BASE

Dinâmica Populacional com Denso-Dependência

O modelo de crescimento de população com taxas constantes pode passar a impressão que sua predições não têm nenhuma utilidade. De fato, não vamos encontrar na natureza nenhuma população que tenha um crescimento exponencial que perdure por muito tempo. Os tutoriais sobre estes modelos mostram que bactérias podem crescer de maneira exponencial por curtos períodos de tempo, até que… Essa limitação do crescimento exponencial (o "até que…"), está relacionado com as premissas do modelo, nesse caso com a premissa que: ***as condições e recursos que cada indivíduo experimenta não se alteram ao longo do tempo***.

Essa premissa parece ser muito irrealística, mas não mais do que a premissa da Lei da Inércia, a primeira lei da mecânica clássica de Newton. Alguém já viu um corpo que permanece em movimento estável retilíneo indefinidamente até que uma outra força o perturbe? Ou um experimento que verifique essa proposição? De qualquer forma essa "lei" nos ajuda a entender o mundo e junto a outras "leis" de Newton (gravitação universal) conseguem explicar a trajetória dos planetas com certa precisão.

Da mesma forma que um carrinho de criança, ao ser lançado, para em função do atrito [1], uma população desacelera seu crescimento em função de vários fatores, apesar de apresentar potencial para crescer de forma exponencial.

Efeito do adensamento

O aumento na densidade de uma população pode fazer com que as taxas vitais dos indivíduos se modifique. Por exemplo, para animais sociais que cooperam, o aumento da densidade pode aumentar a probabilidade de sobrevivência efeito Allee.

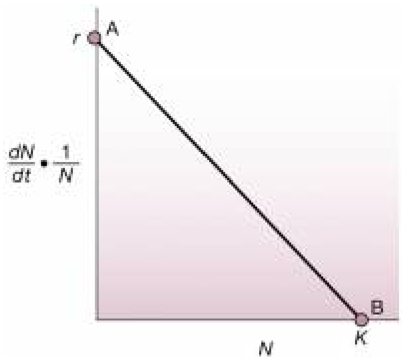
As marmotas (roedores fofos!), por exemplo, vivem em grupos onde há turnos de vigília para alertar sobre a presença de predadores (aves de rapinas, menos fofas!). Esse comportamento diminui a predação *per capita* na população. Os efeitos positivos da densidade na população por cooperação, apesar de serem estratégias altamente benéficas evolutivamente, surgiram apenas em poucas linhagens de organismos [2].

Por outro lado, os efeitos negativos do adensamento da população são universais. Mesmo para as espécies que apresentam cooperação, em algum ponto no adensamento, o efeito negativo sobrepõem-se aos positivos.

Por que esse efeitos densidade-dependentes negativos são tão difundidos? Uma simples razão é que: existir ocupa espaço! O espaço é um recurso finito[3] e dois corpos não podem ocupar o mesmo espaço [4]. Outra razão simples é que indivíduos de uma mesma população usam “exatamente” os mesmos recursos. Mesmo que o recurso seja abundante, caso a população cresça muito, este acaba se tornando limitante. Podemos chamar essa interação entre indivíduos de uma mesma população de competição intra-específica [5], a forma mais simples de autorregulação da população.

O modelo logístico

Um forma simples de pensar o efeito da densidade na população é fazer com que o tamanho da população e o crescimento tenham uma relação linear inversa. O único cuidado que temos que ter aqui é que estamos interessados no efeito de cada indivíduo (*per capita*) na taxa de crescimento populacional. Veja abaixo como seria esse gráfico.



Esse gráfico retrata a contribuição de cada indivíduo ($\frac{1}{N}$) para a taxa de crescimento da população $\frac{dN}{dt}$ em função do número de indivíduos na população (N). A taxa máxima é r [6] e o tamanho máximo da população é K : a capacidade de suporte.

Podemos agora escrever a função dessa reta, $y = a + bx$, onde a é o intercepto e b a inclinação da reta:

$$ \frac{dN}{dt}\frac{1}{N} = r - \frac{r}{K} N$$

Um pouco de álgebra básica nos leva a:

$$\frac{dN}{dt}\frac{1}{N} = r (1 - \frac{N}{K}) $$

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

Uma forma de interpretar essa equação é que a velocidade de crescimento dN/dt cresce de forma próxima a uma exponencial rN quando $ N $ é pequeno, já que a expressão ($1 - \frac{N}{K}$)

aproxima-se a 1. Da maneira inversa, quando o tamanho populacional N se aproxima da capacidade de suporte K, a expressão ($1 - \frac{N}{K}$) tende a zero, e portanto a velocidade de crescimento. Podemos nomear a expressão ($1 - \frac{N}{K}$) de **porção não utilizada da capacidade suporte** .

Há uma solução analítica para a equação diferencial acima, que pode ser expressa pelo tamanho da população em função do tempo [7]. Uma das formas é:

$$ N_t = \frac{K}{1+((K-N_0)/N_0)e^{-rt}}$$

Qual a mensagem?!

Aqui o importante é entender nosso modelo linear de dependência da densidade. A interpretação biológica do modelo é mais fácil em sua forma de equação diferencial $\frac{dN}{dt} = rN (1 - \frac{N}{K})$.

É importante também saber que esta equação diferencial tem uma solução analítica, que permite calcular o tamanho populacional para qualquer valor de tempo.

Modelo logístico no computador

Os parâmetros da função são:

Opção	**parâmetro**	**definição**
maximum time	tmax	tempo máximo que cada população irá rodar
Initial population size	N0	tamanho inicial da população
Carrying capacity	K	capacidade suporte
intrinsic growth rate	r	taxa de crescimento intrínseco
population extinction	ext=TRUE	permitir a extinção da população

Perguntas

1. A curva logística é frequentemente descrita como uma curva que tem o formato **S**. O gráfico do modelo gerado quando abre-se o ecovirtual tem esse formato? Mude os parâmetros e tente

encontrar o **S** escondido da curva logística… e responda: Que parâmetros deixam a forma de “S” mais evidente, e por que?

2. Apresente simulações que corroborem a proposição: “*independente da condição inicial (N_0), o destino da população é o mesmo*”. Utilize uma população com $r = 0.05$ e $K=100$. Utilize valores de N_0 abaixo e acima da capacidade de suporte.
3. Faça simulações para verificar a afirmação “*Uma população em sua capacidade suporte, quando perturbada* [8] *demora mais a voltar à K se tiver o seu tamanho populacional diminuído, do que se tiver seu tamanho aumentado na mesma proporção*”. Comece com r de 1 e $K=100$ e depois faça com r de 0.05 e mesmo K.

Modelos em Tempo Discreto

O gráfico do EcoVirtual apresenta dois modelos logísticos com os mesmos parâmetros: (1) tempo contínuo; (2) tempo discreto. Apesar da taxa de crescimento do modelo contínuo (r) ser uma taxa instantânea, enquanto a do tempo discreto (r_d) uma taxa de intervalo de tempo [9], os modelos são equivalentes, como vimos nas simulações anteriores. O coeficiente r_d pode ser descrito como:

$$ r_d = \lambda - 1 $$

sendo:

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} $$

Oscilações amortecidas

O modelo em tempo discreto tem um comportamento muito distinto para taxas mais altas de crescimento populacional. Vamos alterar aumentar esse parâmetro gradativamente e verificar:

- simule populações com taxas entre 1 até 1.8 e descreva a diferença entre os modelos de tempo discreto e contínuo;
- mude o tempo para 10 [10] e apresente uma explicação plausível para o comportamento do modelo tempo discreto;

Ciclos limites e ...

O que acontece com as projeções do modelo em tempo discreto se aumentamos ainda mais a taxa de crescimento? Simule populações com taxas de 2,2 e depois de 2,5 e verifique. Use tempos máximos grandes para ver se há um estabilização e tempos menores para conferir o que está acontecendo com maior resolução.

Perguntas

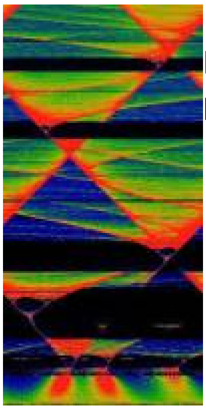
- Há regularidade na dinâmica populacional para estes valores de taxa de crescimento?
- O que há de diferente entre os modelos?

Agora simule uma população com taxa de 2,9 e responda:

Perguntas

- Há alguma regularidade perceptível?
- O trajeto é previsível?
- Mudanças no tamanho inicial modificam muito o trajeto da população ao longo do tempo?

Mapa de Bifurcação



Nossa exploração mostrou o comportamento inusitado de algumas funções não-lineares muito simples, que é gerar padrões imprevisíveis. Na realidade há muitos padrões na desordem dessas funções. [11].

Uma maneira de visualizar o comportamento dessas populações conforme variamos o **coeficiente de crescimento discreto** (rd) é através do mapa de bifurcação logístico. A proposta é mapear os pontos de estabilização e de convergência (atratores) do crescimento populacional. Para tanto temos que simular populações com diferentes r_d por algum tempo e guardar os valores para onde há convergência. Antes porém, temos que deixar a população crescer por algum tempo, para garantir que se há pontos de convergência, esses foram alcançados.

parametros bifAttr

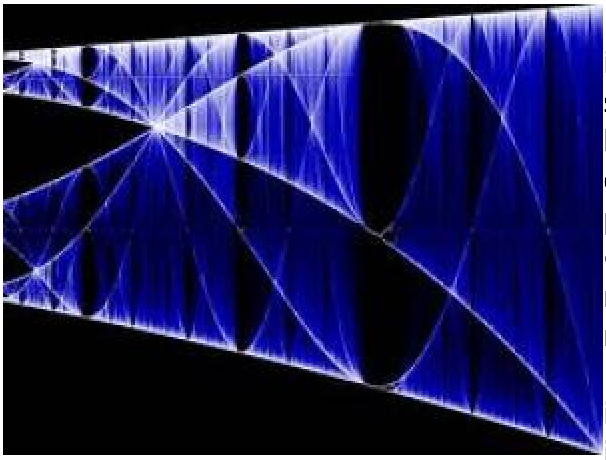
Opção	parâmetro	definição
Time to convergence	tmax	tempo máximo que cada população irá rodar
Initial population size	N0	tamanho inicial da população
Carrying capacity	K	capacidade suporte
Minimum discrete growth rate (rd)	minrd	taxa mínima de crescimento populacional
Maximum discrete growth rate (rd)	maxrd	taxa máxima de crescimento populacional
Number of rds	nrd	número de valores de taxas de crescimento entre minrd e maxrd

Atividade bifAttr

Atividade

- identifique os padrões de bifurcação;
- varie os parâmetros K e N_0 e veja se há modificação no padrão geral do mapa de bifurcação. O que isso significa?

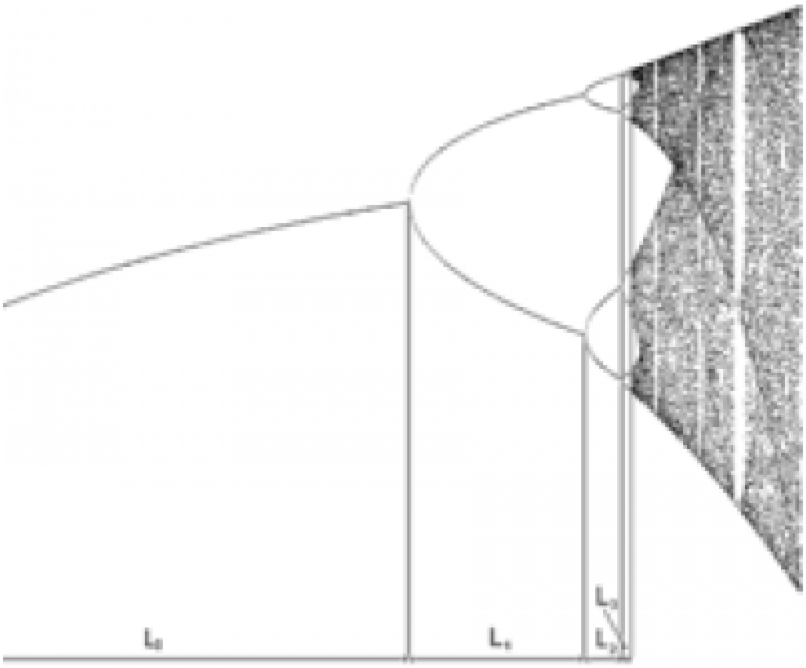
Padrões no Caos



Um outro padrão observado é que a fase de caos se intercalam a janelas de ciclo de oscilação, que se sucedem. Além disso, é possível verificar que primeiro há apenas um ponto estável para onde o sistema converge (K), levando a um ciclo de duplicação de períodos com 2, 4, 8, 16 pontos de convergência (atratores)…, até chegar a um padrão complexo e não repetitivo, o caos determinístico. Aumentando ainda mais a taxa de crescimento da população, o caos dá lugar novamente uma fase de ciclos de oscilação que inicia-se por números primos. Um outro padrão interessante é que os padrões se repetem em diferentes escalas, como objetos que tem dimensões fractais.

Constante de Feingenbaum

Em 1978, o matemático americano, Mitchell Jay Feigenbaum, descobriu outra ordem no caos. Já se sabia que o aumento necessário para passar de um ciclo de oscilação de 2 para 4 é maior que o valor que precisamos para sair de 4 para 8 pontos de convergência. A razão entre o valor necessário para sair de um oscilação para a seguinte é constante 4,6692016090 em qualquer sistema caótico.



Atividade

- localize início de janelas de ciclo limite com valores de períodos distintos (p. ex. 3 e 7) ;
- tente reconhecer a repetição de padrões em diferentes escalas.

Use intervalos pequenos de rd, mudando minrd e maxrd, onde há falhas no mapa de bifurcação

Exercícios

1. Suponha que uma população de borboletas está crescendo de acordo com o modelo logístico. Se a capacidade de suporte é de 500 borboletas e r = 0,1 indivíduos / (indivíduo * mês), qual é a taxa de crescimento máxima possível para a população?
2. Para maximizar o rendimento pesqueiro, uma bióloga de pesca procura manter uma população de truta do lago em exatamente 500 indivíduos. Assuma que o r da truta é de 0,005 indivíduos / (indivíduo * mês). Preveja a taxa de crescimento populacional inicial se a população se mantém em 500 indivíduos e se a população for aumentada com 600 indivíduos adicionais.
3. Demonstre que o declínio de uma população acima da sua capacidade de suporte é sempre mais rápido que o aumento correspondente, abaixo da capacidade de suporte. Por que isso ocorre? (Dica: represente a população inicial acima e abaixo da capacidade de suporte com k ± x indivíduos)

Para saber mais

- Gotelli, N. J. 2007. **Ecologia**. Planta, Londrina. *O capítulo 2 é uma introdução muito didática aos modelos de crescimento com dependência da densidade.*
- Fernandez, F. 2000. Capítudo 5 - Da Falsa Questão de Elton a um mundo novo. In: O Poema Imperfeito. Cronicas de Biologia, Conservação da Natureza e seus Heróis. Editora UFPR, Curitiba. pdf
- Sherratt T. & David M. Wilkinson. 2009. Capítulo 6 - Is Nature Chaotic? In: Big Questions in Ecology and Evolution. Oxford University Press, USA. pdf
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature 261: 459-467. *O artigo clássico em que Robert May demonstrou que modelos muito simples de dinâmica populacional podem exibir comportamento caótico.*
- Population dynamics from first principles. Capítulo 2 de **Complex Population Dynamics**. Peter Turchin, Princeton Univ Press, 2003. *Este texto instigante apresenta os modelos clássicos de crescimento populacional como leis análogas às da Física. Uma abordagem muito original dos modelos e sua importância para a teoria ecológica.*
- Edwards, W. J. & Edwards, C. T. 2011. Population Limiting Factors. Nature Education Knowledge 3(10):1. *Introdução ao conceito de fatores limitantes dependentes e independentes da densidade*.
- Vandermeer, J. 2010. How Populations Grow: The Exponential and Logistic Equations. Nature Education Knowledge 3(10):15. *Outro texto muito didático, com considerações sobre as consequências ambientais do crescimento populacional humano*.
- Introduction to dynamic systems and chaos, excelente curso *online* do site Complexity Explorer.
- This equation will change how you see the world: um vídeo super didático sobre a equação logística em tempo discreto e suas aplicações em muitas áreas, além da ecologia.

1) principalmente entre suas peças, e da roda com superfície do chão

2) um mistério a ser desvendado: Por que a cooperação não é encontrada com mais frequência, já que é uma estratégia que aumenta muito o desempenho dos indivíduos?

3) apesar de renovável

4) exceto nos vagões da linha amarela do metrô de São Paulo

5) veja tipos de competição http://en.wikipedia.org/wiki/Competition_(biology)

6) taxa intrínseca de crescimento populacional

7) desafio: verifique esta solução com o Maxima

8) ou seja teve seu tamanho reduzido ou aumentado

9) tempo de geração

10) para ter melhor resolução

11) Inclusive uma constante foi descrita a partir dessa desordem, que representa a razão entre o intervalo de r_d até aparecer uma bifurcação e o valor do intervalo para que uma próxima bifurcação apareça. http://en.wikipedia.org/wiki/Feigenbaum_constants