

ASPECTOS GEOFÍSICOS DA BIODIVERSIDADE¹

James E. LOVELOCK²

Alfred LOTKA (1925), em seu livro "Os Elementos da Biofísica" chama a atenção para a dificuldade na explicação matemática da evolução de organismos, se a evolução de seu ambiente físico não fosse levada em consideração. Esta advertência foi profética e Robert MAY (1981) mostrou que as tentativas para estabelecer modelos sobre a evolução de ecossistemas naturais, partindo da base para o topo, apoiadas na biologia populacional, estavam fadadas ao insucesso devido ao resultado da própria variabilidade matemática. A biologia populacional parece limitada a modelos simples, que contêm apenas uma ou duas espécies, ou dependentes de sistemas com grande redução de densidade.

O objetivo deste trabalho é apresentar um outro tipo de modelo de biologia populacional, que demonstre ser quase completamente livre das limitações acima mencionadas. O novo modelo deverá abrigar, pelo menos, centenas de espécies e utilizar equações de crescimento natural não linear. Sua inerente estabilidade permite modelar experimentos com ecossistemas de múltiplas espécies, incluindo diferentes níveis tróficos. É resistente a perturbações e muito pouco influenciável pelas condições iniciais. Se este novo modelo puder ser tomado como uma reprodução fiel do mundo natural, poderá fornecer novos conhecimentos sobre a biodiversidade.

A geofisiologia, base deste modelo, é uma retomada da visão de James Hutton's, pai da geologia, sobre a Terra: algo com comportamento semelhante ao de um sistema fisiológico. Este enfoque parte do ápice dos processos planetários, que vê a evolução dos organismos e de seu ambiente químico e físico de tal forma interligados, que se comportam como se fossem uma única entidade. Este modo de ver a vida planetária pode ser comparado com a visão usual, do particular para o geral, que enxerga a evolução dos organismos de forma independente, ou ligando-os de maneira muito remota às alterações do seu ambiente material. Estas duas visões teóricas da Terra têm a diferença de que a geofisiologia inclui em seus modelos as limitações naturais, físicas e químicas, que influem no crescimento. Conseqüentemente, a variabilidade sem controle não ocorre.

Os modelos geofisiológicos deste trabalho têm origem em um outro, apresentado anteriormente como "Daisyworld" (Mundo das Margaridas), que tentava responder à pergunta: a Terra consegue auto-regular o seu clima ou sua composição química em qualquer circunstância? No "Daisyworld", eu queria saber se um elemen-

to da biosfera, através de seu crescimento e competição por espaço ou por recursos poderia interagir com o ambiente a ponto de tornar todo o sistema auto-regulável. O modelo era simples: os organismos representados por uma única espécie de planta - a margarida - e o ambiente composto por uma única variável - a temperatura. Uma abordagem reducionista, sem dúvida, mas os biólogos, mesmo reconhecendo a complexidade da questão, normalmente não são contra esta redução. O "Daisyworld" era estável durante a operação e resistia às perturbações. Como um modelo de biologia populacional, tinha capacidade incomum, funcionando tranqüilamente, apesar das condições iniciais e, como se fosse um sistema de engenharia de controle, respondeu prontamente assim que foi acionado.

O modelo e sua utilização em experimentos sobre biodiversidade estão descritos a seguir. A base matemática e as equações usadas foram descritas em LOVELOCK (1981), LOVELOCK & WATSON (1983) e MADDOCK (1991). Antes de discutir o modelo e os experimentos com biodiversidade desenvolvidos como ele, preciso comentar rapidamente sobre sua validade científica e mostrar que o modelo "Daisyworld" é algo mais que um vôo da imaginação ou um cavalo de Tróia vazio, criando uma nova e perigosa forma de animismo. O modelo é amplamente aceito por climatologistas, e sua combinação de simplicidade e estabilidade levaram HENDERSON-SELLERS & GUFFIE (1987) a usá-lo para demonstrar, com fins didáticos, o efeito regulador do clima através de alterações no albedo do Planeta. ZENG et alii (1990) tentaram contestar o modelo como base teórica da geofisiologia, mostrando que ele poderia se tornar instável e apresentar comportamento caótico. A tentativa não foi convincente porque envolveu o recurso artificial de introduzir um intervalo de tempo entre o monitoramento da entrada de calor e a resposta do sistema. Qualquer engenheiro ou fisiologista lhes teria dito que esta era a receita certa para gerar instabilidade e provocar o caos. JASCOURT & RAYMOND (1991) sujeitaram o modelo "Daisyworld" a uma análise matemática prolongada e concluíram que era muito bem embasado. Talvez a adaptação mais impressionante do modelo seja a parte do computador denominada "Simearth". Assim como para o ensino da climatologia, o "Daisyworld" forneceu uma base estável e bem sucedida sobre a qual foi possível construir cenários de modelos mais complexos. Espero que o "Daisyworld" seja julgado pela sua capacidade de reproduzir o mundo real.

(1) Tradução do original inglês por José Carlos Teixeira - Tradução revista e adaptada por João Regis Guillaumon, Pesquisador Científico - Instituto Florestal - 01059 - São Paulo - SP - Brasil.

(2) Gaia Books Limited - Inglaterra.

Para entender o "Daisyworld", imaginemos um planeta como a Terra, porém com menos oceano, orbitando ao redor de uma estrela como o Sol. Devemos supor que a estrela aumente sua irradiação de luz e calor com o seu envelhecimento, da mesma forma que imaginamos que tenha ocorrido com o nosso próprio Sol. A superfície do planeta está sempre bem úmida e fértil e é semeada com duas espécies de margarida, uma de cor escura e outra de cor clara. O objetivo do modelo é demonstrar que, à medida que o calor da estrela aumenta, o crescimento e a disputa de espaço entre as duas espécies de margarida podem manter a temperatura do planeta sempre favorável às plantas. Este modelo foi, primeiramente, descrito por LOVELOCK (1983) e posteriormente, com mais detalhes por WATSON & LOVELOCK (1984). Esses trabalhos e o de MADDOCK (1991) listam as equações utilizadas e os métodos para sua integração.

A FIGURA 1 mostra a concepção tradicional a respeito do aumento da temperatura e do crescimento dos organismos no "Daisyworld", quando a estrela se expande e o calor aumenta. O gráfico inferior mostra o aumento gradual e contínuo da temperatura do planeta, de acordo com a relação de Stefan-Boltzmann, e o gráfico superior, a curva parabólica do aumento e redução no desenvolvimento das margaridas quando o planeta ultrapassa 5°C, limite inferior de temperatura propícia ao desenvolvimento, e cresce até seu limite superior, em 40°C. As duas partes deste gráfico apresentam as concepções geofísicas e biológica da evolução do clima e do crescimento de organismos no planeta imaginário, mostrando o que poderia acontecer se o crescimento dos organismos não estivesse estreitamente dependente das alterações físicas do ambiente.

A FIGURA 2 mostra como, de fato, o "Daisyworld" se desenvolve. No início do primeiro período, quando a temperatura do planeta ultrapassa 5°C, as sementes de margarida iniciam a germinação. Depois de sua emergência, as margaridas de cor escura estariam mais desenvolvidas, tendo em vista que, com luz solar muito fraca, apenas elas teriam condições de absorver o calor necessário para o crescimento. As poucas sementes restantes no final da estação seriam quase todas de margaridas escuras. No início do período seguinte, as margaridas escuras dominariam, e assim começariam a se expandir, aquecendo a si próprias e a área por elas ocupada. Então, com um "feedback" positivo e repentino, a temperatura e o crescimento das margaridas aumentariam até o ponto em que uma grande porção da superfície planetária estivesse coberta por margaridas escuras. Seu crescimento não continuaria indefinidamente por duas razões: primeiramente, porque uma temperatura excessivamente alta inibiria o crescimento e depois, porque em um planeta aquecido haveria competição por espaço por parte das margaridas de cor clara. À medida que a estrela aquecesse, o ecossistema planetário mudaria a dominação por margaridas escuras para dominação por margaridas claras. A natureza das estrelas é de tornarem-se mais quentes com o passar do tempo e, eventualmente, o ecossistema de margaridas

poderia entrar em colapso se a superfície planetária fosse totalmente coberta por margaridas claras e se isto não fosse suficiente para resfriar o planeta.

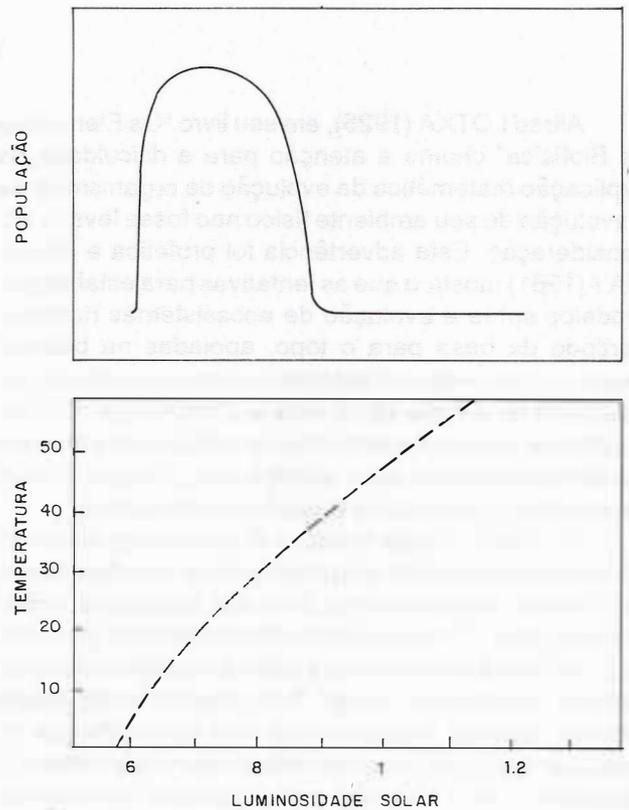


FIGURA 1 - Modelos de evolução do "Daisyworld", de acordo com a concepção convencional. A parte superior (B) ilustra a população de margaridas em unidades arbitrárias; a parte inferior (A) mostra a temperatura em graus Celsius. Partindo da esquerda para a direita, no eixo horizontal, a luminosidade da estrela aumenta de 60 para 140% da luminosidade do nosso Sol. Os dois processos de evolução são tratados de formas bem independentes por biólogos e físicos

A FIGURA 3 ilustra como funciona o sistema. A curva em forma de U invertido marca os limites do crescimento das margaridas com a alteração da temperatura. A linha curva cheia representa a temperatura média do planeta para diferentes extensões de cobertura com a margarida de cor clara. A intersecção destas duas curvas é o ponto de equilíbrio dinâmico para temperatura e população de margaridas. Imagine que subitamente a estrela reduzisse sua emissão de calor. O novo equilíbrio resultante está indicado pelo ponto de intersecção da linha tracejada com a curva de crescimento. Se não houvesse efeito auto-regulador, a redução de temperatura seria somente a distância horizontal entre as duas linhas tracejadas. Com esse efeito, a mudança de temperatura fica sendo a distância horizontal entre os dois pontos de intersecção. O gráfico ilustra como um sistema contendo apenas uma das espécies de margarida

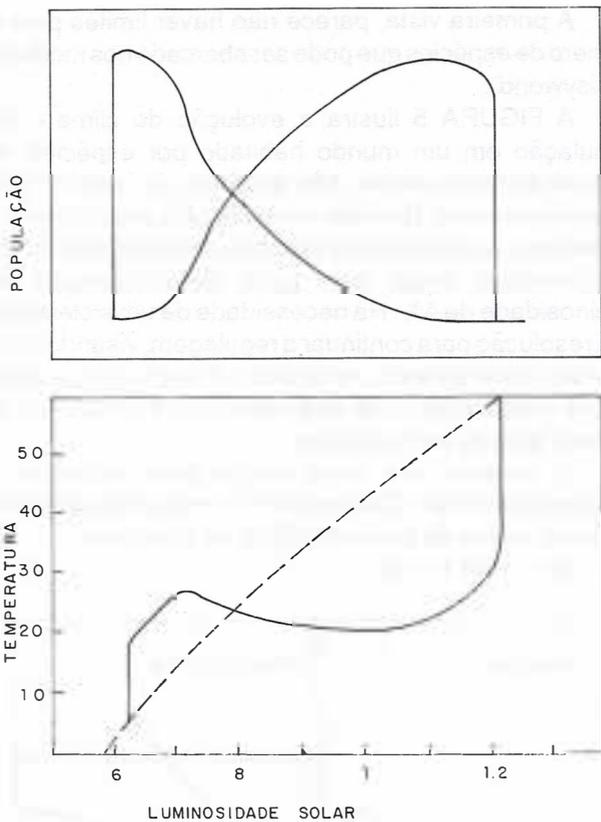


FIGURA 2 - Modelos da evolução do "Daisyworld", de acordo com a geofisiologia. As duas partes e o eixo horizontal das ilustrações são os mesmos que os da FIGURA 1, mas aqui os dois processos de desenvolvimento estão estreitamente acoplados

está altamente capacitado para reduzir a queda de temperatura decorrente do decréscimo da irradiação solar.

O modelo é bem genérico e funciona igualmente bem quando o crescimento dos organismos altera a névoa provocada pela cobertura ou a abundância dos gases do efeito estufa. O fenômeno regulador não se limita à temperatura e pode ser empregado em modelos com outros parâmetros ambientais, como o potencial oxi-redutor ou a abundância de gases atmosféricos (LOVELOCK, 1989). O modelo tem alto poder de resolução sob o ponto de vista matemático e usa equações em sua forma natural não linear, de maneira quase completamente independente das condições iniciais.

Nas reuniões em que descrevi o "Daisyworld", a crítica freqüente era de que o modelo funcionava somente quando as espécies eram artificialmente introduzidas e que, num planeta real, existiriam sempre os oportunistas, organismos que tiram vantagem da pequena sobra de energia por não produzirem pigmento. Seu crescimento, diziam os críticos, iria sobrepujar o sistema simplista do "Daisyworld".

A FIGURA 4 ilustra a situação em que uma terceira espécie de margarida, de cor neutra, é introduzida no "Daisyworld", um tipo que ocupa espaço sem contribuir para o efeito regulador, e ao qual é dada uma margem

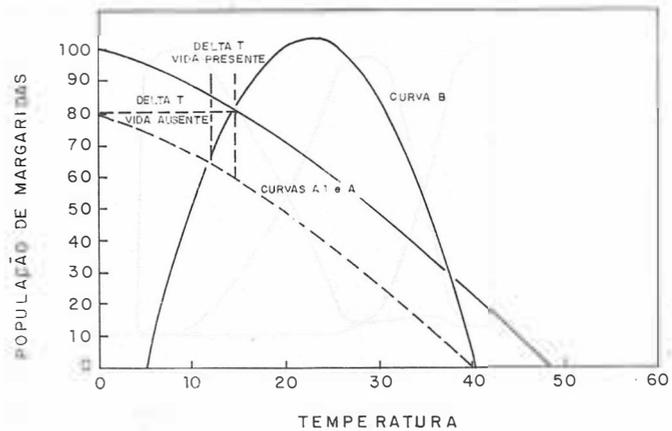


FIGURA 3 - Mecanismo do "Daisyworld". A curva parabólica invertida mostra a variação da taxa de crescimento das margaridas com a variação da temperatura. As duas curvas convexas mostram a resposta da temperatura do planeta quando a área está coberta com margaridas de cores claras. Os pontos de intersecção destas curvas no lado esquerdo do gráfico marcam os estágios dinamicamente estáveis de população e temperatura. Note como a diferença entre os dois pontos de intersecção é menor que a distância horizontal entre as duas curvas convexas. Estas diferenças representam as alterações de temperatura quando há uma redução na irradiação solar com ou sem efeito regulador

artificial de 5% na taxa de crescimento, por não produzir pigmento. O "Daisyworld" com as três espécies é tão estável e eficiente no efeito regulador quanto o modelo de duas espécies. Oportunistas não ocorrem no "Daisyworld" porque somente margaridas de cor escura são adaptadas para se desenvolverem em baixas temperaturas e somente margaridas claras são adaptadas para se desenvolverem em altas temperaturas. O crescimento de margaridas de cor neutra, ou outros organismos, fica restrito à região onde o efeito regulador não é necessário.

Quando montei este modelo para três espécies, tinha apenas uma vaga idéia das limitações dos modelos de biologia populacional (NICOLIS, 1991; MAY, 1976). Eu não tinha, então, conhecimento sobre a limitação das duas espécies ou sobre o caos. Quando percebi as dificuldades em construir modelos de sistemas com múltiplas espécies, senti-me por um momento como se fosse o equivalente científico do "Bourgeois Gentil Homme" de Molière, que nunca soubera que o que ele escrevia era prosa. Pode parecer que a grande estabilidade do "Daisyworld" esteja em contradição com a inerente instabilidade que precede o caos determinístico, descrito por NICOLIS (1991) como uma propriedade geral para os sistemas em evolução, com equações diferenciais não lineares. Seria, pois, incorreto concluir que o "Daisyworld" seja como uma ilha de estabilidade num mar de caos - a exceção que "prova" a regra.

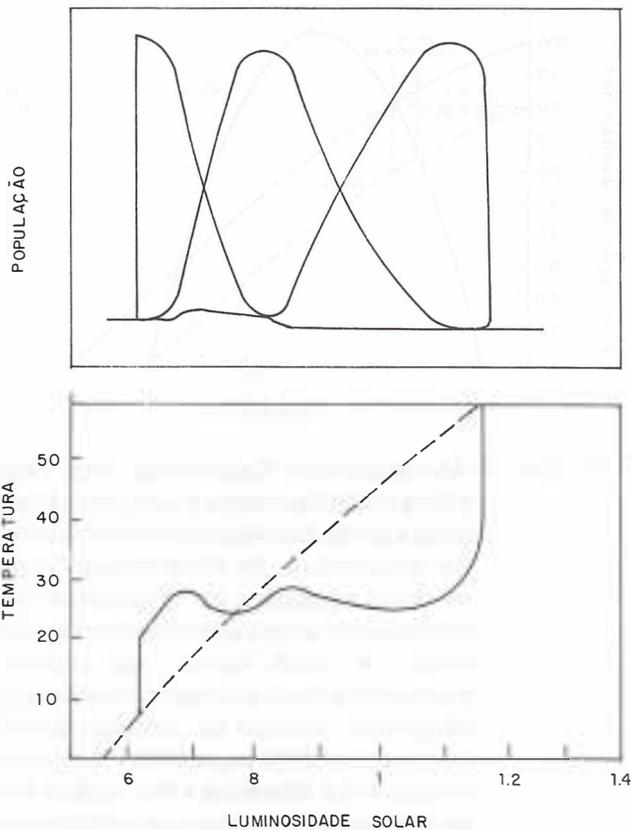


FIGURA 4 - Evolução de clima e população no "Daisyworld" de três espécies, com presença de margaridas de cor escura, neutra e clara. A evolução da temperatura na ausência de vida (linha tracejada) é mostrada comparando-a com a linha convexa de pequena curvatura

São bem conhecidos os efeitos de "damping" devidos à densidade populacional, para conferir estabilidade, tanto nos ecossistemas naturais como no seu modelo (MAY, 1981; HASSEL, 1975). O que encontramos no "Daisyworld" é algo um pouco diferente, um sistema estreitamente acoplado, que se torna estável pelo "feedback" do ambiente. No "Daisyworld", o crescimento ilimitado pode ocorrer, mas somente quando há necessidade de "feedback" positivo para trazer rapidamente o sistema de volta ao estado de estabilidade

A FIGURA 3 ilustra este fenômeno com a rápida elevação da temperatura e da população de margaridas do início do processo "Daisyworld". Pode ainda levar algum tempo antes que a evidência e a observação confirmem ou neguem a existência na Terra de sistemas como o "Daisyworld", embora já seja possível deduzir, através da geoquímica do intemperismo rochoso, que este mecanismo opera por efeito regulador do dióxido de carbono atmosférico, a longo prazo (LOVELOCK & WATSON, 1983). Por enquanto, considerámo-lo apenas como um modelo promissor e procuramos ver como o enriquecimento e a diversidade de espécies podem ser examinados neste planeta imaginário.

À primeira vista, parece não haver limites para o número de espécies que pode ser abarcado nos modelos "Daisyworld".

A FIGURA 5 ilustra a evolução do clima e da população em um mundo habitado por espécies de plantas de quatro cores, três espécies de herbívoros e uma de carnívoro. Durante sua evolução, este sistema é perturbado continuamente pelo progressivo aumento da luminosidade solar, com taxas de incremento da luminosidade de 4%. Há necessidade de um sistema de alta resolução para continuar a regulação, visando volta à estabilidade quando perturbado. A coexistência pacífica de margaridas, coelhos e raposas já é notável em si, mesmo sem as perturbações.

O modelo que mais utilizei para examinar a biodiversidade foi o "Daisyworld" de múltiplas espécies. Utilizei o índice de biodiversidade de Shannon:

$$H = - \sum (p_i) \ln (p_i)$$

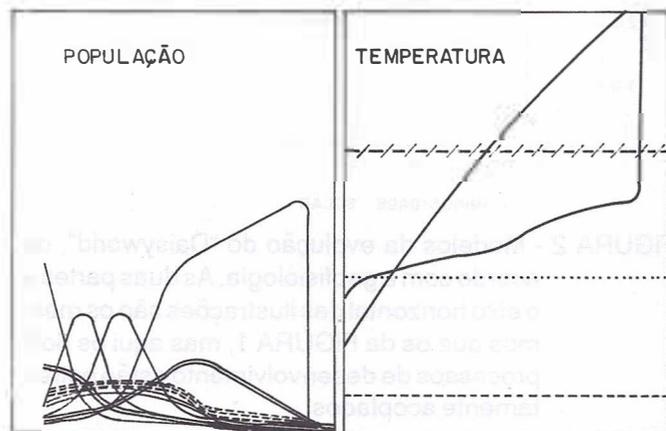
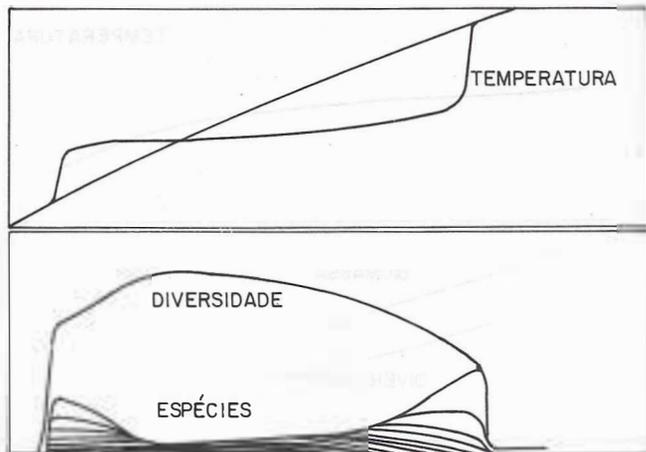


FIGURA 5 - Um "Daisyworld" colonizado por margaridas de quatro diferentes cores (traço simples), coelhos de três cores diferentes (traço duplo) e uma raposa (linha tracejada tripla). A parte do lado esquerdo mostra as populações das espécies e a parte do lado direito a evolução do clima, à medida que a estrela aquecia o correspondente entre 60 e 130% do nosso próprio Sol

Partilho da intuição de Robert MAY (1981), que prefere algumas funções da variância como índice para a biodiversidade, mas comecei meus modelos com o índice de Shannon por ser o primeiro que encontrei. Para esta série de modelos, as conclusões não parecem depender significativamente do índice utilizado.

A FIGURA 6 mostra a evolução do clima e das populações de 20 espécies de margarida, que variam apenas quanto ao tom de suas cores e ao índice de diversidade. A biodiversidade parece ser a mais alta quando a irradiação solar é tal que a temperatura se torna confortável, mesmo que nenhum efeito regulador ocorra. A diversidade é a mais baixa quando o sistema está mais distante desta zona de conforto, quer esteja quente demais ou demasiado frio. Não muito diferente, talvez, da tão conhecida queda de diversidade devida à altitude e à latitude.



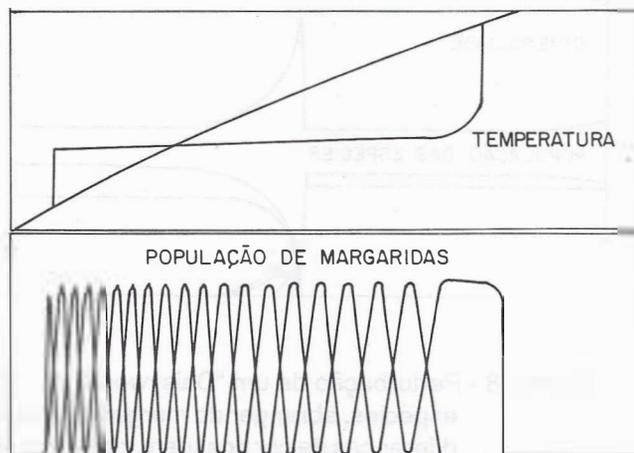
INTERVALO DE TEMPO

FIGURA 6 - Um "Daisyworld" com margaridas de 20 cores diferentes. A parte superior mostra a evolução do clima na medida em que a estrela aquecia com uma luminosidade que evoluía entre 0,6 e 1,3 da luminosidade solar. A parte inferior mostra as populações das margaridas de diferentes cores e o índice de diversidade. Neste modelo, apenas dois ciclos de integração ocorrem para cada um dos 200 acréscimos de temperatura, indo da esquerda para a direita no eixo horizontal

Minha colega Linda MADDOCK (1991) observou que a maioria dos questionamentos sobre o "Daisyworld" surge em função da entrada rápida de calor, isto é, quando a temperatura muda significativamente durante o tempo de formação dos organismos; em outras palavras, o sistema estava sempre longe do equilíbrio. Observou que quando os modelos eram operados por períodos prolongados, com irradiação solar constante, o número de espécies decaía lentamente até o ponto em que somente duas espécies permaneciam. Foi um erro meu ao divulgar isto em minhas primeiras experiências com o "Daisyworld" porque meu interesse estava centrado no efeito regulador do clima e não na biodiversidade. Além do mais, notei que a alteração no número de espécies inicialmente disponível no modelo tinha leve influência no efeito regulador do sistema. Observando, mais a fundo, o efeito regulador e a biodiversidade conjugados, vejo agora que, apesar da termostase não ser determinada pelo número de espécies presentes num determinado momento, é, de alguma forma, dependente do potencial do sistema em produzir espécies quando seja necessário.

A FIGURA 7 é do mesmo modelo ilustrado na FIGURA 6, mas aqui a taxa de alteração da entrada de calor proveniente da estrela era tão lenta que as margaridas estavam sempre em equilíbrio com o seu ambiente. Exigiu 10.000 estágios de integração para cada um dos 200 acréscimos de temperatura lançados ao longo do eixo de tempo da figura. Nestas condições, a figura

mostra que nunca houve mais do que duas espécies presentes durante o tempo todo. O efeito regulador da temperatura foi tão eficiente quanto o da FIGURA 6, quando o sistema evoluía rapidamente e muitas espécies apareciam simultaneamente.



INTERVALO DE TEMPO

FIGURA 7 - Modelo exatamente igual ao da FIGURA 6, mas com 9.999 ciclos de integração para cada aumento de temperatura. Note a presença de apenas uma ou duas espécies de margarida o tempo todo

A FIGURA 8 ilustra os efeitos sobre a diversidade um modelo de 100 espécies de margarida com um incremento de luminosidade de 4% por etapa, semelhante à alteração da insolação incidente sobre a Terra quando ela vai do período glacial para o interglacial. Antes da alteração, o sistema estava em equilíbrio e tinha se fixado com apenas duas espécies, mantendo um regime confortável. O pequeno e repentino aumento de calor parece induzir um "boom" de especiação, seguido por um lento retorno ao equilíbrio no ponto máximo de entrada de radiação.

O modelo ilustrado na FIGURA 5 tem três níveis tróficos, comparado com o nível único do "Daisyworld". Se este modelo tender para o equilíbrio, com entrada de irradiação constante, o número de espécies presentes estará em torno de 3 a 5. Poderia parecer que, o mínimo de um, e o máximo de dois, são números de espécies em equilíbrio para cada nível trófico deste tipo de modelo, e o número total para o equilíbrio do sistema sua simples adição. Modelos mais complexos, onde inúmeras variáveis ambientais são trabalhadas simultaneamente, têm sido testados e se mostrado estáveis (LOVELOCK, 1989). O próximo passo será saber que efeito sobre a riqueza de espécies é produzido pelo aumento da complexidade do ambiente.

A FIGURA 9 ilustra o efeito sobre a biodiversidade provocado por um aumento na taxa de mortalidade natural. Aqui, um sistema de 10 tipos de margarida foi posto em funcionamento, com constante entrada de radiação mas com taxa de mortalidade natural crescente e com aumento progressivo no teor de determinado



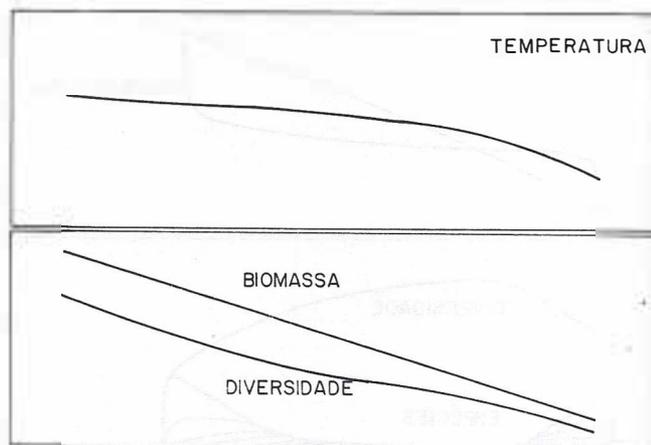
FIGURA 8 - Perturbação de um "Daisyworld" de 100 espécies, abrangendo margaridas cujas diferenças de cor possuem intervalos de albedo uniformemente espaçados entre 0,25 e 0,65. O sistema funcionou através de muitos milhões de ciclos de integração até se aproximar do equilíbrio, para então ser perturbado por aumentos na luminosidade solar de 4%. Note o grande aumento no índice de diversidade que acompanhou um quase imperceptível aumento de temperatura. Note também a presença de apenas duas espécies antes dos distúrbios e o distanciamento das mesmas duas espécies após as alterações

material tóxico. O modelo mostra que persiste o efeito regulador da temperatura até o ponto em que quase todas as margaridas tenham morrido; a população total e o índice de diversidade também aparecem e ambos diminuem na medida em que o modelo se desenvolve. Parece que o "stress" patológico, por um acréscimo na taxa de mortalidade, reduz a biodiversidade, enquanto o "stress" ambiental, como uma mudança na temperatura, aumenta a biodiversidade, se isto for factível.

A FIGURA 10 sumariza os resultados desta série de experimentos com o "Daisyworld" e mostra que o índice de biodiversidade varia com o logaritmo da taxa de alteração de calor proveniente da estrela do sistema. O efeito de diferentes taxas de mortalidade natural de margaridas também constituiu um dos parâmetros.

CONCLUSÕES

"Daisyworld" foi o primeiro modelo geofisiológico. Uma forma de ver o mundo como uma entidade estreitamente acoplada ao efeito auto-regulador e como a base matemática da Geofisiologia. Certo ou errado, tem sido uma fonte de incentivo para novas formas de pensar e experimentar. Se pudermos admitir que o mundo real se



AUMENTO DA TAXA DE MORTALIDADE

FIGURA 9 - Efeito de um aumento progressivo na taxa de mortalidade em um "Daisyworld" de 20 espécies, quando a luminosidade solar é constante em 0,7. A parte superior ilustra o efeito regulador da temperatura e a parte inferior a biomassa e o índice de diversidade. A taxa de mortalidade foi utilizada para elevar de 0,05 até 1,0 no eixo horizontal

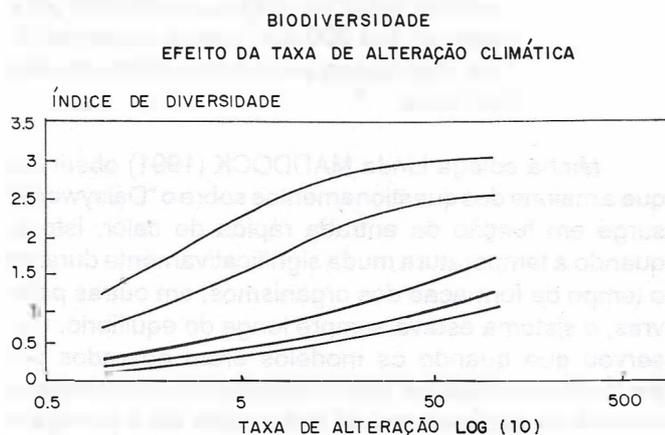


FIGURA 10 - Relação entre o índice de diversidade de Shannon e o logaritmo da taxa de alteração da luminosidade solar, que ia de 1,0 a 100,0 milésimos de unidades de luminosidade por ciclo de integração. Cada linha no gráfico corresponde a uma diferente taxa de mortalidade, indo de 0,1 a 0,8

calibra de forma semelhante ao "Daisyworld", será possível entender o problema ambiental sobre a biodiversidade.

A biodiversidade no "Daisyworld" é máxima quando tudo está bem com o ecossistema, exceto quando esteja ocorrendo mudança rápida, dentro dos limites de tolerância. A biodiversidade é mínima quando o sistema está muito estressado a ponto de se aproximar do colapso, ou quando está saudável mas passou por um período prolongado de estabilidade. Quando o sistema é rico em espécies, o tempo de reajuste após a perturba-

ção é muito prolongado em termos do tempo de geração de espécies singulares.

Será que isto significa alguma coisa nas condições atuais? Normalmente consideramos a alta diversidade de organismos nas regiões equatoriais como um estado natural constante. Eu me perguntaria se, ao invés disto, não deveríamos considerar esta grande diversidade como uma indicação de que o ecossistema ou a própria Terra, até então saudável, tenha sido recém-perturbada. A perturbação mais provável foi a da súbita mudança do período frio da glaciação, cerca de 10.000 anos atrás. Se este enfoque estiver correto, então a biodiversidade é um sintoma de mudança durante um estado saudável. O que parece importante para a sustentação não é tanto a biodiversidade em si, mas a biodiversidade potencial; a capacidade de um sistema saudável responder através da diversificação quando há necessidade. Na Amazônia e em outras regiões ameaçadas, a destruição da biodiversidade irá reduzir a reserva de espécies, aparentemente superabundantes ou raras. Entre estas podem estar aquelas capazes de se destacar e sustentar o ecossistema quando ocorrer a próxima perturbação. A perda de biodiversidade raramente ocorre isoladamente; é uma parte do processo destrutivo de transformação de ecossistemas naturais em terras cultivadas. É o processo total: a perda de biodiversidade e a perda do potencial da região em sustentar a biodiversidade, o que torna o desmatamento da floresta tropical, atitude bastante controversa.

AGRADECIMENTOS

Sou muito grato pelas importantes discussões tidas sobre biologia populacional e evolutiva, com Stephan Harding, ecologista do Dartington Trust, Totness, Devon. Desejo também agradecer minha esposa, Sandy Lovelock, por seu apoio e pela utilização de nosso orçamento doméstico para financiar esta pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- HASSEL, M. P., 1975. Density dependence in single species populations. *Journal of Animal Ecology* 44, 283-295.
- HENDERSON-SELLER, A. & GUFFIE, K., 1987. *A Climate Modelling Primer*, (Chichester, Wiley).
- JASCOURT, S. D. & RAYMOND, W. H. 1991. *Personal communication*.
- LOTKA, A., 1925. *Elements of Physical Biology*. (Baltimore: Williams & Wilkens).
- LOVELOCK, J. E., 1983. Gaia as seen through the atmosphere. In: *Biominalisation and biological metal accumulation* (eds P. Westbroek & E. W. de Jong). The Netherlands: D.Reidel, Dordrecht, 15-25.
- LOVELOCK, J. E. & WATSON, A. J., 1982. *The regulation of carbon dioxide and Climate: Gaia or Geochemistry*, 30, 795-802.
- LOVELOCK, J. E., 1989. Geophysiology: the science of Gaia. *Reviews of Geophysics*, 27, 215-222.
- LOVELOCK, J. E., 1989. *The ages of Gaia*, (N.Y. Norton).
- MADDOCK, L. 1991. Environmental feedback and population models, *Tellus*, 43B, 331-337.
- MAY, R. M., 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, 186, 645-647.
- MAY, R. M., 1981. *Theoretical Ecology*, (Oxford, Blackwell Scientific Publications).
- NICOLIS, G., 1991. (This symposium).
- WATSON, A. J. & LOVELOCK, J. E., 1984. Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld, *Tellus*, 358, 284-289.
- ZENG, X.; PIELKE, R. A. & EYKHOLT, R., 1990. Chaos in Daisyworld. *Tellus*, 42B, 309-318.