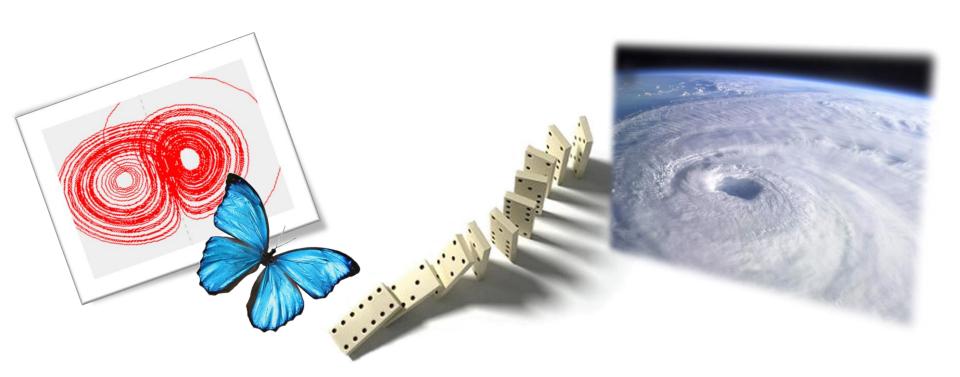
Caos

Modelizac, de Sistemas Biológicos



Objetivos

- Comprender la diferencia entre simplicidad y complejidad.
- Demostrar cómo nace el caos a partir de sistemas determinísticos sencillos.

• Obtener una visión de los modelos no lineales caóticos en biología, fisiología y anatomía.



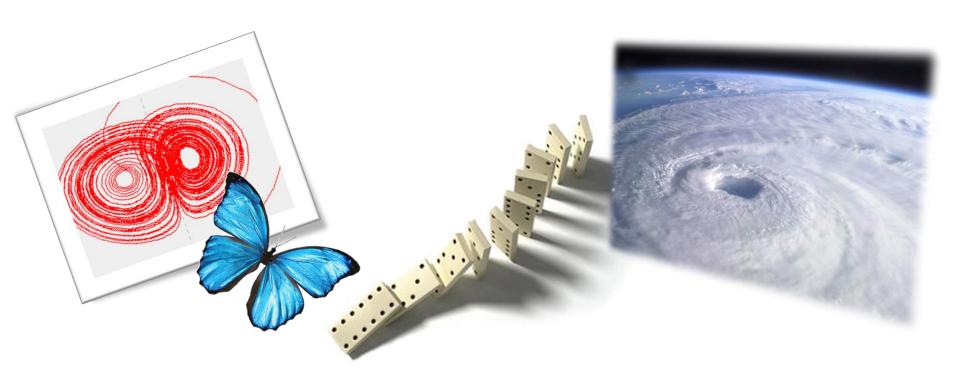
Organización

- Introducción y Motivación
- Simplicidad vs Complejidad
- Estabilidad y Caos.
- Caos en sistemas discretos:
 - La ecuación logística.
- Caos en sistemas continuos
- Las firmas del Caos en sistemas biológicos



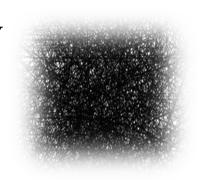
Observación

• Caos **no es una técnica de modelización**, es una propiedad matemática de algunas ecuaciones/sistemas determinísticos.

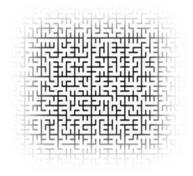


Caos vs Cosmos

• Caos ("χάος") es el estado sin forma y vacio que precede a la formación del cosmos, en las cosmogonías antiguas.



 Cosmos ("κόσμος") es un sistema ordenado o armonioso. Deriva del término griego que significa orden. Es la antítesis del caos.



• 1776: El determinismo laplaciano

Laplace, matemático francés, afirmaba que, "si se conociera la velocidad y la posición de todas las partículas del Universo en un instante, se podría determinar su pasado y

predecir su futuro".

• 1903: El cuestionamiento de Poincaré

 Henri Poincaré, matemático francés, fue el primero en pensar en la posibilidad del caos, en el sentido de comportamiento que dependiera sensiblemente en las condiciones iniciales.

"El azar no es más que la medida de la ignorancia del hombre"



• 1920: El debate Bohr-Einstein

Aparece la teoría cuántica y toma fuerza el indeterminismo. Se retoma la discusión acerca de la existencia de un azar objetivo y no meramente epistemológico. Se cuestiona el principio de causalidad.

Einstein: "Dios no juega a los dados ...", Bohr: "Señor Einstein, ¡deje de decirle a

Dios lo que debe hacer!"



• 1941: Jorge Luis Borges (escritor y poeta argentino):

• «El jardín de senderos que se bifurcan»: es un cuento escrito en 1941. Fue la primera de sus obras en ser traducida al inglés. Fue publicada en el Ellery Queen's Mystery Magazine de agosto de 1948.

BORGES Y LA FISICA CUANTICA UN CIENTIFICO EN LA BIBLIOTECA INFINITA

Autor: Rojo Alberto

Editorial: SIGLO XXI EDITORES



• 1961: Edward Lorenz (meteorólogo MIT):

- Realizó predicciones con 12 ecuaciones y 6 cifras decimales.
- Luego utilizó sólo 3 cifras decimales.
- Encontró diferencias significativas en los pronósticos.
- Simplificó el sistema a sólo tres ecuaciones.
- Encontró sensibilidad importante a las condiciones iniciales.
- Comportamiento que parecía aleatorio con ecuaciones determinísticas.

$$\begin{array}{rcl} \dot{x} & = & \sigma(y-x), \\ \dot{y} & = & rx-y-xz, \\ \dot{z} & = & xy-bz, \end{array}$$

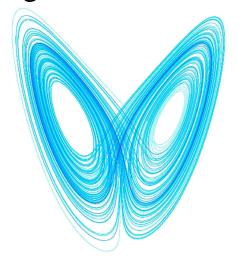
1961: Edward Lorenz (meteorólogo MIT):

 Graficó la salida del sistema obteniendo un espiral doble, un número 8 "acostado", como las "alas de una mariposa".

A este comportamiento se le dio el nombre de "efecto

mariposa".

Surge teoría del caos.





- 1970s: Robert May (científico australiano):
 - Dinámica de poblaciones animales.
 - Relaciones entre complejidad y estabilidad en comunidades naturales.
 - Avances en el campo de las poblaciones biológicas aplicando técnicas matemáticas:
 - "Simple mathematical models with very complicated dynamics", Nature 261, 459 467 (10 June 1976), doi:10.1038/261459a0
 - Desarrolló la teoría ecológica (1970-1980)
 - Estudios de enfermedades y de la diversidad.

- 1997: Ilya Prigogine (Premio Nobel 1977):
 - Publica su libro "El fin de las certidumbres": afirma que el determinismo no es una creencia científica viable, es fundamentalmente una negación de la "flecha" del tiempo y pierde su poder explicativo frente a la irreversibilidad y la inestabilidad (por ej. en sistemas caóticos).
 - Otro libro "Explorando la Complejidad"

"Cuanto más sabemos acerca de nuestro universo, más difícil se vuelve creer en el determinismo."

Complejidad vs simplicidad

- Enfoque clásico "lineal" y reduccionista de la causalidad:
 - sólo mediante las leyes probabilísticas es posible obtener conocimiento científico "causal",
 - grandes causas se corresponden siempre con grandes efectos y viceversa.
- Enfoque "de la complejidad":
 - la causalidad surge y se diluye en una topología de redes de interacciones no lineales distribuidas,
 - emergencia de fenómenos de auto-organización.

Complejidad vs simplicidad

- El **enfoque "de la complejidad"** está llamado a transformar profundamente el marco teórico y conceptual de la ciencia:
 - distinguir cuándo nos enfrentamos a un problema complejo o a uno lineal,
 - reconocer cuándo uno se transforma en el otro
 - reconocer leyes, principios y categorías que rigen la causalidad en la complejidad,
 - construir modelos matemáticos para el estudio de los sistemas complejos.

Estabilidad, orden y caos

- Generalmente tendemos a tratar con *situaciones* estables.
- En caso contrario:
 - Si los cambios duran muy poco tiempo en relación a los períodos estables los ignoramos (transitorios).
 - Si los cambios **duran un cierto tiempo** tratamos de encontrar alguna **regularidad** en ellos y de no encontrar **ningún patrón estable** los encasillamos dentro de *ruidos* o los

tratamos como fenómenos aleatorios.

Estabilidad, orden y caos

- La teoría del caos retoma estos últimos casos:
 - Ciertos <u>sistemas no lineales</u>, vistos desde sus salidas, muestran un comportamiento aparentemente impredecible (a pesar de no tener ninguna influencia del azar y ser enteramente determinísticos).
 - Llamativamente esto puede suceder en sistemas extremadamente simples.

Estabilidad, orden y caos

• En estos sistemas no lineales siempre puede identificarse algunos **parámetros** que si por algún motivo cambian, la dinámica resulta:

- Ordenada: puntos fijos o ciclos límite

en el espacio de fase.

Annature Turns

Annature Turns

Annature Turns

- Desordenado: atractores extraños en el

espacio de fase.

Preguntas importantes

- ¿Qué es un atractor?
- ¿Qué es una bifurcación?
- ¿Qué son los mapas iterados?
- ¿Qué son los exponentes de Lyapunov?
- ¿Qué sistemas pueden producir caos?
- ¿Como identificar el caos?

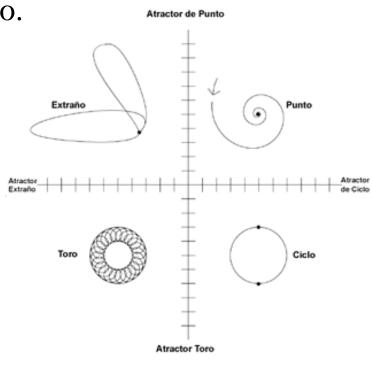
Atractor

• Un atractor es un **objeto matemático** en el cual la **dinámica** de un sistema queda eventualmente **confinada**.

• Cualitativamente, el objeto es el conjunto de **soluciones** de las ecuaciones dinámicas cuando al sistema se le permite "correr" durante mucho tiempo.

Tipos de Atractores

- **Punto fijo:** es sólo un nombre elegante para un punto de equilibrio.
- Ciclo límite: es una curva cerrada que representa las soluciones repetitivas.
- Toroidal: es una superficie en el espacio de fase en forma de anillo, que puede ser estirada y retorcida.
- Extraño: es una superficie similar pero más complicada, en la que las soluciones se confinan.



Bifurcaciones

• Una estructura se bifurca cuando se divide en dos ramas, como en los caminos o las ramas de los árboles.



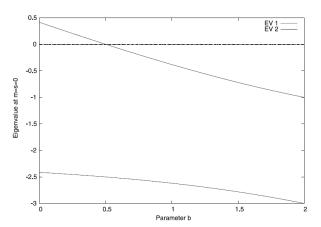


Bifurcaciones

 La palabra se aplica a ecuaciones ya que cualitativamente se puede representar a las posibles soluciones de una ecuación como un camino por el que atravesamos, no a través del tiempo o espacio físico, sino a través del espacio de los parámetros.

$$\frac{d}{dt}s = a(1-s)m - bs, \qquad \frac{d}{dt}m = c(1-m)s - dm$$

 El parámetro que se altera es llamado el parámetro de control.



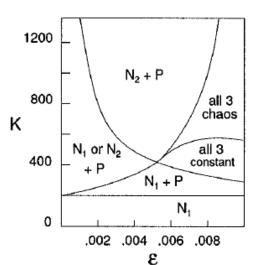
Del orden al caos: Bifurcaciones

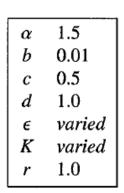
En algunos sistemas no lineales:

 Cuando variamos continuamente este parámetro podemos encontrar que existe un período en el que el sistema pasa de la

estabilidad al caos.

$$\begin{split} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left[r - \frac{r}{K} N_1 - \frac{r}{K} N_2 - bP \right] \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left[r - \frac{r}{K} \alpha N_1 - \frac{r}{K} N_2 - (b - \epsilon)P \right] \\ \frac{dP}{dt} &= P \left[cbN_1 + c(b - \epsilon)N_2 - d \right]. \end{split}$$





Del orden al caos: Bifurcaciones

En algunos sistemas no lineales:

 Las bifurcaciones se verifican cuando una solución atractiva, al variar el valor del parámetro de control, da lugar a otra de periodicidad del doble.

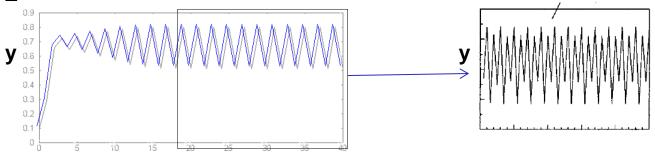
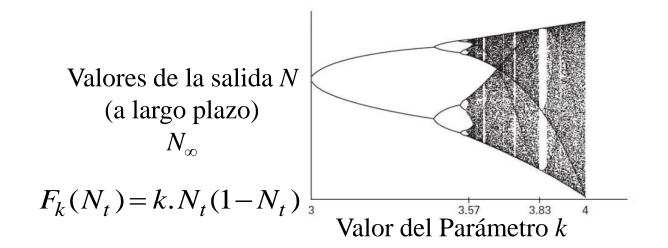


Diagrama de Bifurcaciones

• Los efectos del parámetro de control sobre la dinámica cualitativa están representados en el diagrama de bifurcación, que es una gráfica con el parámetro de control en el eje de abscisas y los valores de la variable de salida (a largo plazo) en la ordenada.



Algoritmo p/Diagrama de Bifurcaciones

- a) Establecer **valor** inicial y máximo del **parámetro** y N° de valores a muestrear.
- b) Ejecutar la simulación durante *M* pasos de tiempo (para que el sistema se establezca en el comportamiento de largo plazo).
- c) Mientras que el valor del parámetro sea inferior al máximo, hacer:
 - 1. Ejecutar la simulación durante *M* pasos de tiempo adicionales.
 - 2. Guardar una muestra de la dinámica [por ejemplo, encontrar los picos (caso continuo), o guardar los valores que toma la salida (caso discreto)].
 - 3. Incrementar el valor del parámetro y volver al paso 1.

Ecuaciones de recurrencia

• Podemos expresar en forma genérica la solución de una ecuación en diferencias de primer orden mediante la siguiente expresión:

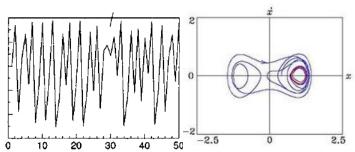
$$x_{n+1} = F_k(x_n)$$

donde k es algún parámetro de la función F.

Ecuaciones de recurrencia

• La iteración de un **sistema lineal** puede dar lugar a una sucesión creciente, convergente a un valor o a cero.

• La dinámica iterativa de ecuaciones **no lineales** puede dar lugar a comportamientos "extraños".



Recurrencia con la calculadora...

- Ponga el modo radianes para la unidad angular.
- Elija un número inicial cualquiera.
- Pulse una y otra vez el botón de la función *coseno*.

-0.98999249660044545727157279473126 0.548696133603097038516641574908931 0.85320531150574707016222532057684

•••

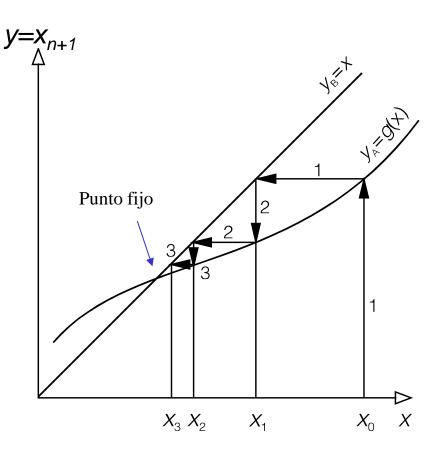
0.739085128310922996144139146959862

• Dicha serie de números recibe el nombre de *órbita*, y el punto final se llama *punto fijo estable*.

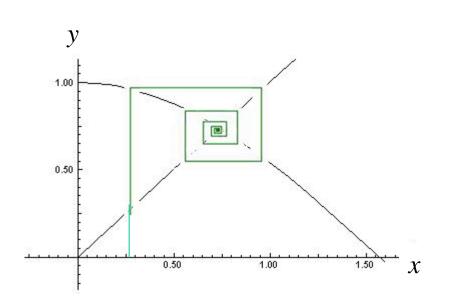
Mapas iterados

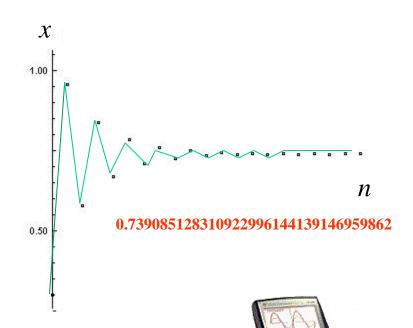
- Una forma de representar la evolución de un sistema dinámico discreto es a través de mapas iterados o diagramas de recurrencia.
- Colocamos en las ordenadas los valores de x_{n+1} (=y) y en la abscisas los de x_n (=x).
- Luego dibujamos la función $y_A = g(x) = F_k(x_n) = x_{n+1}$ y la recta $y_B = x$ que representa $x_{n+1} = x_n$.

$$x_{n+1} = F_k(x_n)$$



Mapa iterado del coseno

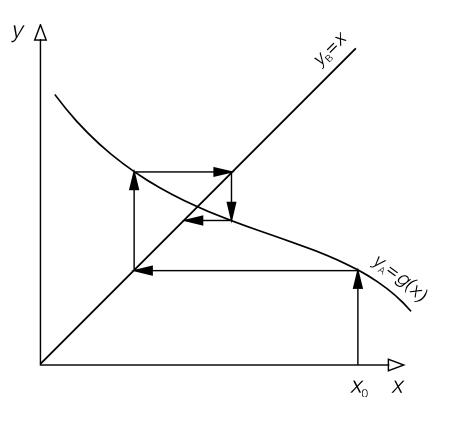




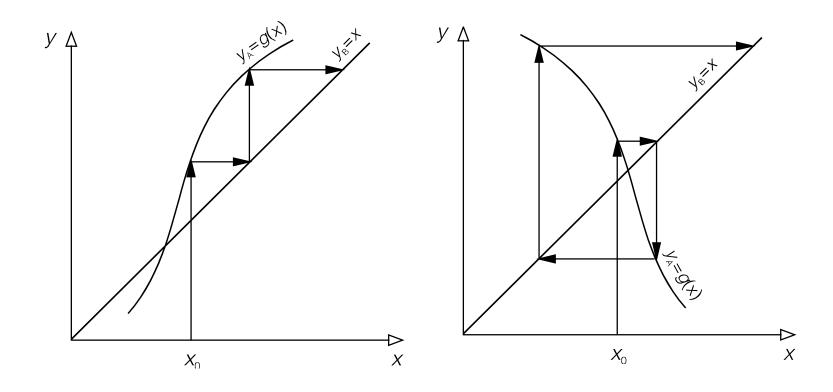
$$x_{n+1} = \cos(x_n)$$

Atractor tipo punto fijo estable

- En el siguiente mapa iterado también se encuentra un atractor tipo punto fijo estable para la salida del sistema.
- En este caso también se cumple que cuando $t \to \infty$ la salida del sistema se aproxima a la **intersección** de la recta $y_B = x$ con la función $y_A = g(x)$.
- En este caso, el *punto fijo* del mapa de recurrencia se corresponde con un *punto crítico estable* en el *plano de fase* del sistema dinámico equivalente.



Puntos fijos inestables



Condición de estabilidad

• La condición de estabilidad de un punto fijo x_n^* es:

$$|F'(x_n^*)| < 1$$

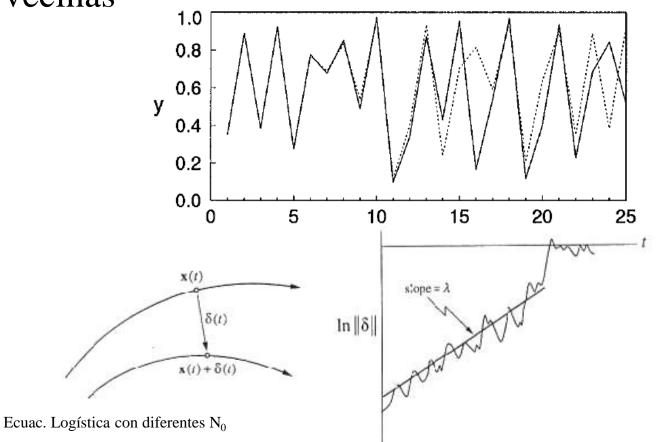
• La derivada F' puede calcularse derivando a F o por medio de:

$$F'(x_n) = \lim_{\varepsilon \to 0} \frac{F(x_n + \varepsilon) - F(x_n)}{\varepsilon}$$

Una medida del caos

- En las dinámicas caóticas encontramos que existe una gran dependencia de las **condiciones iniciales**.
- En la práctica, a medida que avanza el tiempo, la separación entre órbitas que partieron de condiciniciales distintas sigue una función aproximadam. exponencial
- La separación de órbitas vecinas está dada en promedio por una función exponencial (no necesariamente exacta).
- Estas ideas pueden ser cuantificadas mediante la utilización de los *exponentes de Lyapunov*.

Separación exponencial promedio de las órbitas vecinas



...tratando de formalizar:

• La iteración n de una ecuación de recurrencia a partir de los valores iniciales x_0 y de $x_0 + \varepsilon$ da como resultado:

$$F_k^n(x_0)$$
 y $F_k^n(x_0 + \varepsilon)$

• Supongamos que existe un λ_k tal que:

$$\left|F_k^n(x_0+\varepsilon)-F_k^n(x_0)\right| \approx \varepsilon.e^{n.\lambda_k}$$

n: iteración, k: parámetro

• Si
$$\in \lambda_k \rightarrow \left| F_k^n(x_0 + \varepsilon) - F_k^n(x_0) \right| \approx \varepsilon \cdot e^{n \cdot \lambda_k}$$

$$y \frac{dF_k(x_n)}{dx_n} = F'_k(x_n) = \lim_{\varepsilon \to 0} \frac{F_k(x_n + \varepsilon) - F_k(x_n)}{\varepsilon}$$

$$\rightarrow \left| \frac{dF_k^n(x_0)}{dx_n} \right| \approx e^{n \cdot \lambda_k}$$

que expresa la separación exponencial promedio entre la órbita partiendo de x_0 y la órbita partiendo de $x_0 + \varepsilon$.

• Luego podemos escribir:

$$\lambda_{k} = \lim_{n \to \infty} \left\{ \frac{1}{n} \ln \left| \frac{dF_{k}^{n}(x_{0})}{dx_{n}} \right| \right\} = \lim_{n \to \infty} \left\{ \frac{1}{n} \ln \left| F_{k}'(x_{n-1}) \cdot F_{k}'(x_{n-2}) \cdot \dots \cdot F_{k}'(x_{0}) \right| \right\}$$

$$\lambda_{k} = \lim_{n \to \infty} \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n-1} \ln \left| F_{k}'(x_{i}) \right| \right\}$$
Regla de la Cadena

• Si este límite existe, λ_k es una medida de la separación exponencial promedio de las órbitas vecinas a todos los puntos de una órbita alrededor de un atractor.

- Para ciclos estables
- Para atractores extraños

- Para ciclos estables $\lambda_k < 0$ y las órbitas convergen.
- Para atractores extraños encontramos que $\lambda_k > 0$ y las órbitas no convergen.
- Siendo $|F_k'(x_n)| = 1$ cuando la función cambia su convergencia entonces $\lambda_k = 0$.
- Se llaman ciclos *superestables* cuando $\lambda_k \to -\infty$ ya que en estos casos $|F_k|'(x_n)| = 0$ y la velocidad de convergencia a la estabilidad es máxima.

Caos en sistemas discretos

La ecuación logística

- Una de las ecuaciones más sencillas que describen sistemas caóticos.
- Está inspirada en un modelo poblacional (Pearl-Verhulst):

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{N_{\infty}} \right)$$

Población de N(t) individuos y recursos limitados

• Si operamos sobre esta ecuación (dividimos por N_{∞} , reacomodamos valores, etc.) y discretizamos utilizando el método de Euler, podemos llegar a:

$$N_{t+1} = k N_t (1 - N_t), \qquad 0 < N < 1,$$

donde k incluye el valor de r, el paso (h) y toda la dinámica está dividida por N_{∞} .

¿Que pasa cuando cambiamos k?

• En la notación anterior:

$$F_k(N_t) = k.N_t(1-N_t)$$

• En este caso tendremos puntos fijos de la recurrencia cuando:

$$F_k(N_t) = N_{t+1} = N_t \Longrightarrow (1-k)N_t + kN_t^2 = 0$$

$$(1-k)N_t + kN_t^2 = 0$$

• Para k > 1 encontramos dos soluciones:

$$N_t^{(1)} = 0$$
 y $N_t^{(2)} = \frac{k-1}{k}$

• Para k < 1 (mortandad mayor que natalidad) la ecuación anterior posee una única solución $N_t^{(1)}=0$.

• Para llegar a un punto fijo estable en la recurrencia debe cumplirse que:

$$|F_k'(N_t^*)| = |k(1-2.N_t^*)| < 1$$

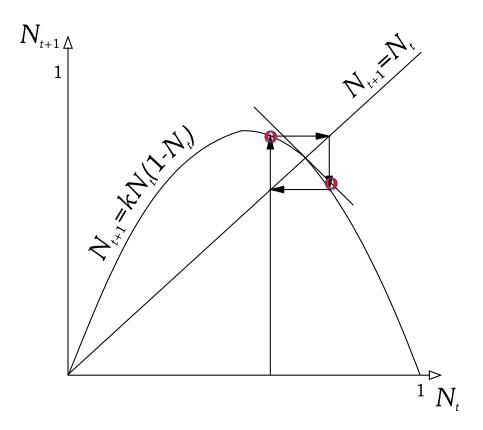
• Entonces:

$$-1 < F_k'(N_t^{(1)}) = k < 1$$

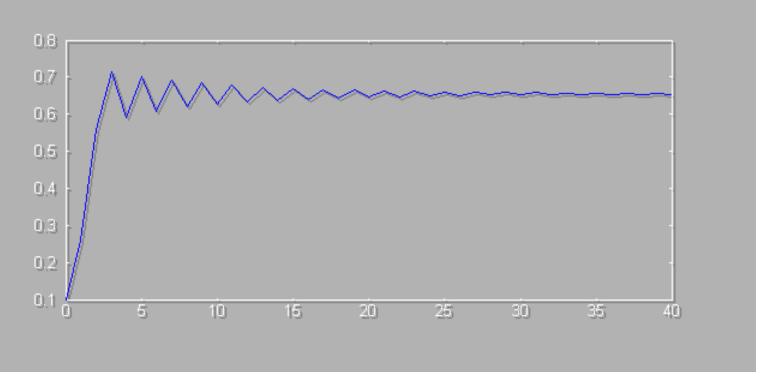
$$-1 < F_k'(N_t^{(2)}) = 2 - k < 1$$

$$1 < k < 3$$

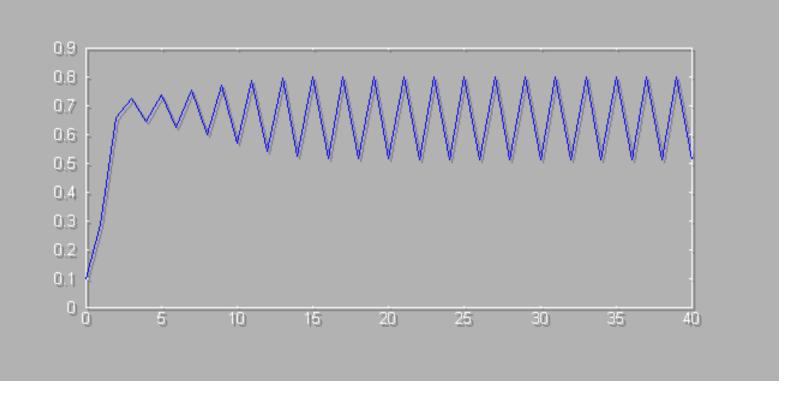
- Para k > 3 ambos puntos fijos son inestables.
- La desestabilización de $N_t^{(1)}$ cuando k=1 se produce porque $F_1'(0)=1$.
- Para $N_t^{(2)}$ en k=3tenemos $F_1'(N_t^{(2)})=-1$. Así en k=3 se produce la bifurcación o duplicación de período.



• Para k = 2.9 tenemos el siguiente resultado:

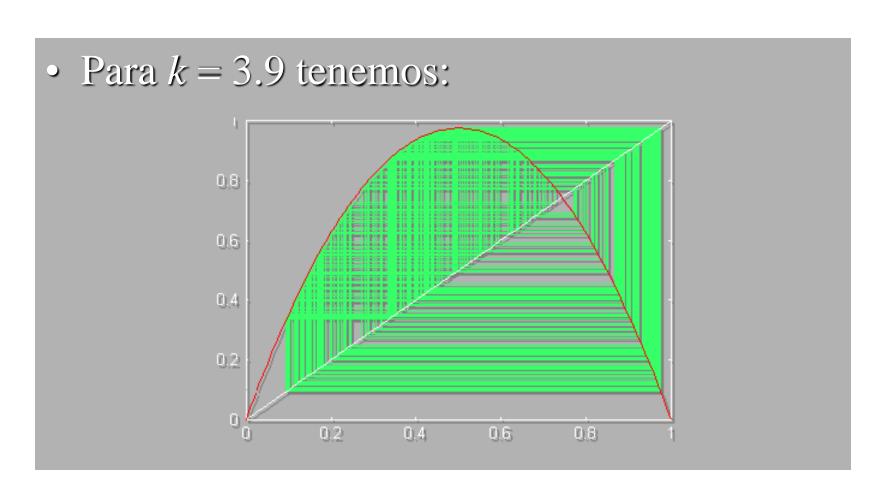


• Para k = 3.1 existen dos valores en $t \rightarrow \infty$:

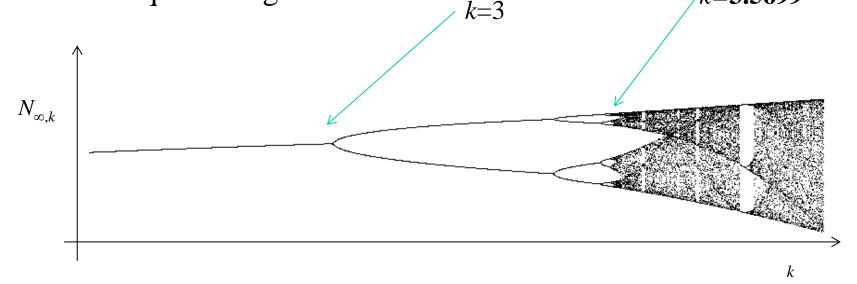


- Ahora la comida ha aumentado hasta el punto en que una generación pequeña dispone de tanto alimento que tiene un rápido crecimiento de forma súbita, mientras que en la siguiente generación hay demasiados individuos pero una cantidad insuficiente de comida, por lo que la población vuelve a bajar en la siguiente generación, y así sucesivamente.
- Este comportamiento <u>estable</u> puede observarse en algunas colonias de bacterias.

- Si seguimos aumentando k, este ciclo de periodo 2 se convierte en un ciclo de periodo 4, después en uno de periodo 8, y así sucesivamente.
- En cada bifurcación, el sistema sufre un cambio drástico en su comportamiento a largo plazo.
- Para k >3.5699 el sistema ya no sigue un ciclo periódico, sino que siempre varía sin repetirse a sí mismo.
- Este comportamiento recibe el nombre de *caos*.



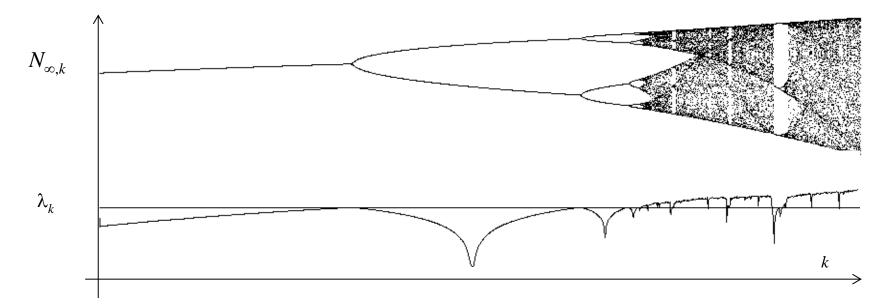
• Si representamos los **puntos fijos estables**, o los **puntos pertencientes a ciclos estables**, en función de k, se puede ver que cada uno de los ciclos se bifurca en otro de periodo doble que el original. k=3.5699



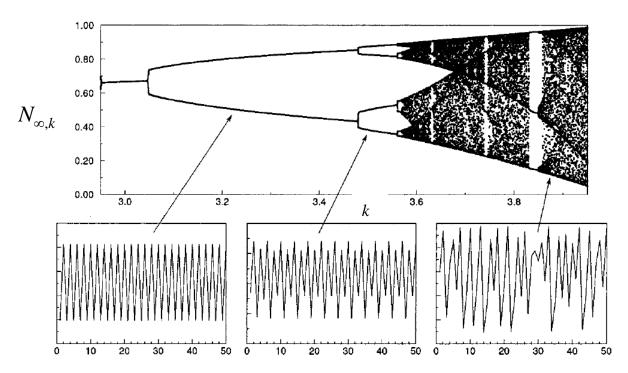
 Por encima de k=3.5699 el comportamiento es caótico, por lo que un continuo puntos corresponden a un mismo valor de k (la órbita ya no es periódica, y toma infinitos valores de N_t).

• Se puede apreciar la "autosemejanza" típica de las estructuras fractales. $N_{\infty,k}$

- Existen ventanas de **comportamiento periódico en la zona caótica**. El exponente de Lyapunov predice éstas haciéndose repentinamente negativo.
- Las bifurcaciones se corresponden con los $\lambda_k=0$.



• Conclusión: Un sistema tan sencillo como el descripto por la ecuación logística puede presentar, bajo ciertas condiciones, comportamiento caótico y estructura fractal.



Otros ejemplos relacionados

• Hematopoiesis (poblaciones con retardo)

- Regulación de la densidad de Neutrófilos.
- Variabilidad Cardiovascular.

Ritmos Circadianos.

Regulación de la apertura del iris

Observación

• ¡Si las condiciones iniciales fueran exactamente las mismas, las trayectorias también serían exactamente iguales porque las ecuaciones siguen siendo determinísticas!!!

Vance / Lorenz

• La discusión anterior se basó en ecuaciones en diferencias finitas, es posible también que surja caos en sistemas continuos.

 Pero el sistema debe tener por lo menos tres variables de estado.

• Ejemplo: Modelo de dos presas que compiten y un predador (Vance 1978)

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 \left[r - \frac{r}{K} N_1 - \frac{r}{K} N_2 - bP \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 \left[r - \frac{r}{K} \alpha N_1 - \frac{r}{K} N_2 - (b - \epsilon)P \right]$$

$$\frac{dP}{dt} = P \left[cbN_1 + c(b - \epsilon)N_2 - d \right].$$

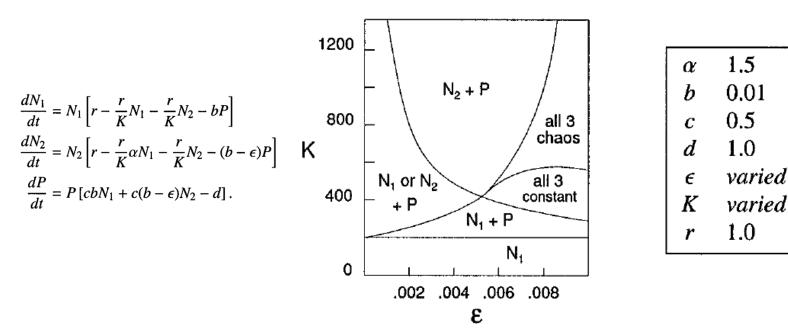
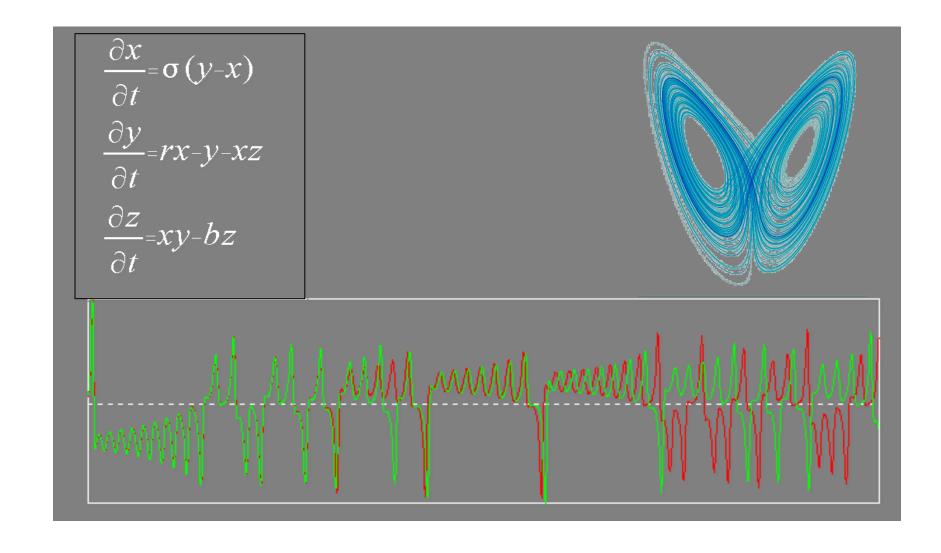


Figure 18.5: Stability diagram for the two-prey one-predator model. Parameter values are listed to the right. Regions are identified by the state variables that persist in the system. (From Vance 1978, Fig. 1. © 1978 by the University of Chicago. Reprinted by permission of the University of Chicago, publisher.)

Ecuaciones de Lorenz



Identificando el caos

Series de tiempo

"Firmas" del caos Haefner J. W., "Modelling Biological Systems. Principles and Applications". Capítulo 18.

Es sorprendentemente difícil determinar sin ambigüedad la existencia de caos en series de tiempo teóricas o empíricas.

"Firmas" del caos

- 1. Sensibilidad a condiciones iniciales.
- 2. Patrones en las series temporales (o su espectro).
- 3. Controlabilidad de la serie de tiempo.
- 4. Estructura en el espacio de fase (atractores).
- 5. Dimensionalidad de esta estructura:
 - a) Dimensión de correlación (Mullin 1993).
 - b) Fractalidad.

"Firmas" del caos Condiciones iniciales

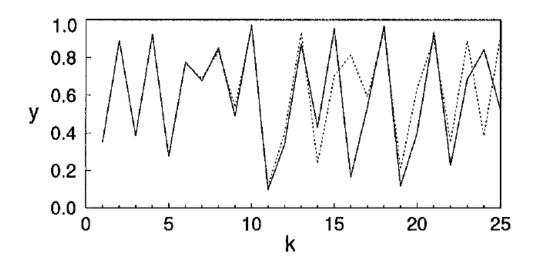


Figure 18.3: Sensitivity to initial conditions in chaotic systems based on the logistic map. Using Eq. 18.3 with a = 3.9, two different trajectories were started with values that differed by 0.0001. The cumulative deviation between the two sequences continually grows with time.

"Firmas" del caos. Patrones en la series temporales: Secuencias repetitivas

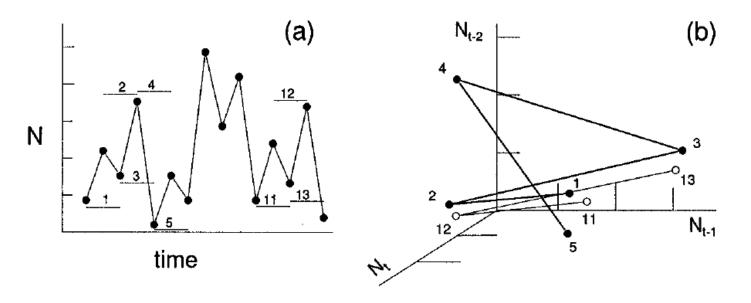


Figure 18.11: A multi-dimensional attractor can be reconstructed from a time series using sets of time lagged values. Groups of values in the time series (a) (e.g., triplets: N_t , N_{t-1} , N_{t-2}) are grouped together sequentially (numbers on horizontal lines). These are plotted as points in a three-dimensional space (b) so that repetitive sequences [triplets (1,2,3) and (11,12,13)] will appear as nearby points.

"Firmas" del caos Espectro de potencias "rosa"

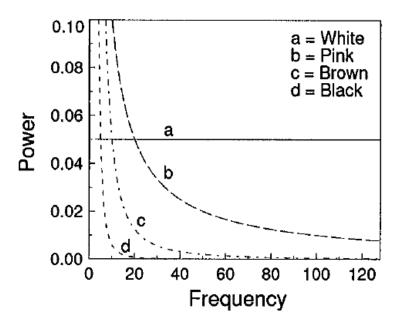


Figure 18.10: Power spectra for four classes of noise generated by the function $p = \alpha f^{\beta}$, where $\beta = 0, -1, -2 - 3$ for white, pink, brown, and black noise. Curves are scaled by α to fit on the graph.

"Firmas" del caos Controlabilidad

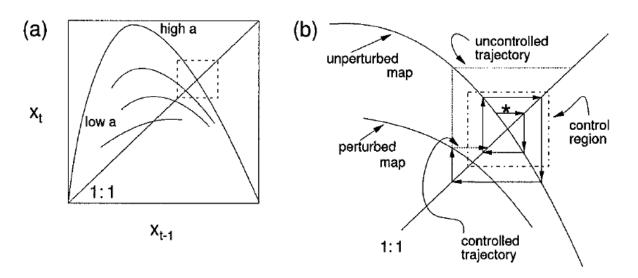
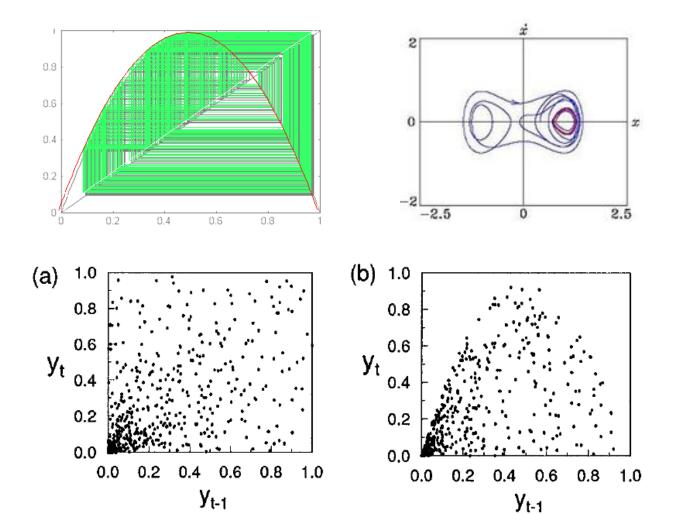


Figure 18.15: How to control chaos. (a) One complete and three fragments of maps from Eq. 18.3 with different values of the parameter *a*. Shallow slopes at the intersection of the map with the 1:1 line imply smaller equilibrium values and more constant dynamics. The complete map has a slope producing chaos. The dotted box is the region in which we wish to confine the dynamics. (b) An enlarged view of (a) near the fixed point. The original, unperturbed map is shown as a heavy line; the dot-dash box is the control region. The trajectory starts at * and, if uncontrolled, would quickly wander outside of the control region. By perturbing the map using Eq. 18.10, the trajectory encounters a new map with a slightly lower slope that projects the trajectory back into the control region.

"Tocando" algún parámetro es posible llevar el sistema a la estabilidad

"Firmas" del caos Estructura en el espacio de fase



"Firmas" del caos AutoCorrelación

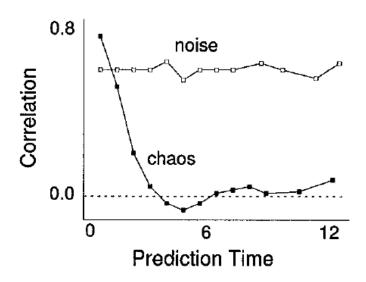


Figure 18.13: The prediction accuracy of chaotic systems (solid curve) decreases with prediction time, but not for a random sine wave (dashed line). (From Sugihara and May 1990, Fig. 2a. © 1990 Macmillan Magazines Limited. Reprinted from *Nature* with permission of the publisher and author.)

Ejemplo: Escarabajos Tribolium

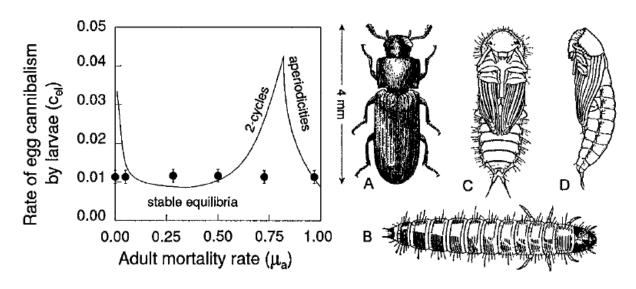


Figure 18.20: On the left is the stability diagram of a model of flour beetle population dynamics (genetic strain SS) as it is affected by rate of egg cannibalism (y-axis) and adult mortality rate (x-axis). Filled circles are experimental manipulations of adult mortality rates. Labeled regions are the qualitative dynamics as predicted by the model. (From Costantino et al. 1995, Fig. 1c. © 1995 by Macmillan Magazines Limited. Reprinted from Nature with permission of the author and publisher.) On the right are the three life stages of Tribolium confusum, a species similar to that studied by Costantino et al. (1995). A=adult, B=larva, C=pupa (ventral view), and D=pupa lateral view. (From California Agricultural Experiment Station Report 696. © 1956 California Agricultural Experiment Station. Reprinted with permission of the publisher.)

Ejemplo: Escarabajos Tribolium

$$L_{t+1} = bA_t \exp(-c_{ea}A_t - c_{el}L_t)$$

$$P_{t+1} = L_t(1 - \mu_l)$$

$$A_{t+1} = P_t \exp(-c_{pa}A_t) + A_t(1 - \mu_a),$$

VARIABLES

L	250 numbers	Larvae	
P	5 numbers	Pupae	
A	100 numbers	Adults	

PARAMETERS

b	11.68 number t^{-1}	Larvae recruits per adult
c_{ea}	0.011 unitless	Susceptibility of eggs to cannibalism by adults
c_{el}	≈ 0.013 unitless	Susceptibility of eggs to cannibalism by larvae
c_{pa}	0.017 unitless	Susceptibility of pupae to cannibalism by adults
μ_l	0.513 unitless	Fraction of larvae dying (not cannibalism)
μ_a	varied unitless	Fraction of adults dying

Ejemplo: Escarabajos Tribolium

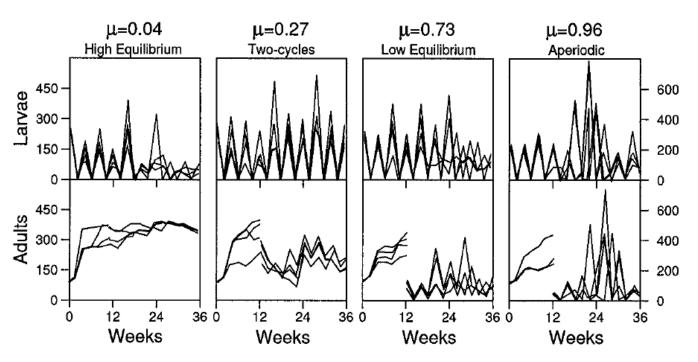


Figure 18.21: Observed adult and larval population dynamics in experimental conditions corresponding to the four (of six) filled circles in Fig. 18.20. The manipulation of adult mortality rates (μ_a) commenced on week 12. The predicted qualitative dynamics are listed above each panel. Note the large scale in the last panel for $\mu=0.96$. (From Costantino et al. 1995, Fig. 3. © 1995 by Macmillan Magazines Limited. Reprinted from *Nature* with permission of the author and publisher.)

Caos en biología

- ¿Existe el caos biológico o sólo existe el caos matemático?
- En el caso que exista, ¿Es algo común en la naturaleza?
- ¿Puede aparecer caos en un sistema fisiológico saludable o indica la presencia de enfermedad?

Bibliografía

- James W. Haefner, "Modeling Biological Systems", 2nd Ed., 2005 (Cap. 18).
- Nino Boccara, "Modeling Complex Systems", Springer-Verlag New York, Inc, 2004 (Cap. 10).
- Cambel, A. B., "Applied Chaos Theory". Academic Press, 1993.
- Wiggins, Stephen, "Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos". Springer-Verlag, 1990.
- Drazin, P.G., "Nonlinear systems". Cambridge University Press, 1992.
- Verhulst, Ferdinand, "Nonlinear differential equations and dynamical systems". Springer-Verlag, 1990.

Bibliografía

- Michael C. K. Khoo, "Physiological Control Systems:
 Analysis, Simulation, and Estimation", Wiley-IEEE Press,
 1999 (Cap. 10).
- Mandelbrot, Benoit B., "The fractal geometry of nature". W. H. Freeman, 1982.
- Peitgen, H. O. Ritcher, P. H., "The beauty of fractals: images of complex dynamical systems". Springer Verlag, 1986.
- Ilya Prigogine, "El fin de las certidumbres". Andrés Bello, 1996.
- Gutiérreza Cabria, Segundo. "Dios: ciencia y azar".
 Madrid, BAC, 2003.

