

BASE

Crescimento denso-independente com estocasticidade demográfica



Os modelos determinísticos de dinâmica populacional não consideram a variação de aptidão entre os indivíduos. Por exemplo, quando usamos o modelo de crescimento discreto

$$N_{t+1} = 1,5 \times N_t$$

supomos que a cada intervalo de tempo o saldo médio entre nascimentos e mortes é de três para dois, causando um crescimento de 50% na população. Isso poderia acontecer se metade dos indivíduos morrer sem deixar descendentes e a outra metade sobreviver e tiver dois filhotes, cada. Também é possível se todos morrerem, mas apenas um ter $1,5 \times N_t$ filhotes antes.

O raciocínio é o mesmo para outros modelos determinísticos. No modelo de crescimento exponencial $N(t) = N_0 e^{rt}$ por exemplo, a população cresce por um fator de e^{rt} , devido à taxa de crescimento instantânea r , que nada mais é que o saldo das taxas de nascimentos e mortes.

Em resumo, as taxas populacionais são médias que resultam de uma infinidade de arranjos de mortes e nascimentos na população, a maioria com variação de aptidão. A simples natureza fracionária das taxas já implica em variação. Por exemplo, uma taxa de natalidade de 0,5 indivíduo/indivíduo.ano indica que alguns se reproduzem e outros não, pois filhotes não vêm em metades!

A *estocasticidade demográfica* é o efeito da variação de aptidão individual sobre a dinâmica populacional. O objetivo desse roteiro é entender a lógica de construção de modelos de dinâmica populacional com esses efeitos, e conhecer suas principais propriedades.

Apenas mortes

Vamos começar com uma população de N_0 indivíduos em que não há nascimentos nem migrações. As mortes ocorrem a uma **taxa instantânea per capita** de $\mu = 0,693 \text{ ano}^{-1}$. O modelo mais simples para calcular os tamanhos dessa população no tempo é o **exponencial**:

$$N(t) = N_0 e^{-(\text{nascimentos} - \text{mortes})t} = N_0 e^{-0,693t}$$

que para essa taxa de mortalidade prevê que a população é reduzida à metade a cada ano¹⁾.

Para isso acontecer, metade dos indivíduos deve morrer e a outra sobreviver. Isso quer dizer que a taxa de mortalidade não é a mesma para todos? Para manter essa premissa de homogeneidade (e nosso modelo simples) podemos dizer que a *probabilidade* de morrer é igual para todos. No caso, todos os indivíduos têm 50% de chance de sobreviver ao próximo ano. Se começamos com $N_0 = 100$, após um ano em média teremos 50, após dois 25 e assim por diante, exatamente como prevê o modelo exponencial.

Mas algo importante mudou em nosso modelo: agora o acaso faz o tamanho populacional variar em torno da média, por exemplo:

Vamos supor que temos apenas dois indivíduos. Cada um deles tem 50% de chance de sobreviver ao próximo ano. Assumindo que as probabilidades são independentes, há três resultados possíveis²⁾:

- Os dois indivíduos morrem, com probabilidade $0,5 \times 0,5 = 0,25$
- Um indivíduo morre e o outro sobrevive, com probabilidade $2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,5$ ³⁾
- Os dois indivíduos sobrevivem, com probabilidade $0,5 \times 0,5 = 0,25$

Isso mostra que em nosso modelo estocástico⁴⁾ há mais de um valor possível para a população no futuro. Portanto, agora temos incerteza nas projeções, que pode ser muito grande. Em nosso exemplo de uma população com dois indivíduos, a chance de termos o valor esperado é de apenas 50%!

Mas **nada de pânico**. Nosso exemplo também mostra que a incerteza é mensurável: é possível calcular a probabilidade de cada tamanho populacional ocorrer. No caso da nossa dinâmica apenas com mortes, a probabilidade de um indivíduo sobreviver até o tempo t é:

Probabilidade de Sobreviver $p(t) = e^{-\mu t}$

Assim, esperamos ter $p(t)N_0$ no tempo t , ou seja, o tamanho esperado da população⁵⁾ continua o mesmo do modelo sem estocasticidade:

$$E[N(t)] = p(t)N_0 = N_0 e^{-\mu t}$$

O que mostra que **em média** o modelo com estocasticidade resulta nas mesmas projeções do modelo determinístico. Mas quanta variação há em torno dessa média? Ou seja, qual a chance de outros valores ocorrerem?

Distribuição de probabilidades dos tamanhos populacionais

Como calcular a chance de cada tamanho populacional ocorrer? Isso nos leva ao conceito de *distribuição de probabilidades*. Vamos começar com um cálculo simples: a probabilidade de todos sobreviverem até o tempo t , em nosso modelo estocástico apenas com mortes. Chamamos essa probabilidade de $P(N(t) = N_0)$. Como supomos que as probabilidades de morte são independentes entre indivíduos, seu valor é:

$$\text{Probabilidade de todos sobreviverem } P(N(t) = N_0) = p(t)^{N_0}$$

Para tamanhos populacionais pequenos essa probabilidade pode ser alta como em nosso exemplo com $N_0 = 2$ e $p(t) = 0,5$:

$$P(N(t) = 2) = 0,5^2 = 0,25$$

Já quando a população é grande, as chances de que todos sobrevivam são muito pequenas. O mesmo acontece para a probabilidade de todos morrerem, que é

$$P(N(t) = 0) = (1 - p(t))^{N_0}$$

É o raciocínio análogo a se perguntar qual a chance de ter apenas caras ou apenas coroas em um certo número de lançamentos de uma moeda. Todos os outros valores entre estes extremos são possíveis, e a cada um deles corresponde uma probabilidade, dada por:

$$P(N(t) = n) = \binom{N_0}{n} p(t)^n (1 - p(t))^{(N_0 - n)}$$

Esta é a **distribuição binomial de probabilidades**. Dado um certo número inicial de indivíduos N_0 com probabilidades iguais e independentes de morrer após um tempo t , essa distribuição dá a probabilidade de n indivíduos sobreviverem. De uma maneira mais geral, a binomial dá a probabilidade de n sucessos em N_0 tentativas, dada uma probabilidade constante de sucesso por tentativas.

A distribuição binomial

Você verá uma janela com o gráfico com o número de sucessos (no caso sobreviventes), que vai de zero a N_0 , e suas probabilidades, de acordo com a distribuição binomial.

Avalie o efeito de mudar os dois parâmetros da binomial: número de tentativas e a probabilidade de sucesso. Experimente alguns valores e proponha regras gerais sobre seus efeitos. Sugestões:

- Mantenha o número de tentativas em 10 e faça a probabilidade de sucesso ir de 0 a 1 a intervalos de 0,2
- Mantenha a probabilidade de sucesso em 0,5 e aumente o número de tentativas em 2, 5, 10, 100, 1000.

Pergunta

Para uma população sob dinâmica estocástica apenas de mortes com taxa de mortalidade $\mu=0,693$ e tamanho inicial $N_0=10$:

1. Calcule as probabilidades de sobrevivência para $t=1$, $t=2$ e $t=3$
2. Faça os gráficos das distribuições de probabilidades dos tamanhos populacionais nestes 3 tempos

Simulação no computador

Até agora vimos algumas propriedades teóricas da dinâmica populacionais com estocasticidade demográfica:

1. Há mais de um tamanho populacional possível a cada tempo;
2. Quando há apenas mortes, a probabilidade dos tamanhos populacionais a cada tempo segue uma distribuição binomial;
3. A média dos tamanhos populacionais a cada tempo corresponde ao valor previsto pelo modelo sem estocasticidade (determinístico).

Vamos agora testar na prática essas propriedades, e descobrir mais algumas, simulando populações com a dinâmica estocástica de mortes.

Parâmetros

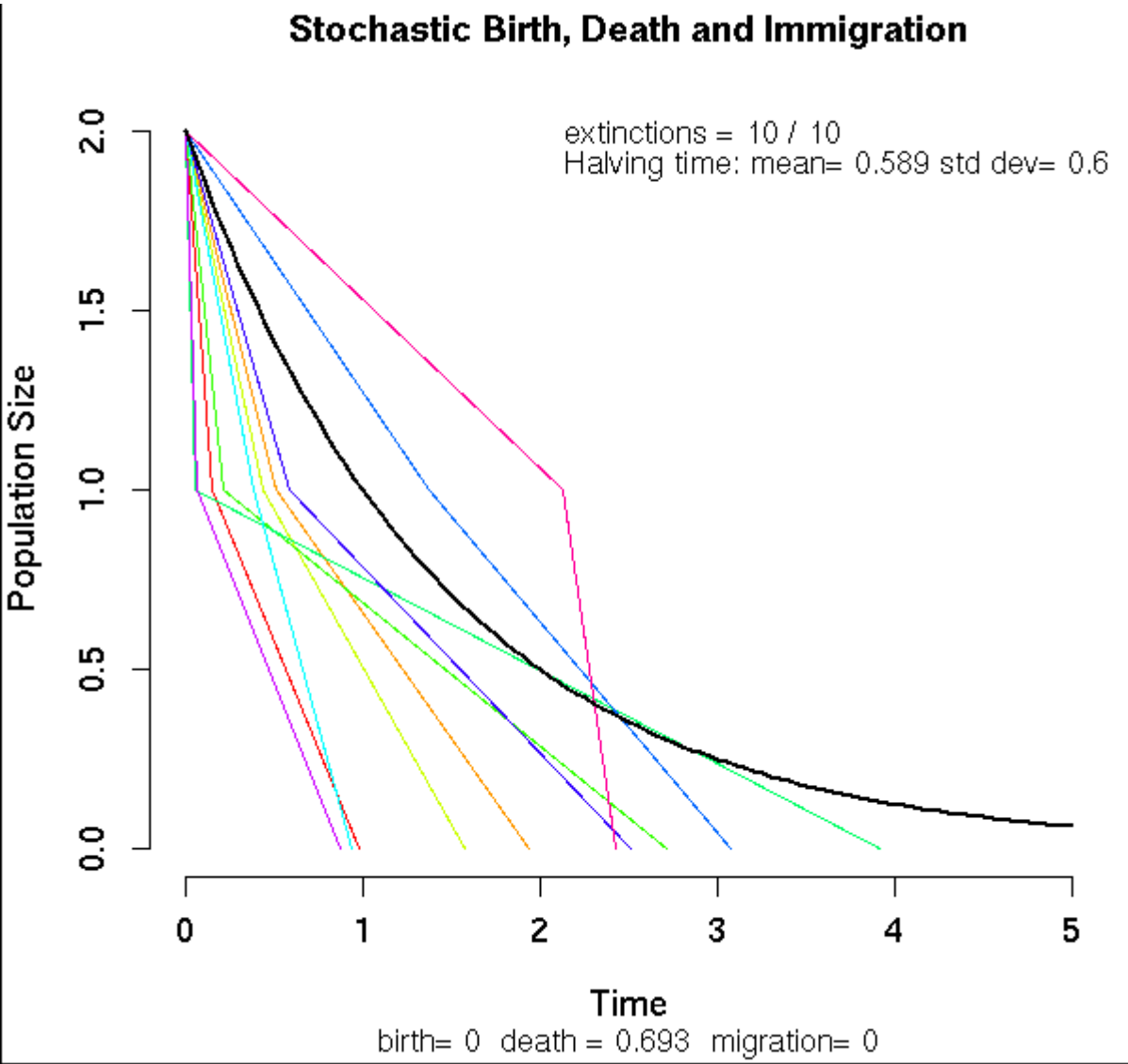
Os parâmetros controlam as simulações de populações sob estocasticidade demográfica em tempo contínuo:

Opção	parâmetro	O que faz
Enter name for last simulation data set	objeto no R	nome para salvar os resultados da simulação em um objeto no R
Maximum time	tmax	tempo máximo da simulação na escala de tempo das taxas
Number of simulations	nsim	número de populações a simular
Initial size	N0	tamanho inicial das populações
birth rate	b	taxa instantânea de nascimentos
death rate	d	taxa instantânea de mortes

Vamos simular dez populações de nosso primeiro exemplo, até o tempo 5. Para isso mude as opções de simulação para:

```
tmax = 5
nsim = 10
N0 = 2
b = 0
d = 0.693
```

Você deve ver um gráfico parecido com este:



As linhas coloridas são as trajetórias das dez populações, e a linha preta a trajetória esperada. No canto superior direito do gráfico está a média e o desvio-padrão do tempo que as populações levaram para diminuir pela metade (meia-vida da população).

Meia-vida da população

A meia-vida esperada em nossa simulação é de um ano, mas note como algumas populações demoraram bem mais do que outras para cair de dois para um indivíduo, ou para se extinguir. Vamos verificar se ainda assim o tempo médio para a população cair para metade corresponde ao valor teórico.

Testamos isso simulando muitas populações de tamanho inicial $N_0=20$ e calculando a média dos tempos que levaram para passar para $N=10$. Ajuste as opções de simulação para

```
tmax = 3  
nsim = 1000  
N0 = 20  
b = 0  
d = 0;693
```

O gráfico vai ficar bem cheio de linhas, mas o que nos interessa é o valor em *Halving time*. A média está próxima do valor teórico? Agora aumente o tamanho inicial da população para 80, mantendo os outros parâmetros.

Perguntas

1. Qual foi o efeito do tamanho populacional inicial sobre a média e a variação da meia-vida das populações?
2. Qual a explicação para o resultado que você encontrou?

Distribuição dos tamanhos populacionais

Veja que os tamanhos das populações ao final da simulações ($t=2$) variam. Sabemos que os valores possíveis vão de N_0 (no caso 20) até zero. A distribuição probabilidade esperada para esses valores é a de uma binomial com $N_0=20$ tentativas e probabilidade de sucesso de $p(t)=e^{-0,693 \times 2}=0,25$.

Faça o gráfico da distribuição com esses parâmetros usando a função da distribuição binomial, como explicamos na seção [sobre distribuições de probabilidades](#), acima.

Agora vamos comparar esse gráfico da distribuição teórica com os resultados das simulações. Faça um gráfico da proporção das simulações que terminou com cada tamanho executando os seguintes comandos:

```
## tamanhos finais de cada populacao
sim1.Nt <- sapply(sim1, function(x) x[sum(x[,1]<2, na.rm=TRUE),2])

## Tabela de frequencia dos tamanhos populacionais
sim1.tab <- table(factor(sim1.Nt, levels=0:20))

## abre uma nova janela grafica
x11()

## Grafico com as proporcoes esperadas de cada tamanho populacional
plot(sim1.tab/1000, xlab="N(t=2)", ylab="Proporcao das populacoes", lwd=5)
```

Compare os dois gráficos. Há uma boa correspondência? Se quiser sobrepor os valores da binomial no gráfico das simulações copie e execute estes comandos:

```
## probabilidades esperadas pela binomial
(sim1.esp <- dbinom(0:20, size=20 ,prob=.25))
lines(0:20,sim1.esp, col="blue", type="b")
```

Tamanho médio da população

Já guardamos o tamanho das mil populações simuladas em um objeto no R. Para obter a médias desses tamanhos copie e execute o comando

```
mean(sim1.Nt)
```

Pergunta

Esta média é compatível com o valor esperado?

Nascimentos e mortes

O que esperar de uma população com nascimentos e mortes estocásticos? O modelo resultante é uma extensão do anterior, com o acréscimo de que a probabilidade de aumento na população não é nula. Vamos usar o **Ecovirtual** para investigar o que muda.

Simulação em computador

Simule 200 populações com tamanho inicial 1 e com taxa de nascimento duas vezes maiores que a de morte. Execute as simulações com os valores:

```
# salve o resultado da função no objeto sim2
```

```
tmax = 20  
nsim = 200  
N0 = 1  
b = 0.2  
d = 0.1
```

Os tamanhos populacionais agora oscilam em uma [caminhada aleatória](#), devido à sucessão de nascimentos e mortes. Como a taxa de nascimentos é o dobro da de mortes, um nascimento é duas vezes mais provável do que uma morte, a qualquer instante. O senso comum diria então que as populações não correm risco de extinção. Será?

Tamanho populacional médio

De forma similar ao modelo anterior, o tamanho populacional esperado é

$$E[N(t)] = N_0 e^{rt}$$

onde r é a taxa instantânea de crescimento, que é a diferença entre a taxa de nascimentos e de mortes.

Novamente guardamos os resultados em um objeto do R, do qual podemos calcular os tamanhos populacionais médios. Para isso copie e execute os comandos abaixo

```
sim2.Nt <- sapply(sim2, function(x)x[nrow(x),2])  
  
mean(sim2.Nt)
```

Pergunta

Verifique se a média dos tamanhos populacionais das simulações é compatível com a média teórica.

Distribuição dos tamanhos populacionais

Mas já sabemos que a média não conta toda a história. Como em qualquer modelo com estocasticidade, agora não temos mais um único valor possível para o tamanho populacional a cada tempo, e sim um conjunto de valores possíveis e suas respectivas probabilidades. Faça um histograma dos tamanhos populacionais no tempo final da simulação com o código:

```
sim2.tab <- table(factor(sim2.Nt,  
                        levels=0:max(sim2.Nt)))/length(sim2.Nt)  
plot(sim2.tab, xlab="N(tmax)", ylab="Proporcao das populacoes", lwd=5)
```

No processo de mortes estocásticas vimos que as probabilidades de cada tamanho populacional a cada tempo seguem a distribuição binomial. Para um processo de nascimentos e mortes, as

probabilidades seguem uma outra distribuição, chamada [binomial negativa](#).

O que mais nos interessa aqui é que há uma probabilidade de um tamanho populacional zero, ou seja, de extinção das populações. Em nossas simulações, este $N(t)=0$ foi o valor mais frequente, o que é fácil de entender: como o tamanho inicial é de um indivíduo, há uma chance de um em dois de uma morte antes do primeiro nascimento, o que extingue a população.

Perguntas

1. Para uma dinâmica estocástica com taxa de nascimentos maior que de mortes, qual é o efeito sobre a probabilidade de extinção de:
 1. Tempo de simulação?
 2. Tamanho inicial da população?
 3. Razão entre as taxas?

Utilize o EcoVirtual

1. anote a cada simulação a proporção de populações extintas;
2. faça um gráfico da probabilidade de extinção e as variáveis (tempo, tamanho e razão entre taxas);

1. Compare suas conclusões com as obtidas se nascimentos e mortes se equivalem, como no roteiro de [caminhada aleatória](#).

Para saber mais

- Renshaw, E. (1991). Modelling biological populations in space and time Cambridge University Press. *Este roteiro segue a lógica do segundo capítulo desse livro, que é uma ótima introdução a modelos estocásticos de nascimentos e mortes.*
- Akçakaya H.R., Burgman M.A & Ginzburg, L.V. (1999). [Applied population ecology - Principles and computer exercises using RAMAS EcoLab](#). Outro livro muito didático, com exercícios em computador com o programa proprietário [RAMAS ecolab](#). O capítulo 2 é uma excelente introdução às fontes de estocasticidade em dinâmicas populacionais.
- [Tutoriais em R](#) sobre distribuições de probabilidades discretas. Da disciplina [Modelagem Estatística para Ecologia e Recursos Naturais](#), dos Programas de Pós-Graduação em Ecologia e em Recursos Florestais da USP. Incluem tutoriais sobre a distribuição binomial e binomial negativa.

1)

ou seja, que a meia-vida da população é de um ano. A meia-vida é calculada da mesma forma que o [tempo de duplicação](#).

2)

para entender os cálculos a seguir lembre-se das duas regras básicas de probabilidades: 1-a probabilidade de eventos independentes é o produto das probabilidades de cada evento; 2- a probabilidade de eventos alternativos é a soma de suas probabilidades. Para uma explicação

completa veja [aqui](#).

3)

dobramos o produto das probabilidades porque este resultado pode acontecer de duas maneiras: o indivíduo A morre e B sobrevive, **ou** A vive e B morre, cada maneira com probabilidade de \$0,25\$.

4)

o mesmo que probabilístico aqui

5)

o mesmo que a média das projeções, que chamaremos de $E[N(t)]$

From:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/> -

Permanent link:

http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:den_ind:di_ed_base&rev=1698786200



Last update: **2023/10/31 19:03**