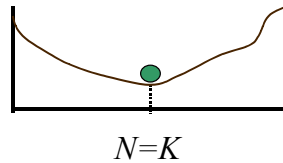


Figura 8.3. Equilíbrio globalmente estável.

Vou agora distinguir entre dois tipos de equilíbrio estável. Repare-se na Fig. 8.3. A esfera encontra-se no estado $N=K$, um equilíbrio estável. Mas existe uma diferença entre este equilíbrio e os equilíbrios estáveis da Fig. 8.2. Qualquer perturbação da esfera em $N=K$ não a desloca para pontos onde ela já não possa retornar ao equilíbrio. O domínio de atracção compreende toda a gama de posições possíveis que a esfera possa tomar. Quando assim é, diz-se que a estabilidade do equilíbrio é global. Não há perturbação de duração finita que possa impedir que a esfera acabe por regressar ao equilíbrio. A estabilidade em K_1 , K_2 e K_3 (fig 8.2), pelo contrário, só é válida dentro de uma certa vizinhança, diz-se portanto que é uma estabilidade local. Em resumo, se o domínio de atracção de um equilíbrio estável da variável x fôr igual ao próprio domínio de x , esse equilíbrio é globalmente estável, se fôr inferior ao domínio de x , é apenas localmente estável.

Sendo os fenómenos biológicos em geral não-lineares, os ecologistas já perceberam que estes conceitos não têm apenas interesse académico. Se, no decorrer das suas actividades de campo, seguirem durante gerações a densidade de uma população e concluírem que ela se encontra em equilíbrio, é importante saber até que ponto uma perturbação ambiental pode alterar a densidade da população com carácter irreversível. Quando os equilíbrios têm domínios de atracção pequenos (ou nulos), as perturbações podem ser arautos de grandes surpresas. Extinção de populações locais por exemplo. Mesmo quando não é possível uma solução geral exacta para [8.9], convém pelo menos saber se uma população em equilíbrio, representada por [8.9], está sujeita a grandes mudanças de estado.

8.4 Um método analítico para lidar com equações de 1ª ordem.

Retome-se então a equação [8.9] e imagine-se que o valor de equilíbrio x^* é conhecido (é em geral fácil determinar x^* nas equações mais simples da dinâmica populacional). Nesta secção vou descrever uma forma de investigar o comportamento da densidade populacional na vizinhança de x^* . A minha principal preocupação é responder à pergunta: Será que x^* é localmente estável ?

Suponha-se que a população foi desviada de x^* por uma perturbação pequena e tomou o valor x_t , *perto de* x^* . Se o equilíbrio for estável, x_t tende a regressar a x^* . Vou representar por x'_t o *desvio* da população relativamente ao equilíbrio, isto é:

$$x'_t = x_t - x^* \quad [8.12]$$

Investigar se o equilíbrio é estável (ou não), equivale evidentemente a investigar se o desvio x'_t tende a diminuir (ou a aumentar). Será que o desvio na geração seguinte, x'_{t+1} , é maior do que x'_t ? Para já vou representar o desvio na geração seguinte. Usando as equações [8.11] e [8.12], é fácil verificar que

$$x'_{t+1} = x_{t+1} - x^* = f(x_t) - x^* = f(x^* + x'_t) - x^* \quad [8.13]$$

Isto é o desvio na geração seguinte, mas ainda não se pode determinar o seu valor. Isto porque o lado direito de [8.13] envolve a função $f(\cdot)$ avaliada em $(x^* + x'_t)$, coisa que normalmente se desconhece. Neste ponto vou usar um truque muito comum para lidar com problemas não lineares. Vou *aproximar* o valor de $f(\cdot)$ por uma expressão que seja possível calcular, tirando partido do facto de o desvio x'_n ser pequeno. Esta expressão é a seguinte:

$$f(x^* + x'_t) \approx f(x^*) + f'(x^*)x'_t \quad [8.14]$$

onde $f'(x^*)$ é a derivada da função $f(x_t)$ avaliada no ponto x^* , isto é:

EXERCÍCIO. No fim deste texto existe um pequeno anexo que explica como [8.14] aparece a partir do desenvolvimento em série de Taylor. Este exercício consiste apenas em lê-lo e percebê-lo.

Repare-se agora no interesse que [8.14] tem. Se se conhecer o valor da derivada $f'(x^*)$, fica-se a saber qual o valor do desvio x' em gerações sucessivas. Substituindo [8.14] em [8.13], e tendo em atenção que $x^* = f(x^*)$ ([8.11]), obtem-se

$$x'_{t+1} = f'(x^*)x'_t \quad [8.15]$$

Para perceber se pequenos desvios da densidade de equilíbrio da população têm tendência a aumentar ou a diminuir em gerações sucessivas, basta então conhecer o valor de $f'(x^*)$. Daquilo que já se aprendeu no capítulo anterior, é fácil perceber que *o equilíbrio x^* é estável se*

$$|f'(x^*)| < 1 \quad [8.16]$$

É importante salientar que o estudo das propriedades de equilíbrio feito por este método é um estudo *local*. O

método é válido apenas se o desvio da densidade populacional relativamente a x^* for pequeno. Sendo assim, na eventualidade de x^* ser estável, trata-se de um equilíbrio *localmente estável*. (Recorde-se que um equilíbrio pode ser localmente estável e no entanto ser instável quando x é sujeito a grandes perturbações). Igualmente, quando $|f'(x^*)| > 1$, o equilíbrio é *instável*, pois os desvios x' tendem a aumentar à medida que o tempo passa.

Exemplo 5.1. A logística dos reprodutores sazonais

Retome-se a equação,

$$x_{t+1} = R x_t (1 - x_t) \quad [8.7]$$

A equação tem equilíbrios ? se tem, são estáveis ? Vou responder passo por passo a estas questões.

1. Para saber se [8.7] tem equilíbrios substitui-se x_t e x_{t+1} por x^* e procura-se saber em que condições a igualdade [8.7] se verifica. Obtem-se

$$x^* = R x^* (1 - x^*)$$

logo, $R (x^*)^2 - x^* (R - 1) = 0$

Existem dois valores de x^* que satisfazem esta equação: $x^*_1 = 0$ e $x^*_2 = (1 - 1/R)$. O equilíbrio $x^*_1 = 0$ é evidentemente trivial e não nos interessa, diz apenas que quando não há população em t , continua a não haver população em $t+1$. Sobre x^*_2 . No passo seguinte investiga-se se este equilíbrio é estável.

2. Como se viu acima, qualquer pequeno desvio de x^* evolui de geração para geração segundo a regra:

$$x'_{t+1} = f'(x^*) x'_t$$

Neste caso $f'(x^*)$ é a derivada de $f(x) = R x_t (1 - x_t)$, avaliada quando $x = x^*$. Para conhecer o seu valor é necessário derivar $f(x)$ em ordem a x . Pelas velhas regras de derivação:

$$f'(x) = R (1 - 2x)$$

substituindo agora x por $x^*_2 = (1 - 1/R)$ obtem-se:

$$f'(x^*_2) = (2 - R)$$

3. É então óbvio que para um pequeno desvio relativamente a x^* diminuir de t em t e, portanto, o equilíbrio ser estável, é necessário que (eq. [8.16]):

$$|2 - R| < 1$$

ou seja, é necessário que $1 < R < 3$.

A estabilidade do equilíbrio da equação logística dos reprodutores sazonais depende então do valor da taxa de crescimento R , o balanço entre nascimentos e mortes quando a população é muito pequena. Se R sair fora do intervalo $]1, 3[$, o equilíbrio $x^* = (1 - 1/R)$ não é estável e, de facto, uma população cujo crescimento seja representado por [8.7] pode então exibir um comportamento muito estranho. A descoberta deste tipo de comportamento teve grandes implicações no mundo científico. Estas implicações são actualmente tema de investigação e de debate entre cientistas de várias disciplinas. Volto a este tópico em breve.

8.5 As coisas complicam-se: Equilíbrios cíclicos.

Até aqui fui bastante limitativo quanto ao tipo de equilíbrios que a população pode ter. Mais concretamente, considerei apenas a hipótese de o equilíbrio (estável ou instável) ser *um ponto*. Será que uma população pode *oscilar* permanentemente sem nunca se extinguir ou sem que cresça indefinidamente? Reformulando a pergunta: será que podem existir equilíbrios mais complicados, por exemplo poderá a densidade alternar sucessivamente entre dois pontos (N_1^* e N_2^* , ambos > 0) indefinidamente? Poderão estes equilíbrios ser tão complicados que a população nem pareça estar em equilíbrio? Teóricamente, pelo menos, a resposta a todas estas perguntas é sim. Infelizmente, a experiência dos ecologistas tem mostrado que o comportamento de muitas populações no campo é suspeitamente parecido com os casos mais complicados previstos pela teoria. Mas comecemos pelos ciclos.

Note-se que $N_{t+2} = F(N_{t+1}) = F(F(N_t)) = F^{(2)}(N_t)$

sendo $F^{(2)}$ uma notação usada para representar $F(F(N))$. Da mesma forma,

$$N_{t+3} = F(N_{t+2}) = F(F(F(N_t))) = F^{(3)}(N_t)$$

e, em geral, "compondo" k vezes a função F , pode-se calcular a densidade ao fim de k intervalos de tempo:

$$N_{t+k} = F^{(k)}(N_t) \quad [8.17]$$

Suponha-se agora que existe um valor de N_t em determinada geração, vou-lhe chamar N_c , para o qual

$$N_{t+2} = F^{(2)}(N_c) = N_c$$

quer dizer, ao fim de *duas* gerações a população volta a ter a densidade N_c . Mas não é tudo, neste caso também

$$N_{t+4} = F^{(2)}(N_{t+2}) = F^{(2)}(N_c) = N_c$$

e suponho que será óbvio que, dum modo geral,

$$N_{t+2n} = N_c \quad n = 1, 2, 3, \dots$$

Por outras palavras, em cada duas gerações que passam, a densidade da população retorna a N_c . Para simplificar, vamos supôr que nas gerações intermédias (i.e. quando a população não está em N_c) está num outro valor qualquer também fixo. A população tem então um equilíbrio cíclico, uma oscilação permanente, cujo período é igual a duas unidades de tempo.

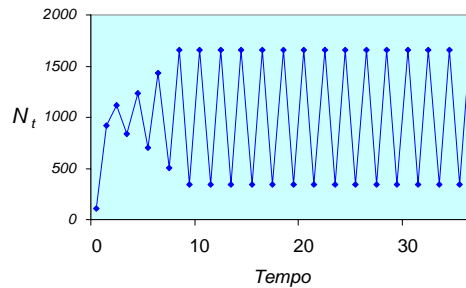


Figura 8.4. Oscilações cíclicas com período 2

Um gráfico da evolução da densidade da população contra o tempo teria o aspecto apresentado na Figura 8.4. Raciocinando da mesma forma, é fácil ver que, para qualquer k , se existir um valor N_c para o qual $F^{(k)}(N_c) = N_c$, então existe um ciclo com período igual a k unidades de tempo básicas:

$$N_{t+kn} = N_c \quad n = 1, 2, 3, \dots \tag{8.18}$$

Nestas circunstâncias diz-se que N_c é um *ponto fixo com período k* .

Considere-se agora a nossa população original em que $N_{t+1} = F(N_t)$. Suponha-se que esta população tem um equilíbrio cíclico de período k . Suponha-se que inicialmente a densidade da população está num valor *perto* dum ponto fixo desse equilíbrio. A densidade tende a deslocar-se para o equilíbrio cíclico ou tende a afastar-se deste? Esta pergunta é semelhante à que fizemos atrás para determinar se um ponto de equilíbrio fixo era estável. A resposta pode ser dada com base naquilo que se aprendeu até aqui. A função composta $F^{(k)}$ [eq. 8.17] apenas envolve uma unidade de tempo k -vezes longa. Um ponto fixo de período k é apenas um equilíbrio vulgar da equação [8.17]. Pode-se investigar se este equilíbrio é estável, no sentido $|f'(x^*)| < 1$, calculando a derivada da função composta $F^{(k)}$ no ponto de equilíbrio. Se a derivada for < 1 em valor absoluto, então a correspondente solução cíclica da equação $N_{t+1} = F(N_t)$ é um ciclo localmente estável, no sentido de que se a densidade da população estiver próxima de um dos valores do equilíbrio cíclico, então a densidade tende a entrar no ciclo e a permanecer lá.

8.6 As coisas complicam-se muito : bifurcações e caos.

Pode haver algo mais complicado que a densidade duma população oscilar ininterruptamente entre k pontos de equilíbrio ? Pode. A população pode oscilar de tal forma que não seja sequer possível detectar qualquer padrão repetitivo, de tal forma que o comportamento da população seja, na prática, indistinguível de comportamento aleatório. É legítimo interrogarmo-nos se tal coisa existe na natureza, mas equações não-lineares, com aspecto inofensivo, biologicamente aceitáveis para representar o crescimento duma população, podem ter um comportamento inesperadamente complicado.

Pode-se sumarizar a riqueza de comportamentos periódicos de uma equação como [8.7] usando um diagrama de bifurcações (Fig. 8.5). Representa os diferentes estados de equilíbrio periódico da equação em função dos valores da taxa de crescimento. No diagrama, uma linha vertical tirada de qualquer valor de R , intersecta as curvas desenhadas em 2^n pontos, onde n depende do valor de R escolhido. Os valores da densidade populacional (em ordenadas) correspondentes a estes 2^n pontos, são os valores de densidade entre os quais a população "salta" de geração para geração. Quando R ultrapassa 3, estabelecem-se, primeiro, ciclos com periodicidade 2, depois ciclos com periodicidade 4, depois com 8, 16, ..., numa sequência infinita de periodicidade 2^n , em que $n \rightarrow \infty$.

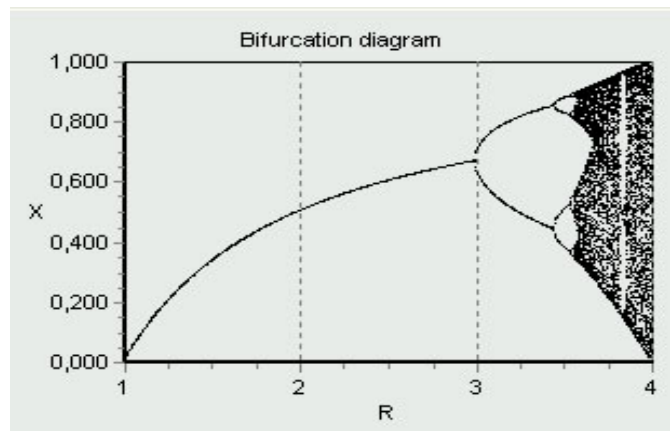


Figura 8.5. Diagrama de bifurcações da equação [8.7] (e [8.6]). As ordenadas indicam as densidades de equilíbrio (x) previstas pela equação, em função de R . Entre $R = 1$ e 3, existe um único equilíbrio pontual, que aumenta progressivamente de valor quando R aumenta. Em $R=3$, este equilíbrio bifurca-se em 2, entre os quais a população oscila regularmente. Num R um pouco inferior a 3.5, cada um destes 2 bifurca de novo, dando 4 equilíbrios, e assim sucessivamente até 2^n com $n \rightarrow$ infinito.

A partir de um valor crítico de R que é ponto de acumulação dos ciclos 2^n , entra-se num regime que Li e Yorke (1975) designaram por "caótico". Formam-se, primeiro, oscilações alternantes que parecem flutuações aleatórias

com periodicidade 2, mas que de facto podem ter periodicidade da ordem dos milhares de gerações, depois aparecem ciclos de periodicidade 3. Até $R=4$, formam-se ciclos cuja periodicidade é igual a qualquer número inteiro e séries totalmente aperiódicas, em que a densidade da população varia sem entrar num equilíbrio com período detectável. A densidade não ultrapassa certo limite máximo, mas abaixo desse limite vagueia de forma que se parece muito com ruído aleatório, *não obstante estar a obedecer a uma lei dinâmica inteiramente determinística* (i.e. a equação [8.7]). Este tipo de comportamento designa-se por caos (Li and Yorke 1975). A diferença entre uma sequência aleatória e uma sequência caótica reside precisamente no facto da sequência caótica ser gerada por um mecanismo inteiramente determinístico, enquanto a sequência aleatória provém de um mecanismo aleatório (por exemplo o mecanismo que gera os números do totoloto). May (1976) foi um dos primeiros a chamar a atenção dos ecologistas para o facto de ser visualmente impossível distinguir entre uma sequência de densidades populacionais totalmente aleatória e o comportamento caótico derivado da equação [8.7].



Figura 8.6. Tien-Yen Li e James Yorke (esquerda e centro) são dois professores de matemática da Univ Maryland, US, a quem, em 1975, foi atribuída a “descoberta” do comportamento caótico e a sua denominação. Robert May (direita) é um físico teórico que, desde o início da década de 1970, se dedicou à ecologia. Em 1976, chamou a atenção dos biólogos para a possibilidade de fenómenos aparentemente aleatórios em biologia serem, na realidade, gerados por mecanismos determinísticos relativamente simples.

Quando o valor de R em [8.7] é tal que a população entra em ciclos periódicos estáveis, não faz muita diferença saber qual é exactamente o valor inicial (x_0) da população. Mais tarde ou mais cedo a população entra no ciclo estável e aí permanece, a menos que ocorram perturbações externas. Um aspecto perturbador do caos, é que quando as condições iniciais do sistema (o valor inicial x_0 em [8.7]) são muito parecidas, mas diferentes, o comportamento do sistema torna-se muito diferente ao fim de muito pouco tempo. Assim, se se efectuar a iteração da equação [8.7] com um R que gere caos, uma vez iniciando-se a iteração com $x_0 = 0.100$ e outra vez com $x_0 = 0.101$, ao fim de muito poucas gerações a população terá densidades muito diferentes. Um comportamento caótico é portanto caracterizado por *grande sensibilidade às condições iniciais* do sistema. Na prática, isto significa que a *densidade da população ao fim de n gerações torna-se imprevisível*, isto, repito, mesmo conhecendo a lei [8.7] que determina o comportamento da população (Fig. 8.7).

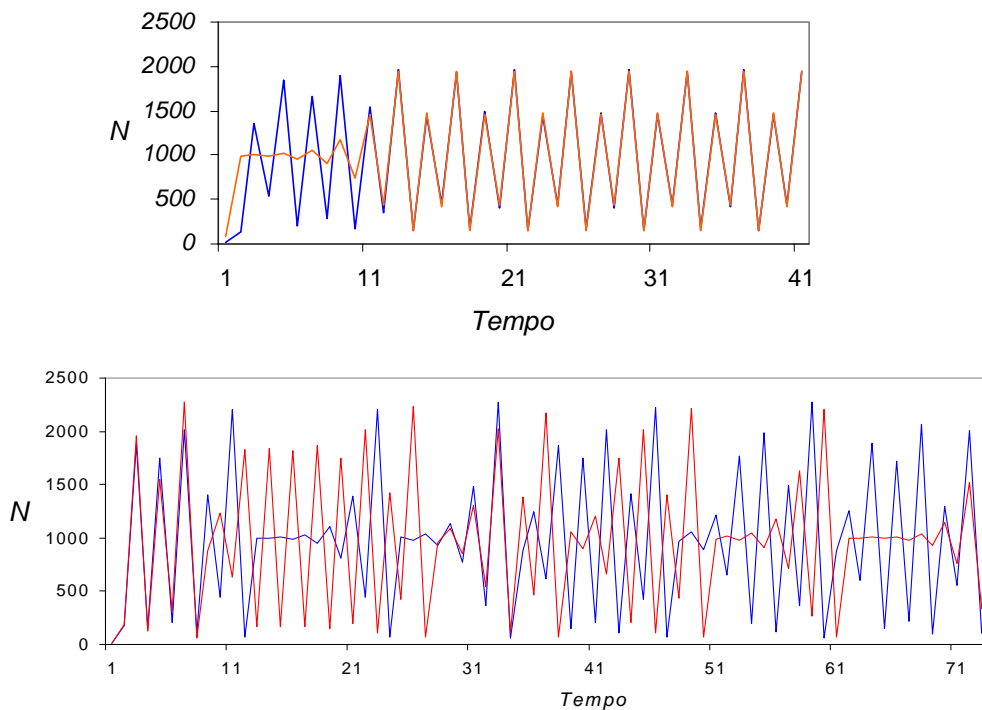


Figura 8.7. Dinâmica da população prevista pela equação [8.6] para $R = 3.65$ (cimo) e $R = 3.94$ (baixo). Em cima, a trajectória da linha azul inicia-se com $x_0 = 10$ e a vermelha com $x_0 = 90$; ao fim de 12 unidades de tempo, as duas trajectórias foram atraídas pelo equilíbrio cíclico de período 4 e tornam-se indistinguíveis. A figura de baixo representa o regime caótico e a sensibilidade às condições iniciais. A trajectória azul inicia-se em $x_0 = 10$ e a vermelha com $x_0 = 11$; inicialmente as duas trajectórias são *quase* coincidentes, mas ao fim de 9 unidades de tempo tornam-se claramente distintas e nunca mais coincidem.

8.7 Caos em Biologia

Existe alguma mensagem importante para a Biologia no meio disto tudo ? Qualquer ecologista diria que a equação [8.6] é provavelmente demasiado simples para representar realisticamente o crescimento duma população biológica na natureza, a não ser talvez dentro de gamas restritas de valores da densidade populacional. Mas um dos aspectos mais excitantes da teoria matemática em ecologia é que nos obriga a questionar muitas das crenças e

intuições que temos acerca da forma como a biosfera funciona. É-nos aberto todo um novo universo de possibilidades *reais* de funcionamento bem aquém das nossas expectativas mundanas. Um exemplo é a existência de equilíbrios *localmente* estáveis, com a conseqüente possibilidade de alterações repentinas (e por vezes irreversíveis) de estados de uma população perturbada. O caos é igualmente uma pedrada no charco das nossas intuições. Temos tendência para acreditar que mecanismos simples e determinísticos conduzem a um comportamento simples e previsível. O caos mostra que processos extremamente simples podem conduzir a um comportamento demasiado complicado. Por outras palavras, quando o ecologista recolhe dados cheios de "ruído" inexplicável, tem tendência a pensar que o fenómeno em estudo envolve uma importante componente aleatória. O caos mostra que isso não é necessariamente verdade. Dados com "ruído" podem ser provocados por processos determinísticos relativamente simples. Vale a pena sumarizar as principais características do comportamento caótico.

1. As equações do movimento caótico são inteiramente determinísticas. Isto é, não há qualquer parâmetro ou variável aleatória envolvida.
2. Um sistema caótico exhibe movimento contínuo. Não estaciona em equilíbrios pontuais ou em ciclos periódicos simples. Pelo contrário, observa-se uma trajectória que não se repete e é em geral muito irregular. Pontos de equilíbrio, a existirem, são portanto instáveis. Existe no entanto uma gama de valores dentro da qual as variáveis de estado (e.g. a densidade populacional) permanecem variando de forma aparentemente aleatória.
3. Os sistemas caóticos exibem uma propriedade que se designa por sensibilidade às condições iniciais. Isto quer dizer que duas trajectórias do sistema, iniciadas perto uma da outra (por exemplo, o evoluir ao longo do tempo de duas densidades populacionais que eram inicialmente muito parecidas), tendem a afastar-se exponencialmente com o passar do tempo. Em consequência, pequeníssimas diferenças nas condições iniciais são amplificadas com o tempo. Como nunca é possível especificar as condições iniciais do sistema com rigor absoluto, a previsão a longo prazo é impossível. Não obstante, existem propriedades estatísticas do comportamento caótico que parecem ser invariantes. A título de exemplo, se a trajectória das duas populações do exemplo dado for representada num espaço de fase, podem surgir certos padrões geométricos (representando o chamado "atractor estranho" do sistema) que se repetem para uma vasta gama de condições iniciais.
4. No estudo da dinâmica não-linear está-se em geral interessado numa família de equações que diferem entre si no valor que um determinado parâmetro toma (e.g. a equação logística com diferentes valores de R). O sistema atravessa uma sucessão de estados dinâmicos à medida que o parâmetro muda. As transições designam-se por bifurcações e, como vimos, podem ser representadas em diagramas com um aspecto muito característico. Esta sequência de bifurcações conduz ao caos, mas não é o único caminho que pode levar a comportamento caótico (ver por exemplo Schaffer 1986).
5. Frequentemente, as trajectórias do movimento caótico em espaço de fase caracterizam-se por gerar corpos com dimensões não-inteiras, isto é, dimensões fractais. Quando as linhas que formam o "atractor estranho" são ampliadas, verifica-se que são formadas por linhas componentes, elas próprias compostas por mais linhas e assim sucessivamente *ad infinitum*.

Desde meados dos anos 70 tem-se observado um interesse crescente na dinâmica de sistemas não-lineares e, em

particular, no caos. Muito do trabalho inicial foi motivado por considerações francamente biológicas, onde os exemplos mais conhecidos foram o crescimento discreto de populações com gerações separadas (aqui estudado), a fisiologia da produção de células do sangue e a dinâmica de reacções bioquímicas. Actualmente o estudo do caos está muito generalizado, existindo evidência experimental convincente da sua importância em electrónica, óptica, química e hidrodinâmica. Em todas estas áreas existem exemplos de que flutuações aparentemente aleatórias são afinal fenómenos inteiramente determinísticos: o caos tem obrigado a repensar a própria definição daquilo que é um fenómeno aleatório.

Embora os primeiros trabalhos surgidos em ecologia teórica sobre o caos (e.g. May 1976) tenham encontrado grande receptividade entre físicos e matemáticos, paradoxalmente foram quase ignorados pelos biólogos. Há talvez razões que justifiquem isso. Em primeiro lugar, o tratamento dado por May (1976) sugeria que o comportamento caótico surgia apenas no contexto de sistemas dinâmicos discretos (a população de reprodutores sazonais). Em segundo lugar, até 1980, ninguém sabia ainda como procurar evidência de comportamento caótico numa série temporal de observações. Finalmente, havia (e ainda há) uma genuína falta de dados ecológicos que possam revelar a presença de caos. A possibilidade de que as flutuações irregulares, frequentemente observadas em sistemas biológicos, fossem caóticas, foi portanto ignorada. Os ecologistas, em particular, continuaram por muito tempo a preferir conceitos como o do "equilíbrio harmonioso da natureza" ou de ecossistemas em situação de oscilação amortecida na proximidade do equilíbrio.

Infelizmente, os factos não são consistentes com estas interpretações. As populações flutuam de forma que por vezes parece errática e existem *suspeitas* crescentes de que o caos pode ser muito mais comum na biologia do que se acreditava e meados dos anos 70. Indícios de comportamento caótico têm aparecido em Genética Populacional (Oster *et. al.* 1976) e em modelos de interação entre duas (e mais) populações (e.g. presa e predador) de reprodutores contínuos (Yodzis 1989). Outros autores têm encontrado evidência teórica e/ou experimental para comportamento caótico em epidemiologia, fisiologia, neurobiologia, bioquímica e biologia celular (e.g. Degn *et al.* 1987). Em medicina (em especial cardiologia) o caos gerou polémica entre duas correntes de opinião sobre a natureza da "saúde". Alguns investigadores defendem que a dinâmica dos estados saudáveis se caracteriza pela ordem e pela regularidade e que muitas patologias (por exemplo a fibrilhação ventricular, uma arritmia geralmente associada ao ataque cardíaco súbito) mais não são que o resultado da deslocação de sistemas orgânicos para pontos de bifurcação ou de caos. Outros autores (Goldberger and West 1987), pelo contrário, encontraram evidência de que os estados saudáveis têm uma natureza caótica, com uma aparente "aleatoriedade limitada", rica de informações, enquanto o comportamento periódico, detectado em muitas patologias, reflecte perda de informação fisiológica e de variabilidade.

Mas as populações na natureza exibem de facto uma dinâmica caótica? Há dois grupos de métodos para tentar responder a esta questão. No primeiro grupo de métodos consideram-se duas fases: (i) Primeiro postula-se *à priori* um modelo matemático não-linear (com auto-regulação) que se julgue ser adequado para descrever a dinâmica de determinada população real. Estuda-se a dinâmica do modelo, à semelhança do que fizemos com a equação logística, determinando qual a gama de valores do(s) seu(s) parâmetro(s) susceptíveis de gerar comportamento

caótico. (ii) Em seguida procura-se estimar o valor que os parâmetros (como o R) dessa população têm na natureza, verificando se caem na gama de valores que provoca o caos. As primeiras tentativas de fazer isto (Hassel *et al.* 1976) encontraram pouca evidência de caos em populações reais. Um segundo grupo de métodos consiste em aplicar técnicas de análise de séries temporais a sequências de densidades da população ao longo do tempo, de tal forma que se detectem as regularidades e irregularidades particulares do caos. A aplicação destes métodos em ecologia levanta ainda dificuldades (ver secção a seguir) mas tentativas recentes que os utilizaram *sugeriram* a existência de comportamento caótico na dinâmica de populações de pequenos mamíferos roedores, na dinâmica das epidemias de sarampo, no lince do Canadá e nas pragas de *Thrips imaginis* (insecto da ordem Thysanoptera, família Thripidae, da Austrália). Existem contudo algumas inconsistências na lógica da presença do caos em Ecologia. Por exemplo, se os ecossistemas têm de facto comportamento caótico, então os mais complexos deveriam apresentar maior propensão para o caos que os mais simples. Isto porque a teoria matemática indica que a multidimensionalidade dos sistemas não-lineares aumenta a sua propensão para o caos. Por outras palavras, a gama de valores em que os parâmetros populacionais podem cair sem levar o sistema ao caos, torna-se mais estreita à medida que o sistema se torna mais complexo. Não existe, contudo, evidência óbvia de que, por exemplo, os ecossistemas tropicais sejam mais erráticos do que os temperados.

Berryman and Millstein (1989) sugeriram uma explicação evolutiva para a possibilidade de os ecossistemas possuírem o potencial para o caos, sem que contudo exibam comportamento caótico. Observando o diagrama de bifurcações, nota-se que à medida que R toma valores mais elevados, as densidades máxima e mínima que a população pode tomar rapidamente divergem para valores mais extremos. Cada vez mais a população passa mais tempo perto de valores extremamente altos ou extremamente baixos. Nestes últimos, o risco de extinção é cada vez maior, nomeadamente se houver densidades críticas de extinção (efeito de Allée) abaixo das quais a população não tem o número de indivíduos suficientes para assegurar a sua manutenção na geração seguinte. Parece então razoável especular que a selecção natural deve favorecer populações cujos parâmetros tomem valores que minimizem as possibilidades de comportamento caótico e, conseqüentemente, de extinção. Berryman and Millstein (1989) invocaram a possibilidade de mecanismos de selecção em grupo ("group selection") que levariam as populações para a estabilidade. É difícil imaginar como é que a selecção em grupo poderia superar a selecção individual que favorece taxas de reprodução e sobrevivência elevadas mas, outros ecologistas, utilizando modelos tradicionais de genética populacional, mostraram que mesmo a selecção a nível *individual* pode favorecer o aumento da proporção de génotipos consistentes com uma população que "evite" o caos (e.g. Nisbet *et al.* 1989).

Mesmo que as populações reais de facto evoluam no sentido de evitar o caos, há um importante alerta que nos é deixado pela teoria. Esta sugere que todas as populações com auto-regulação e, generalizando, os ecossistemas, têm o *potencial* para o caos. Pelo menos teóricamente, é sempre possível levar sistemas com as sementes do caos para... o caos. Não é difícil imaginar como é que isto pode ser provocado pela acção do homem. Por exemplo, causando o aumento da taxa de crescimento de certas populações, quer directamente (e.g. via biotecnologia), quer indirectamente (matando competidores e predadores naturais da população). Outros exemplos de acção humana perigosa são a redução da variabilidade genética das populações (prática corrente na agricultura) e as interferências nos habitats que, de forma mais ou menos subtil, alteram estruturalmente os mecanismos naturais de regem a

dinâmica (leia-se a auto-regulação) das populações.

Detecção do caos em séries temporais

Como é que se pode detectar o caos numa sequência temporal de dados reais ? A resposta a esta pergunta é actualmente tema de intensa investigação. Uma explicação detalhada das técnicas já disponíveis extravasa em muito o domínio desta disciplina. Fico-me portanto por algumas considerações de índole geral. A forma tradicional de detectar padrões em séries temporais consiste em recorrer à análise espectral, geralmente leccionada em cursos de estatística e de física, raramente em ciências biológicas (para um resumo ver Platt and Denman 1975). A análise espectral detecta as componentes periódicas de uma série temporal, determinando a fracção de variância imputável a cada uma delas e representando-as num gráfico designado por espectro ("power spectrum"). Infelizmente, as aplicações de análise espectral a processos caóticos têm-se revelado muito pouco úteis. Em particular, se a sequência de observações do fenómeno em causa fôr relativamente curta (algumas dezenas ou poucas centenas...) o mesmo processo caótico pode gerar espectros que diferem radicalmente de aspecto, sem que nenhum possa ser usado para representar o fenómeno em causa. Quando os sistemas dinâmicos são de baixa dimensão (por exemplo, uma presa e um predador, dois competidores) a forma mais informativa de detectar um atractor estranho é talvez a representação do sistema em espaço de fase. Para sistemas mais complicados este método é de difícil aplicação, quanto mais não seja porque é necessário saber quantas variáveis estão envolvidas e dispôr de longas séries temporais de todas elas ao mesmo tempo. Mais recentemente, contudo, foram desenvolvidas e aplicadas a séries temporais outras técnicas de detecção de comportamento caótico (e.g. Schaffer 1985, Schaffer and Kot 1986, Godfray and Blyth 1990, Sugihara and May 1990). A ideia básica utilizada é clássica em predição: se um sistema é governado por leis determinísticas, então mesmo que o comportamento seja caótico, deve ser possível prever o futuro utilizando os valores do passado que são semelhantes ao presente.

Quando se pretende efectuar previsões a partir de séries temporais de observações de variáveis ecológicas (e.g. abundância de uma população ao longo dos anos) existem duas fontes de incerteza que, em geral, conferem um aspecto "ruidoso" às referidas séries e nos dificultam a tarefa. Uma são os erros associados ao próprio processo de medição (por exemplo erros de amostragem, flutuações associadas a mudanças ambientais imprevisíveis) e outra são as complexidades inerentes à dinâmica da população que, como já vimos, podem ser de natureza caótica. As técnicas mais recentes de previsão não-linear permitem efectuar uma distinção entre estas duas fontes de incerteza. Em face de uma série temporal, é já possível investigar se o ruído presente na série é de natureza aleatória ou se, de facto, se deve a uma dinâmica caótica. As primeiras destas técnicas apareceram no início da década de 80 em revistas de física. Começavam em geral por proceder a uma estimação um tanto subjectiva das dimensões do atractor estranho e requeriam séries temporais muito mais longas do que aquilo que os ecologistas dispõem. Mais recentemente Sugihara and May (1990) desenvolveram um método baseado no trabalho de Takens (1981) que requer séries mais curtas, utiliza critérios estatísticos simples para julgar se o ruído presente na série é aleatório ou caótico e permite efectuar previsões a curto prazo. Permanecem, contudo, dificuldades de difícil resolução. A técnica parece distinguir bem o ruído aleatório do caos se o ruído fôr do tipo "ruído branco" (white noise), em que não existe autocorrelação no interior da série temporal. Em termos ecológicos, numa população com ruído branco,

desvios aleatórios sucessivos da abundância da população relativamente à média não estão correlacionados de um ano para outro, de 2 em 2 anos, de 3 em 3 anos ou... de t em t anos. Contudo, quando o ruído "tem cores", i.e. existem autocorrelações entre instantes de tempo próximos, não fica excluída a possibilidade de poder às vezes ser confundido com caos. Evidentemente, em séries temporais com ruído autocorrelacionado é possível a aplicação de técnicas autoregressivas lineares clássicas (modelos ARMA, ARIMA) com algum sucesso ao efectuar previsão. Na ausência de uma solução para o problema, Sugihara and May (1990) sugerem contudo que o sucesso destas técnicas deve ser inferior ao da sua técnica de previsão quando o fenómeno é de facto de natureza caótica.

ANEXO - A expressão [8.14]

Vou ressuscitar o velho livro de cálculo. Suponha-se que $f(x)$ é uma função contínua e que tem derivadas de todas as ordens num determinado ponto a que chamarei $f(x_0)$. Uma das coisas que o livro de cálculo ensinava é que o valor de $f(x)$, para qualquer x , pode ser escrito em função das derivadas sucessivas de $f(x)$ avaliadas no ponto x_0 . Isto é, pode-se escrever $f(x)$ em função de $f(x_0), f'(x_0), f''(x_0), \dots$. A expressão que dá esta relação é conhecida por *série de Taylor*. Aqui fica para refrescar a memória como é que ela se escreve para funções de uma só variável:

$$f(x) = f(x_0) + f'(x_0)(x - x_0) + \frac{1}{2} f''(x_0)(x - x_0)^2 + \\ + \frac{1}{3!} f'''(x_0)(x - x_0)^3 + \dots + \frac{1}{n!} f^{(n)}(x_0)(x - x_0)^n + \dots$$

Quando a distância entre o ponto x_0 e o ponto x é *muito pequena*, as diferenças $(x - x_0)^k$ para $k > 1$ são quantidades muito pequenas e podem em geral negligenciar-se (desde que as derivadas que multiplicam estes termos não sejam muito grandes, i.e. desde que a função não tenha variações abruptas).

Quando assim é, a função $f(x)$ pode ser aproximada retendo apenas os dois primeiros termos da série de Taylor:

$$f(x) \approx f(x_0) + f'(x_0)(x - x_0) + \dots \text{ (termos negligenciados)}$$

Esta expressão é uma linha recta (tipo $y = a + bx$). Assim, se bem que a função $f(x)$ seja não-linear, o seu valor para um dado x , não muito afastado de x_0 , é aproximado por uma linha recta que substitui a curvatura da função. Este processo é designado por *linearização* de $f(x)$ em torno de x_0 e está na Fig. 8.8.

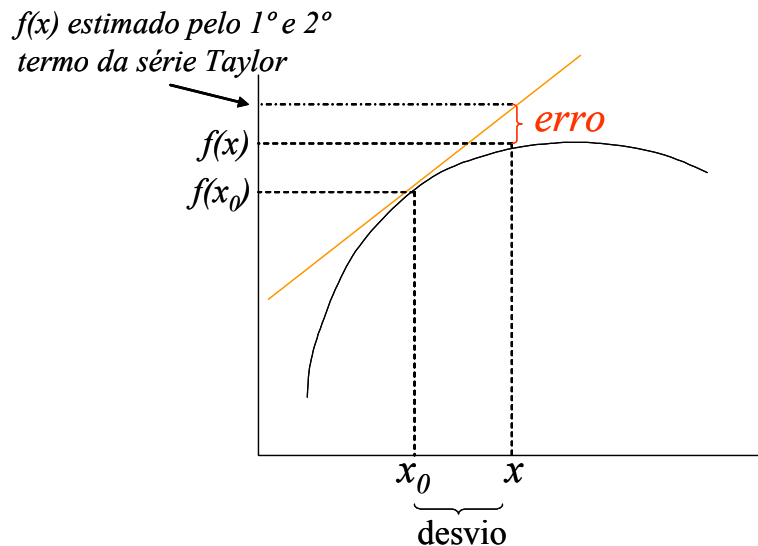


Figura 8.8. A linha curva da figura representa $f(x)$. Suponhamos que se conhece o seu valor para $x = x_0$, designado por $f(x_0)$. Pretende-se conhecer $f(x)$ quando x está apenas um pouco desviado de x_0 . Esse desvio é $x' = (x - x_0)$. A linearização de $f(x)$ pelos dois primeiros termos da série de Taylor equivale a substituir $f(x)$ pela tangente (linha laranja) tirada no ponto $f(x_0)$. O valor de $f(x)$ calculado desta forma tem um erro relativamente ao seu verdadeiro valor, mas esse erro será muito pequeno se x' for também pequeno.

LITERATURA CITADA

- Berryman, A.A. and J.A. Millstein. 1989. Are ecological systems chaotic - and if not, why not? *Trends in Ecology and Evolution* **4**:26-28.
- Degn, H., A.V. Holden, and L.F. Olsen (eds.) 1987. *Chaos in Biological Systems*. NATO ASI Series, Plenum Press.
- Godfray, H.C. and S.P. Blythe. 1990. Complex dynamics in multispecies communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **330**:221-233.
- Goldberger, A.L. and B.J. West. 1987. Chaos in physiology: health or disease? pp. 1-4 In Degn, H., A.V. Holden, L.F. Olsen (eds.) *Chaos in Biological Systems*. NATO ASI Series, Plenum Press.
- Hassel, M.P., J.H. Lawton, and R.M. May. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single species populations. *Jour. Animal Ecology* **45**:471-486.
- Hastings, A. and T. Powell. 1991. Chaos in a three-species food chain. *Ecology* **72**:896-903.
- Li, T.Y. and J.A. Yorke. 1975. Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* **82**:985-992.

- May, R.M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* **261**:459-467.
- Nisbet, R., S. Blythe, B. Gurney, H. Metz, and K. Stokes. 1989. Avoiding chaos. *Trends in Ecology and Evolution* **4**:238-239.
- Oster, G., A. Ipaktchi, and S. Rocklin. 1976. Phenotypic structure and bifurcation behavior of population models. *Theoretical Population Biology* **10**:365-382.
- Schaffer, W.M. 1985. Stretching and folding in lynx fur returns: Evidence for a strange attractor in nature? *American Naturalist* **124**:798-820.
- Schaffer, W.M. and M. Kot. 1986. Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot. *Trends in Ecology and Evolution* **1**:58-63.
- Sugihara, G. and R. May. 1990. Nonlinear forecasting as a way of distinguishing chaos from measurement error in time series. *Nature* **344**:734-741.
- Takens, F. 1981. Detecting strange attractors in turbulence. *Lect. Notes Math.* **898**:366-381.
- Yodzis, P. 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, NY, NY, USA.