



# Crescimento denso-independente com estocasticidade demográfica - Roteiro no R



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 ano<sup>98)</sup>.

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 possíveis<sup>99)</sup>:

- Os dois indivíduos morrem, com probabilidade  $0,5 \times 0,5 = 0,25$
- Um indivíduo morre e o outro sobrevive, com probabilidade  $2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,5$ <sup>100)</sup>
- Os dois indivíduos sobrevivem, com probabilidade  $0,5 \times 0,5 = 0,25$

Isso mostra que em nosso modelo estocástico<sup>101)</sup> 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 população<sup>102)</sup> 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

Para prosseguir você deve ter o ambiente **R** com o pacote **Ecovirtual** instalado e carregado. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).

Depois de instalar o pacote, execute o R e carregue o pacote copiando o comando abaixo para a linha de comando do R:

```
library(EcoVirtual)
```

Vamos nos familiarizar com a ideia de distribuições de probabilidades, calculando valores da distribuição binomial. Abaixo vai o código no R que fará os gráficos de função de massa da distribuição binomial:

```
x <- 0:10 # para desenhar o eixo x do gráfico

plotDistr(x, dbinom(x, size=10, prob=0.5), xlab="Number of Successes",
          ylab="Probability Mass",
          main="Binomial Distribution: Binomial trials=10, Probability of
success=0.5",
          discrete=TRUE)
```

Neste código, `$dbinom$` é a função que vai calcular a densidade de probabilidade de sucesso de cada número de tentativas. `$size$` é o número de tentativas, no nosso caso `$N_0$`, e `$prob$` é a probabilidade de sucesso a cada tentativa, no caso a probabilidade de cada indivíduo sobreviver.

Faça o gráfico de nosso exemplo:

- em `$size$` coloque `$2$`
- em `$prob$` coloque `$0.5$` - execute a função

Você verá uma janela com o gráfico com o número de sucessos (no caso sobreviventes) no eixo **x**, que vai de zero a `$N_0$`, e suas probabilidades no eixo **y**, 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.

Vamos utilizar a função `estDem` do pacote **EcoVirtual** no R.

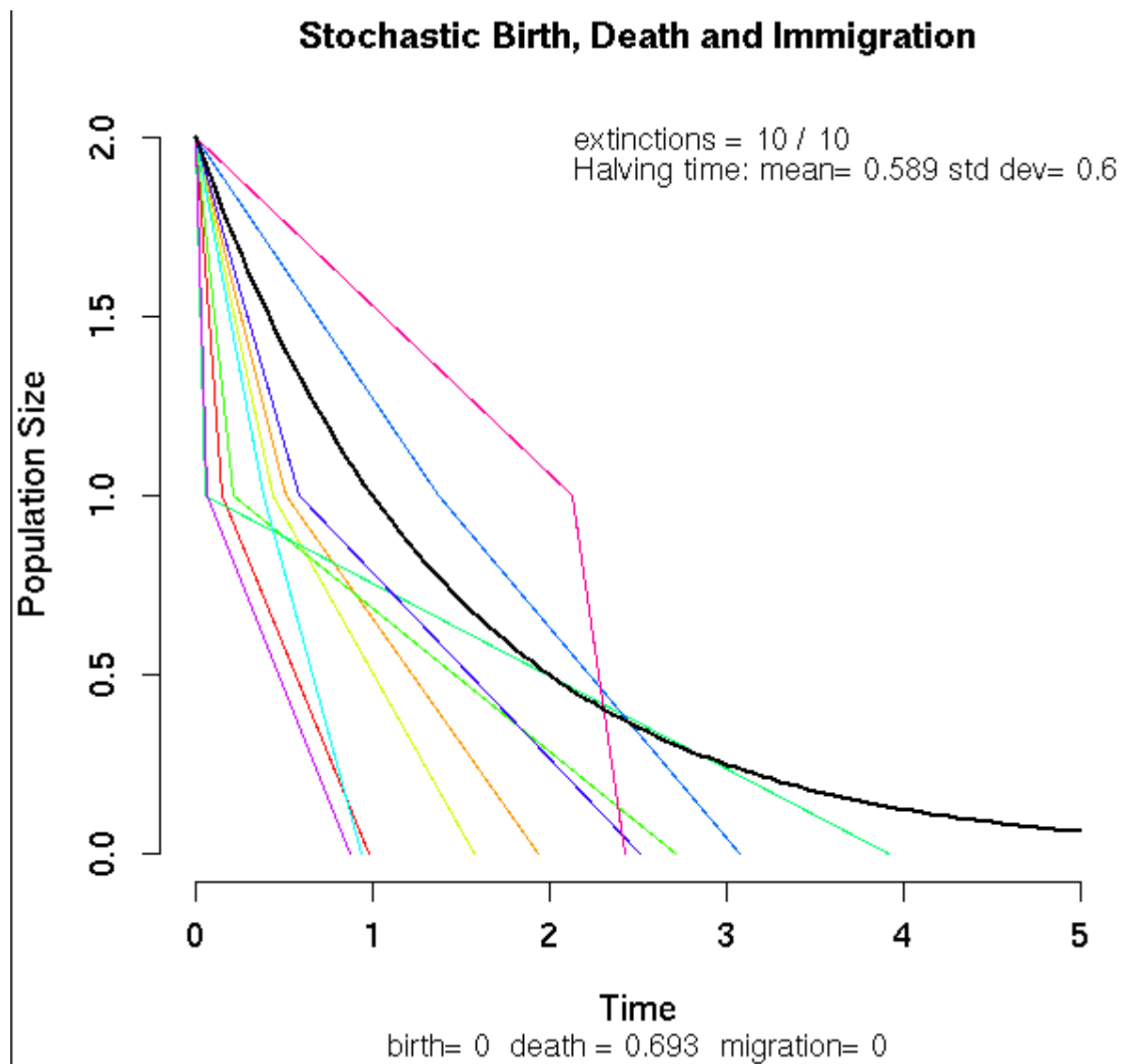
Os parâmetros controlam as simulações de populações sob estocasticidade demográfica em tempo contínuo:

Opção	parâmetro	O que faz
<b>Enter name for last simulation data set</b>	objeto no R	nome para salvar os resultados da simulação em um objeto no R
<b>Maximum time</b>	tmax	tempo máximo da simulação na escala de tempo das taxas
<b>Number of simulations</b>	nsim	número de populações a simular
<b>Initial size</b>	$N_0$	tamanho inicial das populações
<b>birth rate</b>	b	taxa instantânea de nascimentos
<b>death rate</b>	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

Vamos inspecionar a distribuição dos tamanhos populacionais até o tempo  $t=2$ . Para isso temos que guardar os resultados em um objeto do R. Execute as simulações com os valores:

```
# guarde o resultado da função no objeto sim1

tmax = 2
nsim = 1000
N0 = 20
b = 0
d = 0.693
```

Execute a função, e os resultados estão gravados em uma lista de 1000 tabelas no R, que chamamos `sim1`. Cada tabela tem os tempos em que a população perdeu um indivíduo e o tamanho da população a partir daquele momento, até o tempo máximo estipulado nas opções.

Para ver a primeira tabela, copie e execute o comando abaixo no R.

```
sim1[[1]]
```

Inspeccione outras tabelas: execute de novo o comando, mudando o índice numérico que está entre os colchetes duplos, para qualquer valor entre um e mil.

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:
  - Tempo de simulação?
  - Tamanho inicial da população?
  - 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);

- 2. 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.

[R](#), [uma população](#), [crescimento exponencial](#), [tempo discreto](#), [estocasticidade demográfica](#)

98)

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](#).

99)

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](#).

100)

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\$.

101)

o mesmo que probabilístico aqui

102)

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\\_edr](http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:den_ind:di_edr)



Last update: **2016/05/10 07:19**