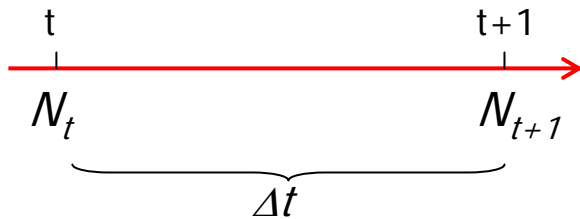




Modelos discretos

Introdução aos modelos discretos
não-lineares

Medidas de variação de N



$$\Delta N = N_{t+1} - N_t \quad \text{Variação absoluta}$$

$$\frac{N_{t+1} - N_t}{\Delta t} = \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad \text{Variação média em } \Delta t \quad (\text{variação tempo}^{-1})$$

$$\frac{1}{N_i} \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad \text{Variação média relativa } \equiv \% \text{ variação}$$

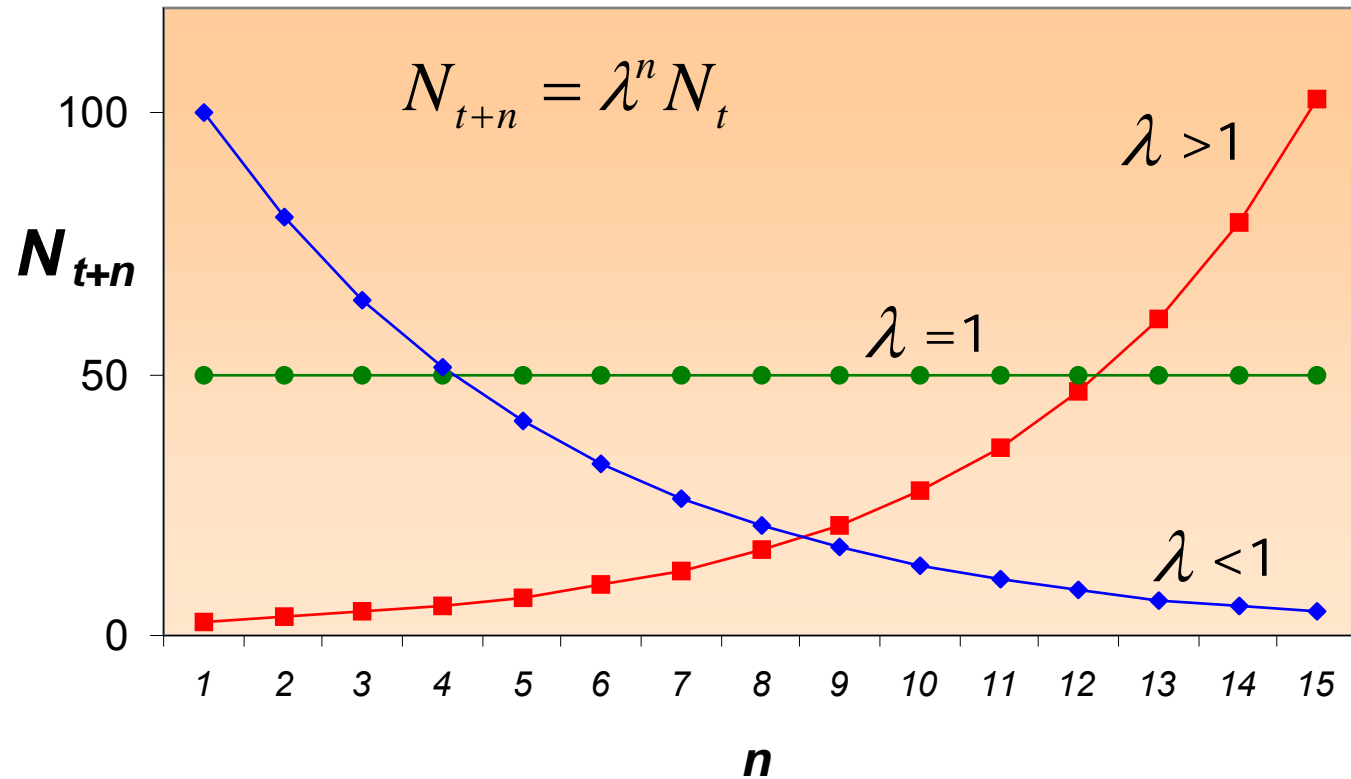
Equação às diferenças

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = \lambda \quad \lambda = \text{taxa finita de incremento}$$

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad \text{Eq. às diferenças, linear, de 1ª ordem}$$

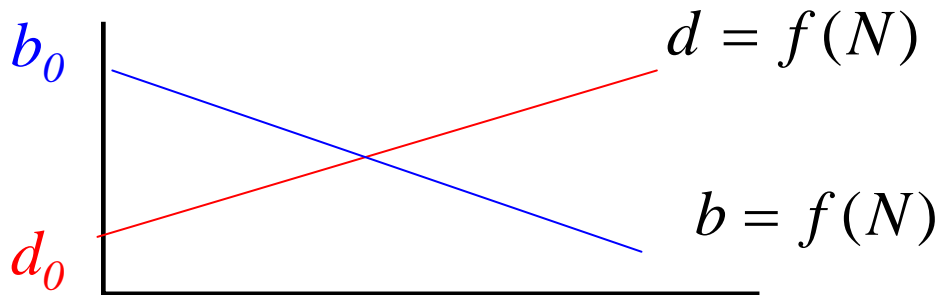
$$N_{t+n} = \lambda^n N_t \quad \text{solução}$$

Crescimento geométrico

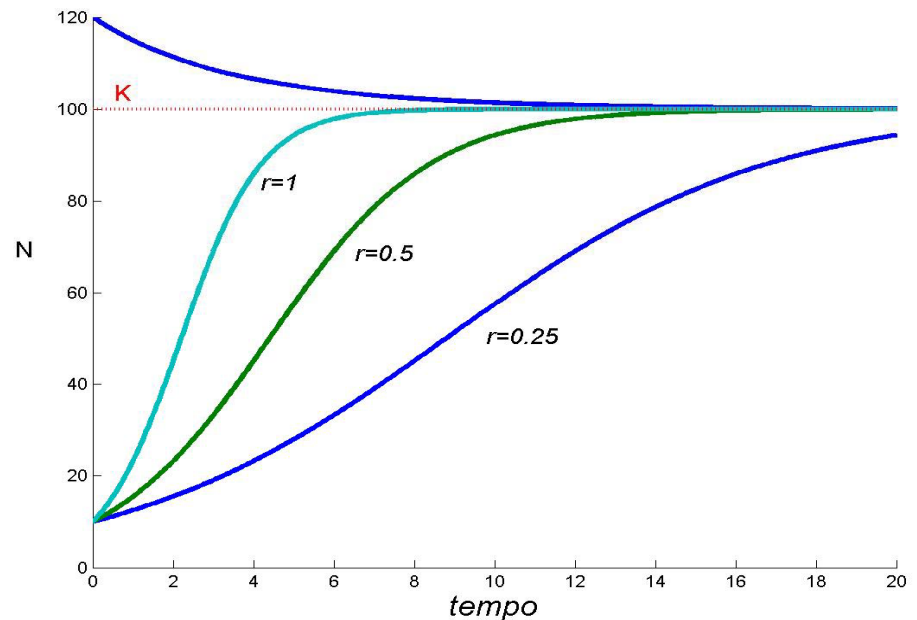


Regulação dependente da densidade

Crescimento contínuo – a eq logística -



$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$



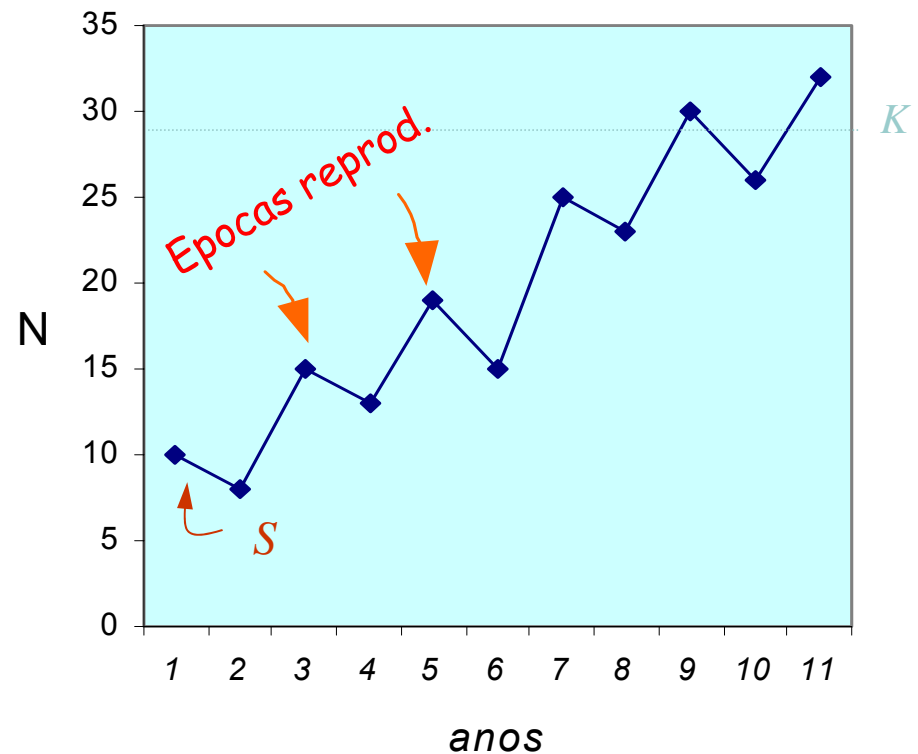
Reprodutores sazonais



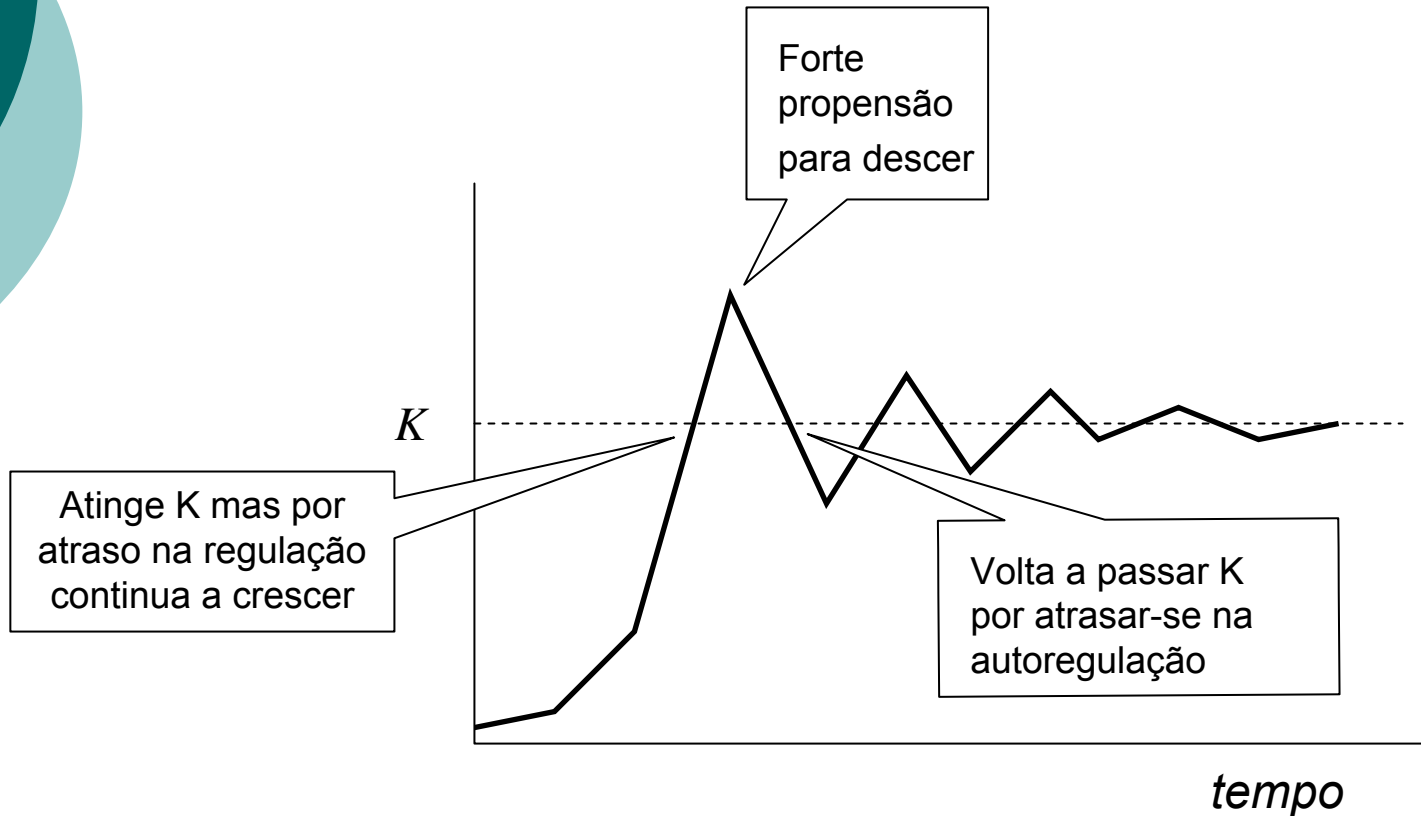
Regulação não é instantânea

Expo: impulsos de crescimento populacional na época reprod.

População pode ultrapassar K entre 2 épocas reprodução



Atrasos e oscilações



Discretização do tempo

$$N_{t+1} = f(N_t)$$

Se $f(N_t) = \lambda N_t \rightarrow$ cresc. geométrico

Por ex^{plo}, a partir da logística dos contínuos:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \approx \frac{N_{t+\Delta t} - N_t}{\Delta t} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

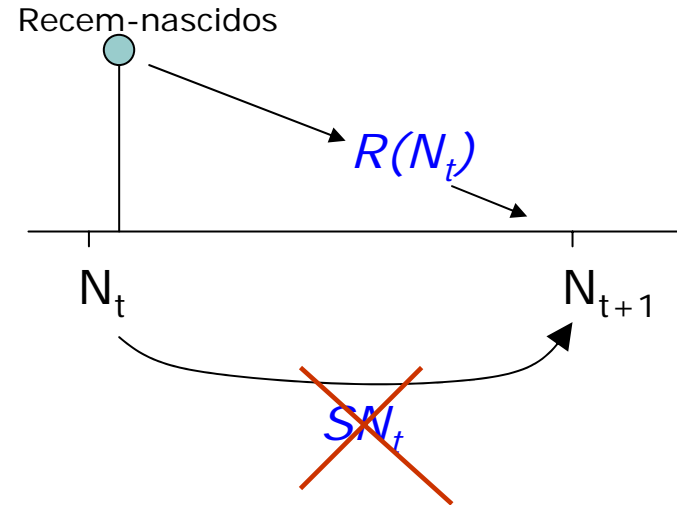
pondo $\Delta t = 1$

$$N_{t+1} = N_t + rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

Decomposição em “recrutas” e adultos sobreviventes

$$N_{t+1} = f(N_t)$$

$$N_{t+1} = R(N_t) + \cancel{SN_t}$$



Os pais morrem após a reprodução

Plantas anuais
Vários insectos
Salmão

$$N_{t+1} = R(N_t)$$

Relação “stock-recrutamento”

Salmão: Reprodutor sazonal c/ gerações separadas



Desova e canibalismo





Equação de Ricker

Variação instantânea do núm
"larvas"

$$\frac{dL}{dt} = -(d_1 N_t + d_2)L$$

Mortalidade por
predação

Mortalidade
natural

Solução dá o núm larvas que
reiniciam a população: $L(\Delta t) = N_{t+1}$

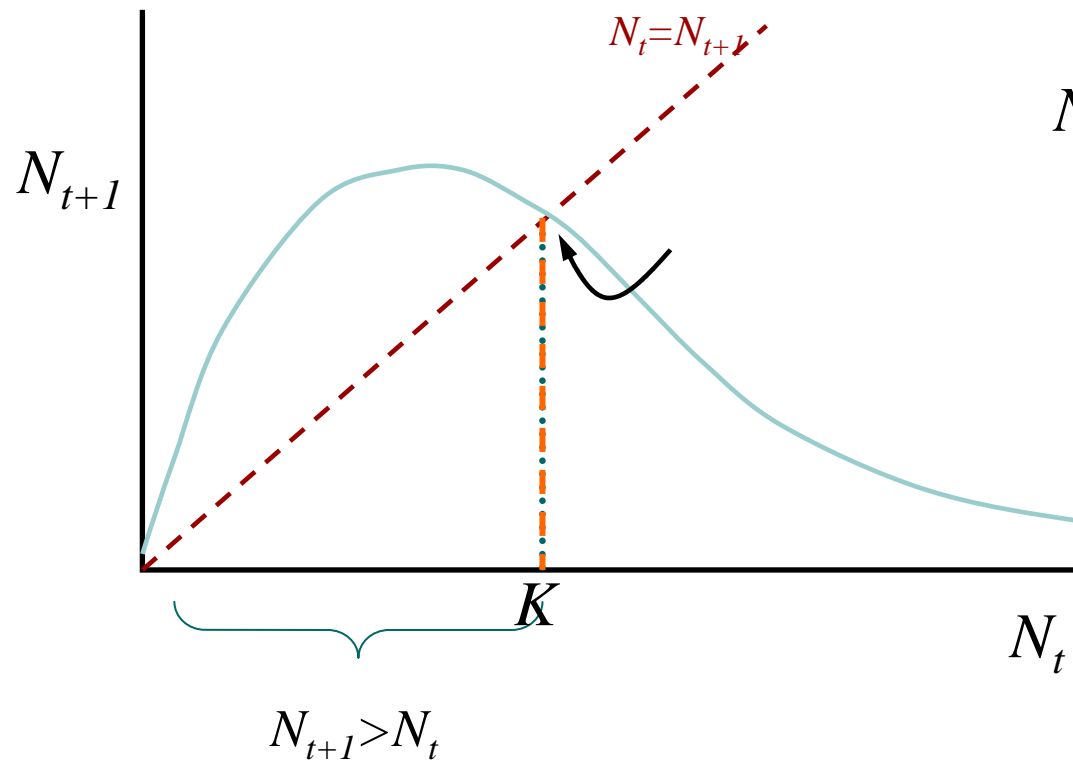
$$N_{t+1} = bN_t e^{-(d_1 N_t + d_2)}$$

Após alguma manipulação

A equação de Ricker

$$N_{t+1} = N_t e^{r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

Relação stock-recrutamento de Ricker



Se $N_t = 0$, $N_{t+1} = 0$

N_t alto \rightarrow N_{t+1} baixo

Equações às diferenças não-lineares

Logístico

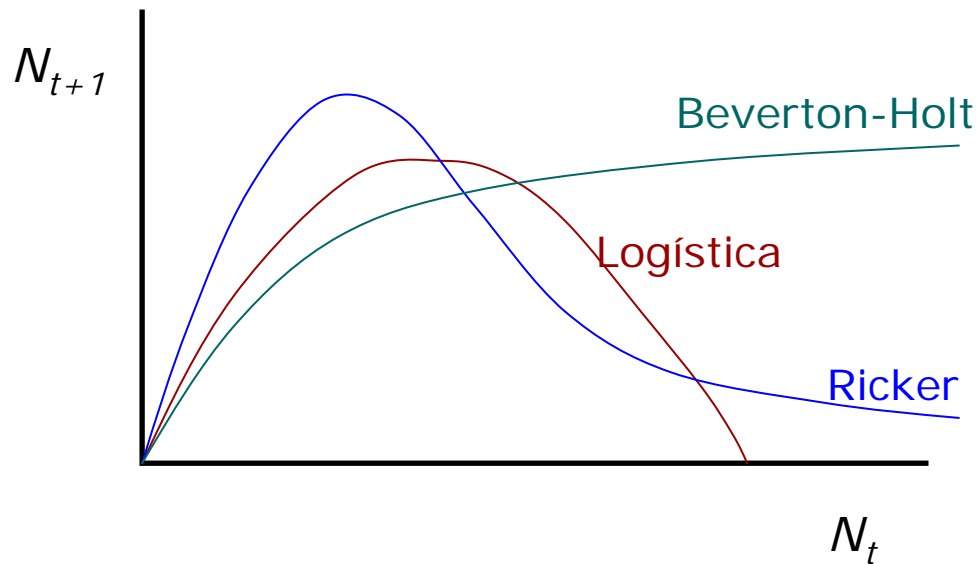
$$N_{t+1} = N_t + rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \quad \Rightarrow \quad \frac{N_{t+1}}{N_t} = \underbrace{1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}_{\lambda_t}$$

Ricker

$$N_{t+1} = N_t e^{r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)} \quad \Rightarrow \quad \frac{N_{t+1}}{N_t} = \underbrace{e^{r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}}_{\lambda_t}$$

Ricker, logística, Beverton-Holt

$$N_{t+1} = f(N_t)$$

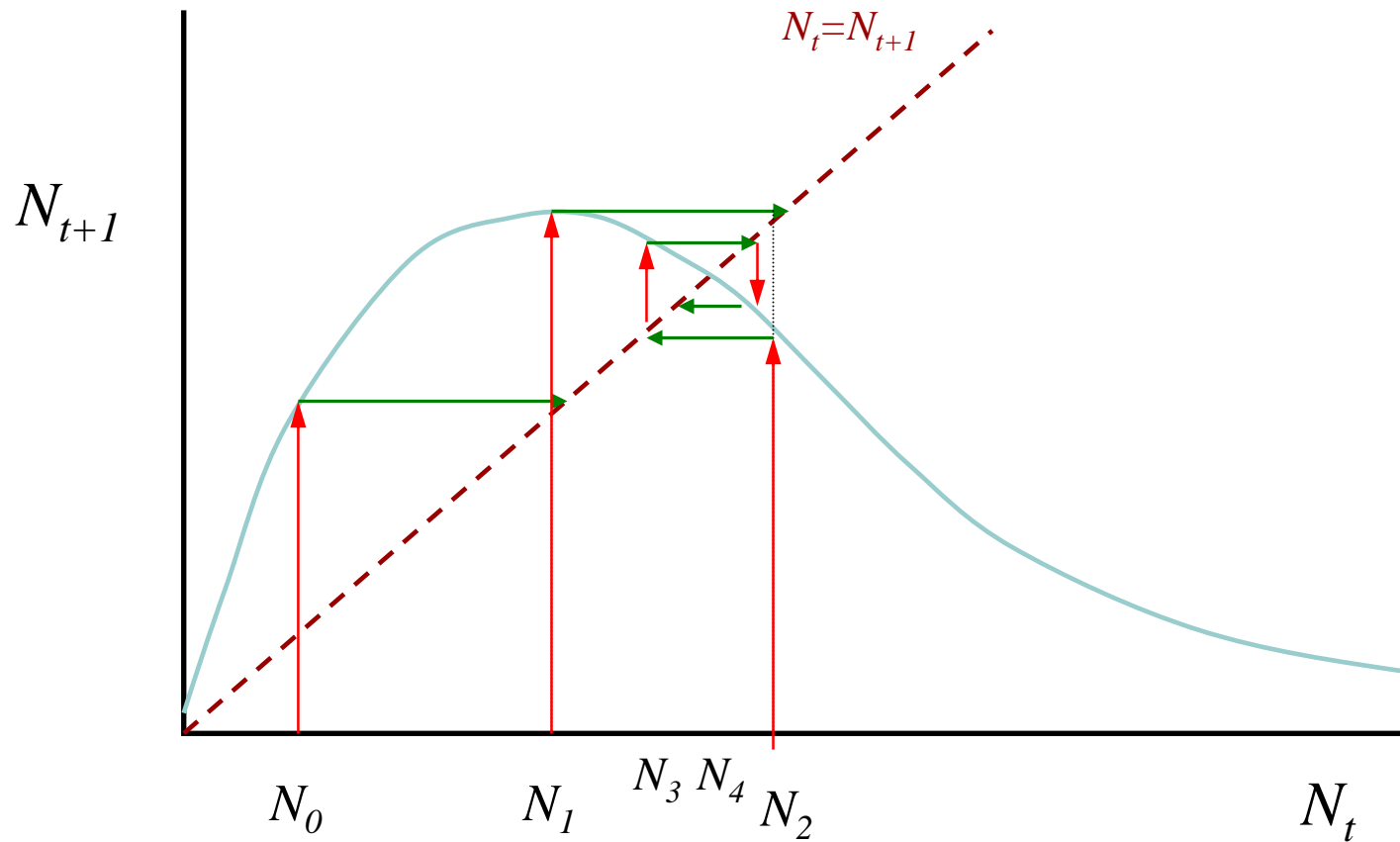


$$N_{t+1} = \frac{c_1 N_t}{1 + c_2 N_t}$$

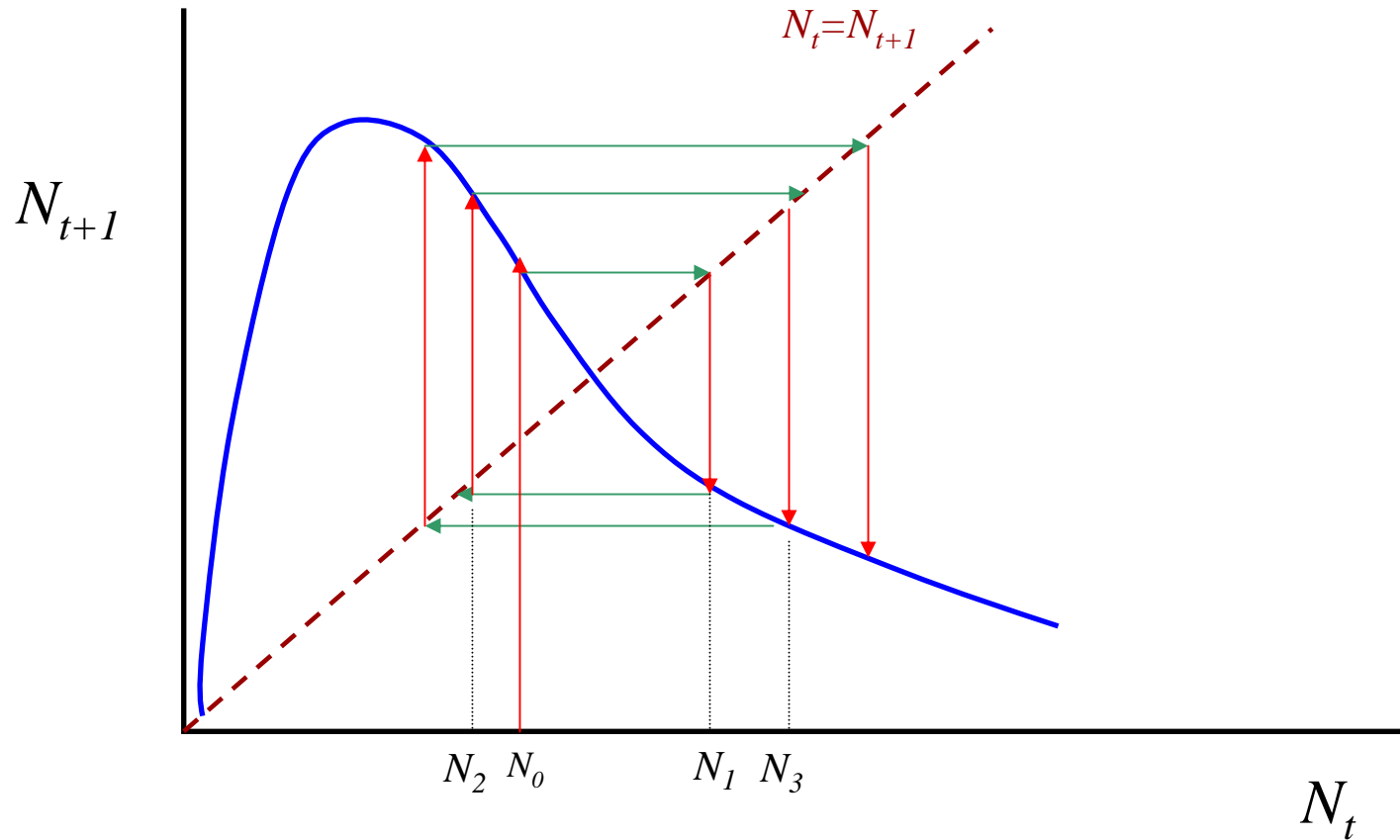
$$N_{t+1} = N_t + rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

O equilíbrio não-trivial é estável ?



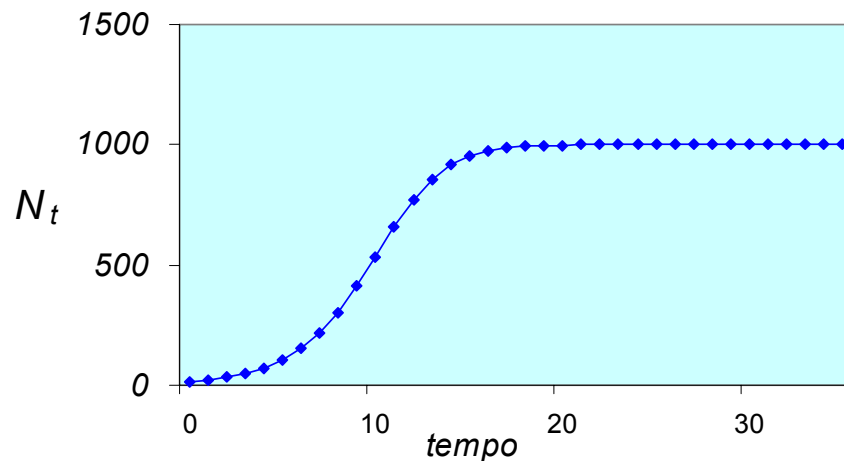
K não é necessariamente equilíbrio estável



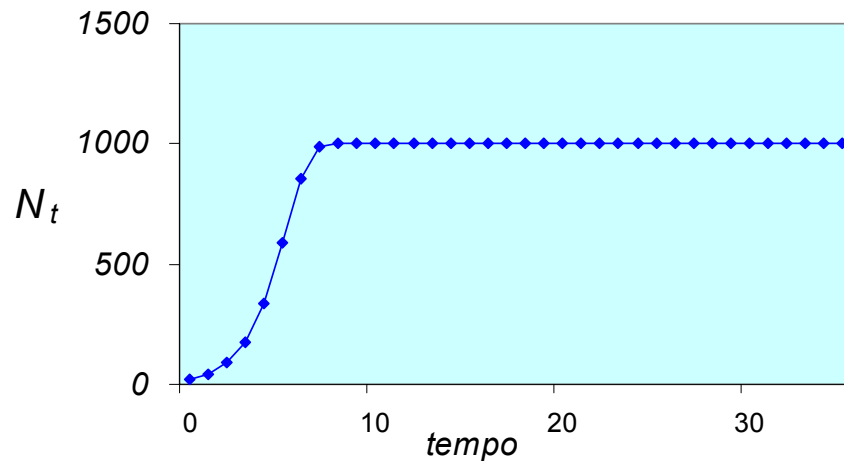
Eq. Logística discreta

$$N_{t+1} = N_t + r N_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

$$r = 0.5$$



$$r = 1.1$$



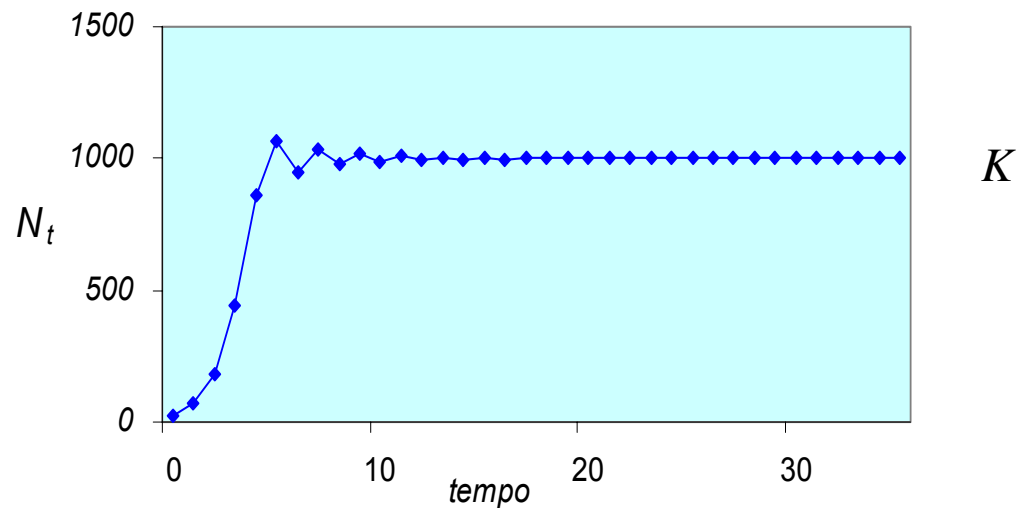
Tendência monotônica
para K

K é equilíbrio pontual

Surgem oscilações amortecidas ...

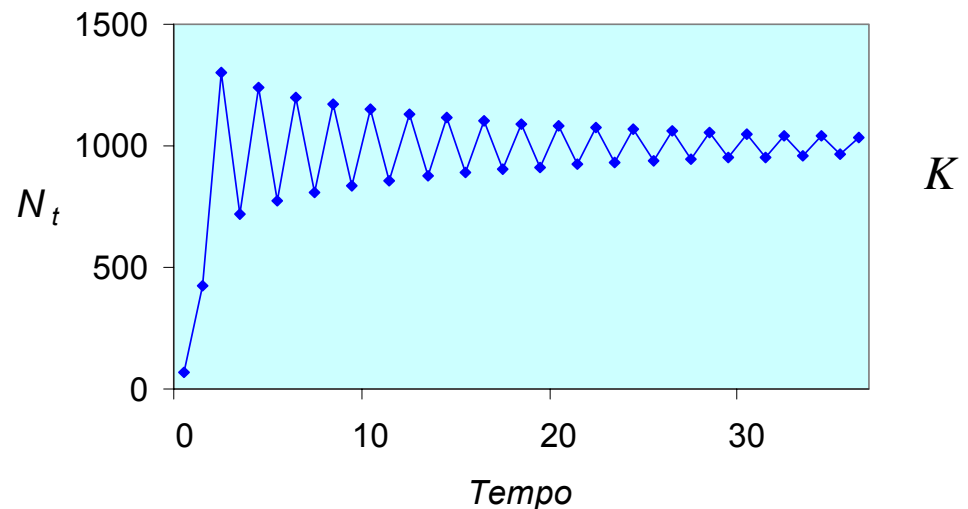
$$r = 1.7$$

Oscilações amortecidas para K



$$r = 1.95$$

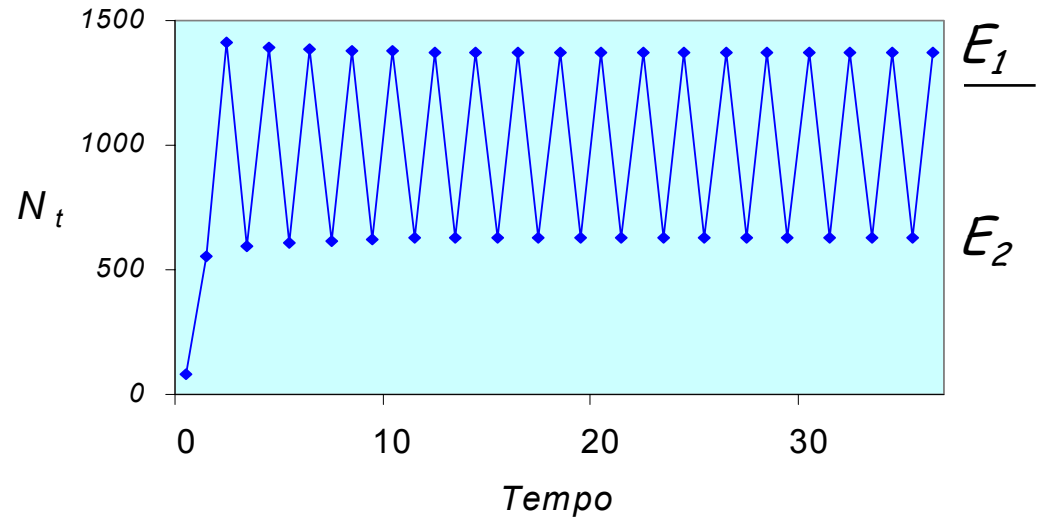
K é ainda um equilíbrio pontual



... que se tornam oscilações sustentadas

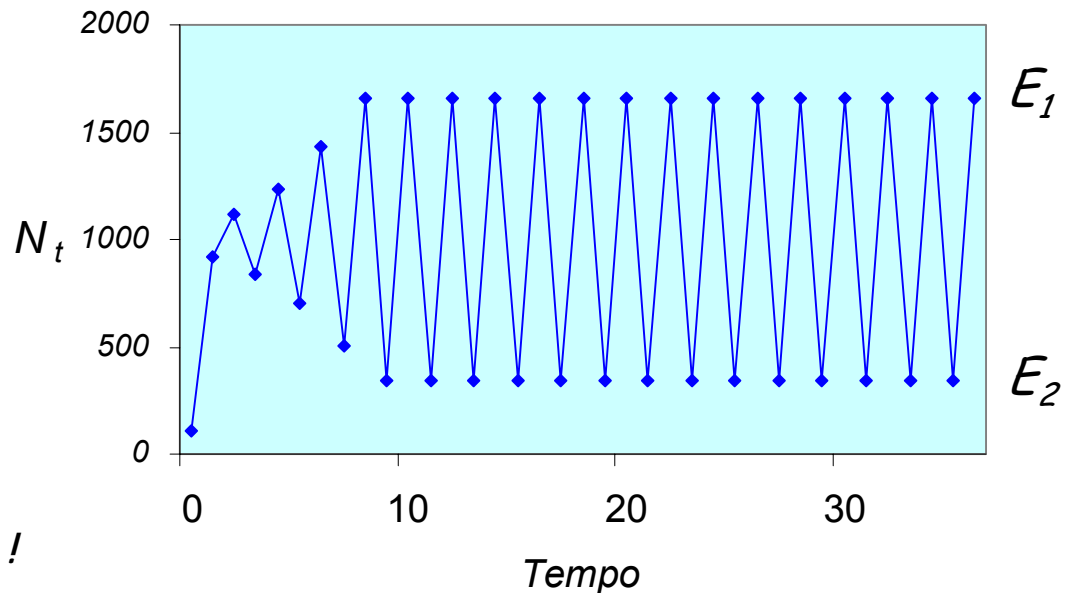
$$r = 2.1$$

K bifurca-se em dois equilíbrios



$$r = 2.4$$

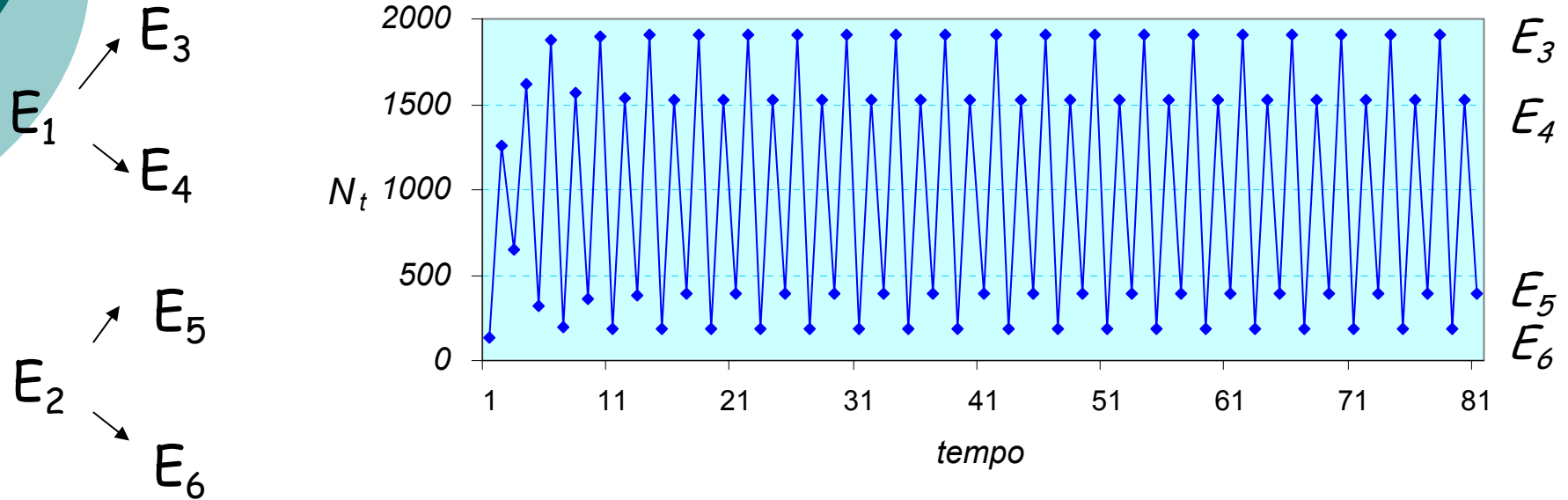
Surge um equilíbrio cíclico



Uma população pode oscilar mesmo em ambiente constante !

Os pontos de equilíbrio bifurcam-se de novo

$$r = 2.6$$

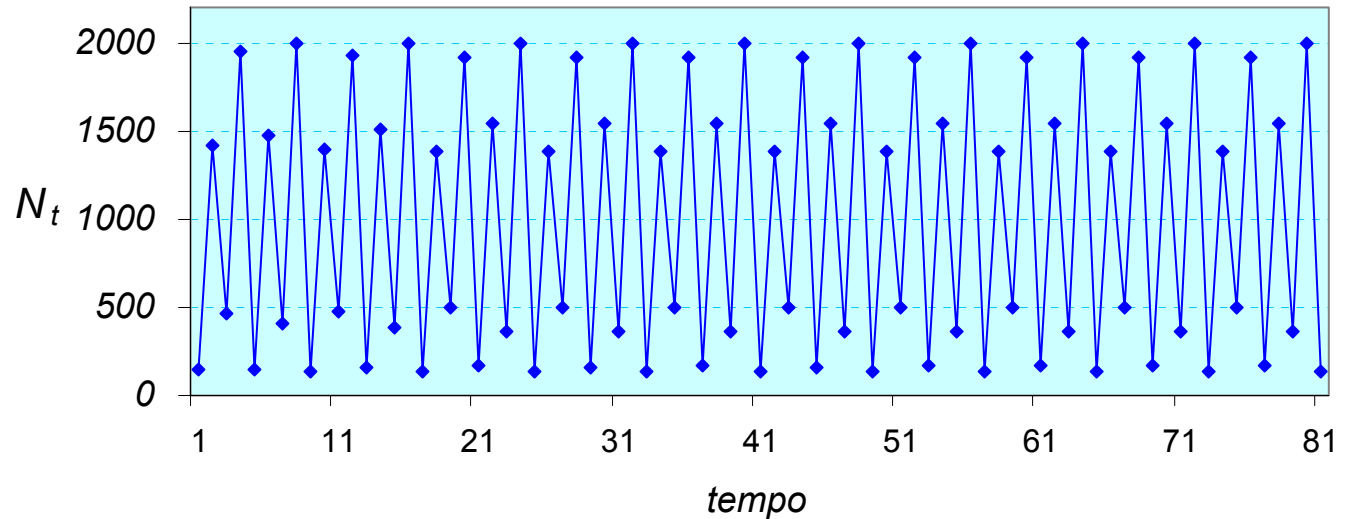


$$2^1 \longrightarrow 2^2$$

Período = número de intervalos de tempo para N_t se repetir

Ciclos de período = 2^n , $n \rightarrow +\infty$

$$r = 2.68$$



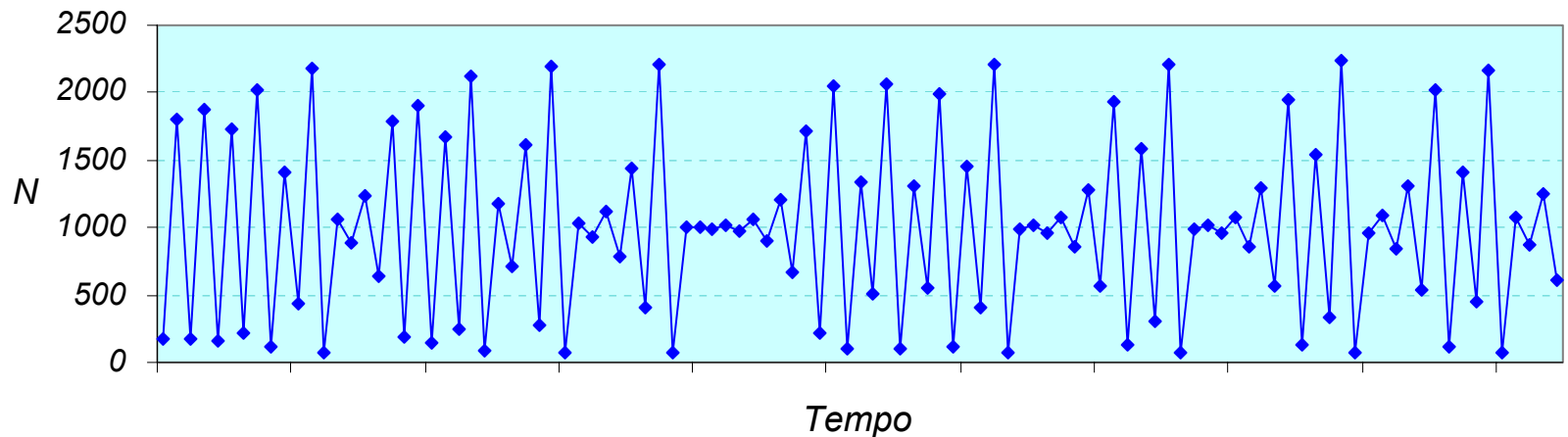
Período 2^3

Segue-se $n \rightarrow +\infty$
Períodos ímpares

Caos !

Número infinito de pontos de equilíbrio

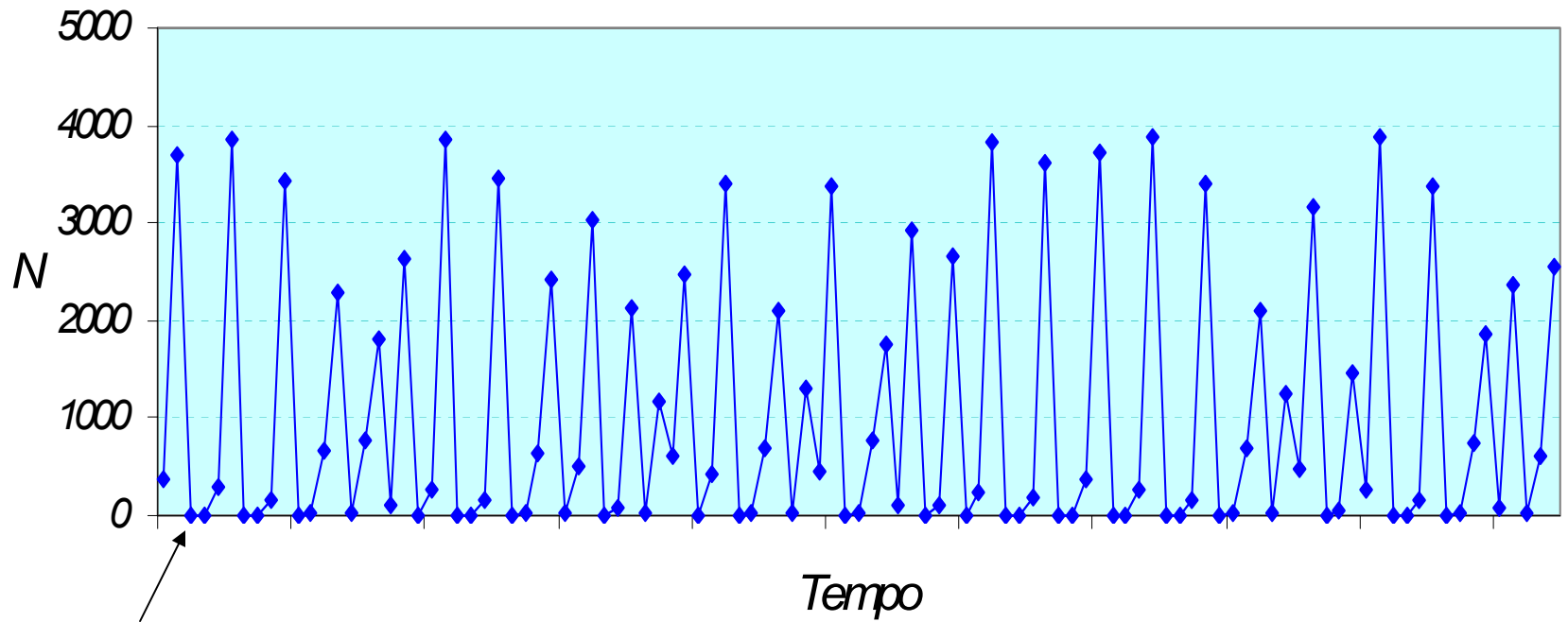
Trajectórias entram numa região delimitada dentro da qual parecem ruído aleatório



Completa irregularidade das oscilações

Extrema sensibilidade às condições iniciais

Extinção



Características do regime caótico

Não se consegue distinguir de uma série de números aleatórios (completa falta de regularidade).

Contudo, a sucessão **não é aleatória**: existe uma equação totalmente determinística que gera os sucessivos N_t

N permanece dentro dum intervalo delimitado de valores.

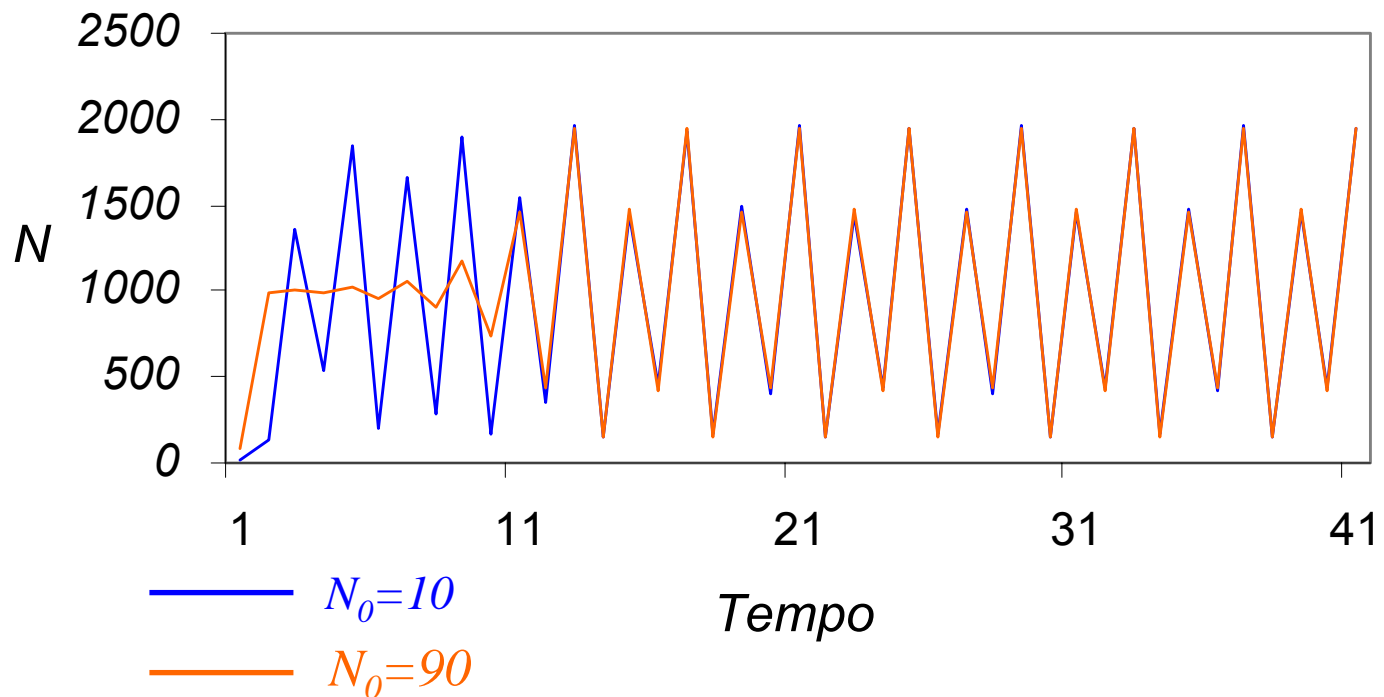
Este intervalo é um "atractor" de N , porém, uma vez lá dentro, N é imprevisível. Um atractor caótico designa-se por "**atractor estranho**".

As trajectórias de N dentro do atractor são altamente sensíveis às condições iniciais (N_0). (Pequenos desvios em N_0 são imediatamente amplificados)

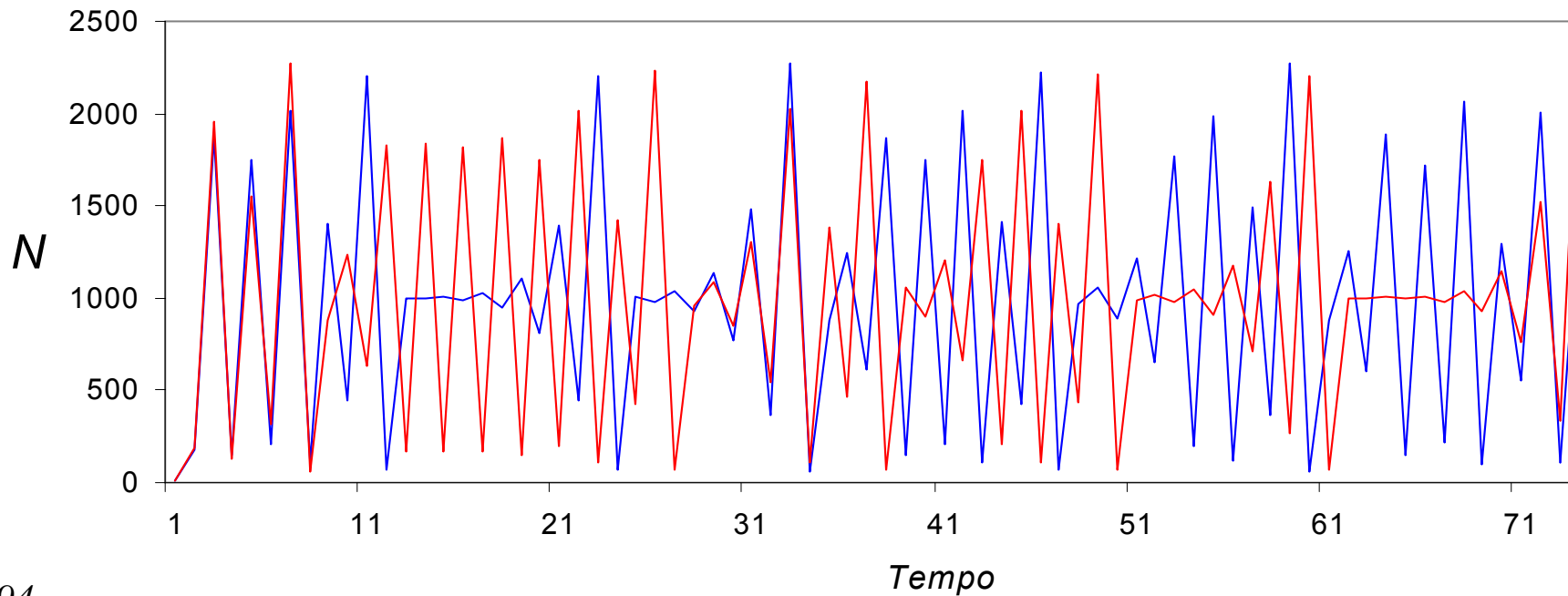
Os equilíbrios cíclicos não são sensíveis às condições iniciais

A trajetória cíclica atrai qualquer N_0

$$r = 2.65$$



Caos: alta sensibilidade às condições iniciais

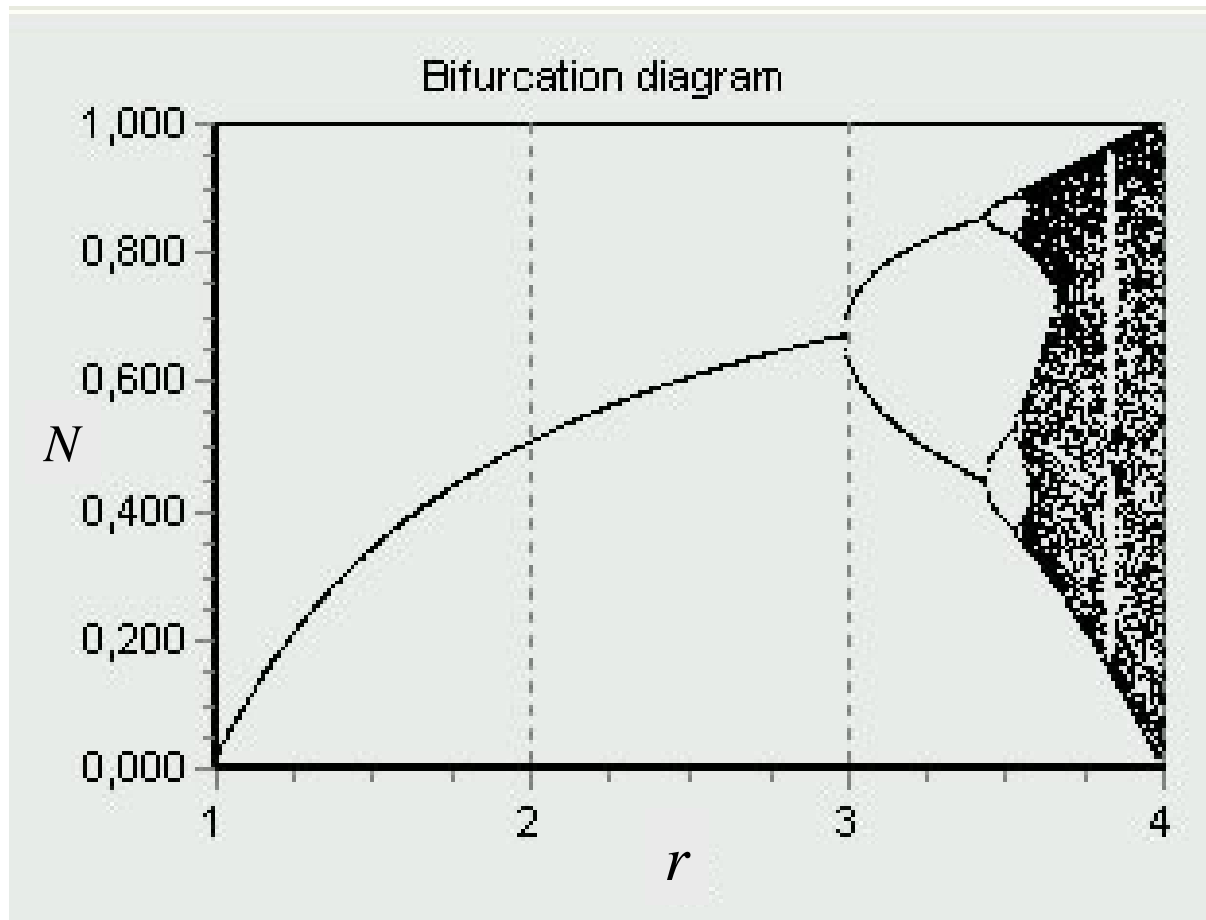


$r = 2.94$

— $N_0=10$

— $N_0=11$

Diagrama de bifurcações



Equações simples com dinâmicas muito complicadas

Ex^{plos} de eqs com potencial para dinâmicas complexas:

$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)}$$

Eq. de Ricker

$$N_{t+1} = \frac{c_1 N_t}{1 + c_2 N_t}$$

Eq. de Beverton-Holt

$$N_{t+1} = N_t + rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Logística discreta

Maior realismo biológico

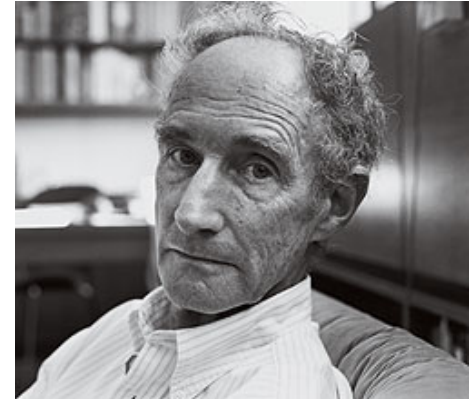


Equações mais complicadas



Maior propensão para complexidade
(= maior espaço paramétrico conducente ao caos)

Li, Yorke e May



O caos é descoberto:

Li, TY, and JA Yorke. 1975. Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* 82:985-992

E parece uma realidade *possível* em Ecologia:

May, RM. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. *Jour. Theoretical Biology* 51:511-524.

May, RM. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261:459-467.

Caos e biologia

Exemplos de dinâmica complexa em:

Genética populacional

Fisiologia celular

Neurofisiologia

Fisiologia cardíaca

Modelos contínuos com 2 ou mais espécies em interação
etc.

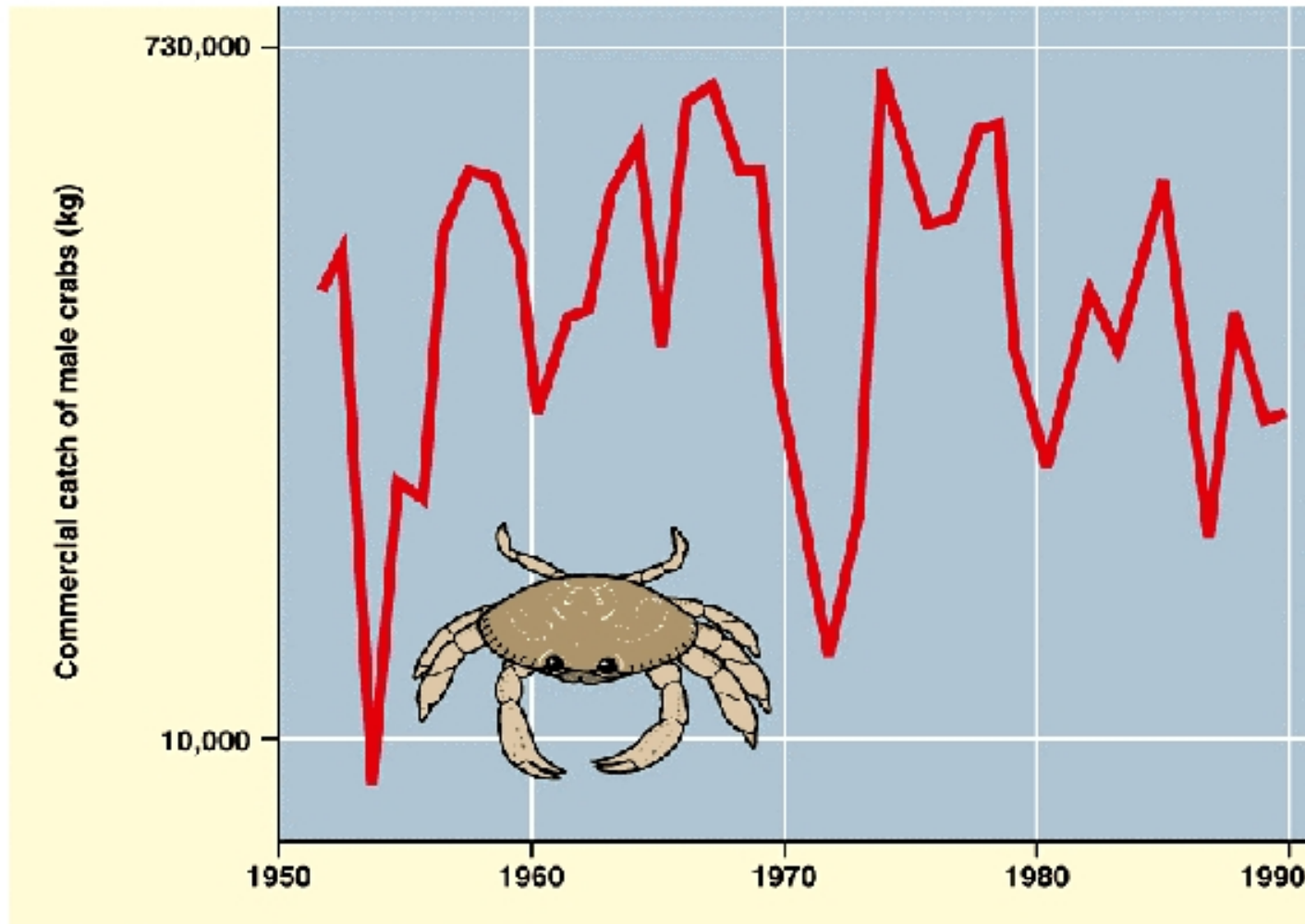
Um atentado às nossas expectativas mundanas:

~~Processos determinísticos simples devem conduzir a dinâmicas simples~~

~~Pequenas perturbações nos sistemas biológicos induzem pequenas alterações na sua dinâmica~~

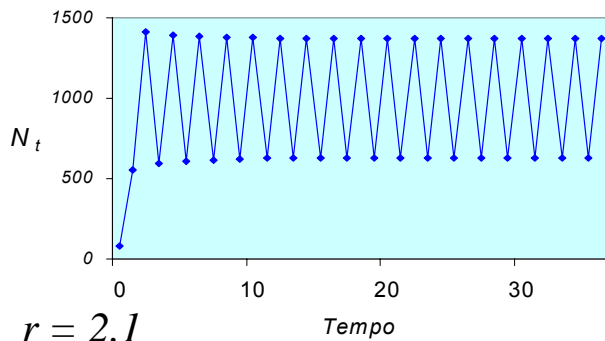
Há populações reais caóticas ?

Figure 52.19 Marked population fluctuations



As populações reais são caóticas ?

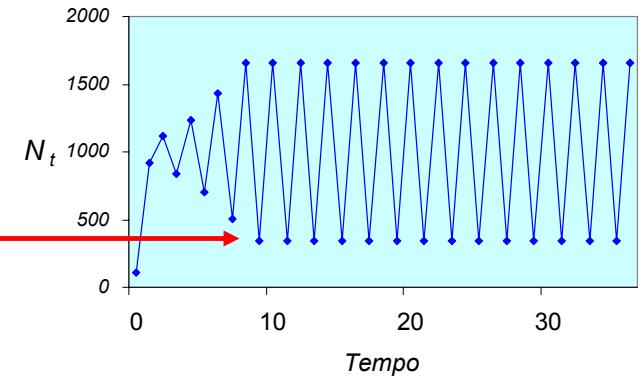
Detecção de caos requer séries temporais muito longas e precisas



$r = 2.1$

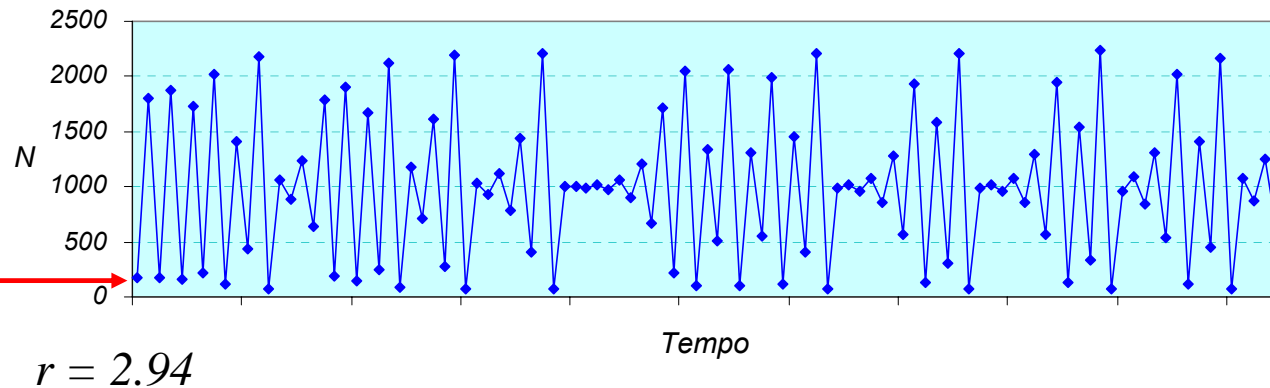
Tempo

*Valores de N
mto baixos*



$r = 2.4$

Tempo



$r = 2.94$

Tempo