

DINÂMICA DE COMUNIDADES ECOLÓGICAS: MODELOS AGREGADOS VIA MÉTODO DE EXPANSÃO EM MOMENTOS, E ALÉM

Renato Mendes Coutinho,

Toni Klauschies¹, Ursula Gaedke¹

Santo André, 21 de março de 2018

¹Institute of Biochemistry and Biology,
University of Potsdam, Germany

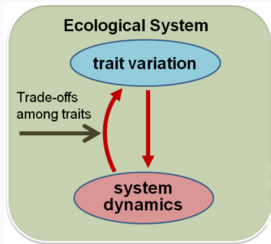


INTRODUÇÃO

Dinâmica de comunidades: abordagem via traços

- Ecologia de populações clássica: modelos para populações, uma de cada espécie
- Construção de cadeias tróficas “de baixo pra cima”, a partir de módulos de comunidade
- Ambientes muito ricos em espécies: simplifica-se a descrição caracterizando as populações não por sua espécie, mas por algum traço (característica) relevante para a dinâmica ecológica (traço funcional)
- Por exemplo, grande parte da diversidade funcional *global* de plantas pode ser condensado em 2-3 eixos
- O exemplo de interesse aqui é a comunidade de plâncton – nestes organismos, o traço principal é o tamanho do indivíduo

Evolução e dinâmica da população na mesma escala temporal



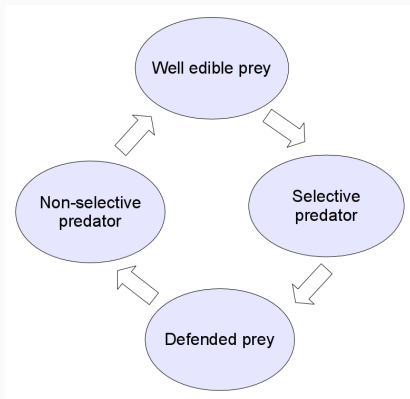
- Teoria ecológica tradicional assume parâmetros constantes
- Ou seja, traços podem ser bem caracterizados por uma média que não muda significativamente
- Nas últimas quase 2 décadas, teoria e experimentos mostraram a existência de “evolução rápida”
- Possível interferência mútua entre tamanhos populacionais e os valores dos seus traços
- Além disso, do ponto de vista da comunidade, os traços podem mudar por ordenamento das espécies

Trade-offs e ciclos recorrentes numa dinâmica predador-presa

Trade-offs:

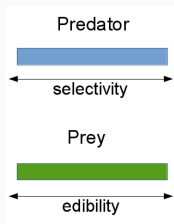
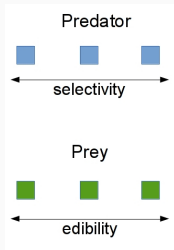
- presas mais palatáveis crescem mais rápido
- predadores mais seletivos predam mais eficientemente (menor constante de saturação)

Estes trade-offs levam a ciclos em que cada traço é o melhor em algum momento do ciclo.



MODELOS DE TRAÇOS CONTÍNUOS

Modelos para dinâmica eco-evolutiva



Composições de espécies

- requerem uma escolha inicial de parâmetros

Modelos de traços contínuos

- Consideram todos os valores do traço possíveis
- Variações intra- e inter-específica são fundidas
- Traços são 100% herdáveis, sem mutação

Modelo predador-presa de traços contínuos

Generalização das equações de Rosenzweig-MacArthur, com parâmetros dependentes dos traços da presa e do predador.

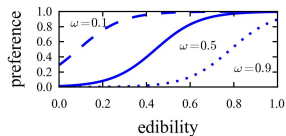
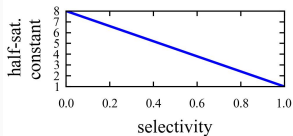
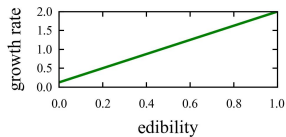
$$\begin{aligned}\frac{\partial A(\phi)}{\partial t} &= r(\phi)A(\phi) - \overbrace{\int g(\phi, \omega)C(\omega)d\omega}^{\text{consumo total dos predadores}} + I_A \\ \frac{\partial C(\omega)}{\partial t} &= C(\omega) \left(e \underbrace{\int g(\phi, \omega)d\phi}_{\text{presa total consumida}} - d \right) + I_C\end{aligned}$$

Modelo de traços contínuos: termos de crescimento e predação

$$r(\phi) = r'(\phi) \left(1 - \underbrace{\frac{\int A(\phi') d\phi'}{K}} \right)$$

competição
entre presas

$$g(\phi, \omega) = g_m \frac{q(\phi, \omega) A(\phi)}{M(\omega) + \underbrace{\int q(\phi', \omega) A(\phi') d\phi'}_{\text{soma sobre todas presas}}}$$



As soluções do modelo são distribuições de traços da presa e do predador que variam com o tempo.

Animação

Glórias e misérias do modelo de traços contínuos

- Ele dá uma descrição muito detalhada da dinâmica do sistema
- É difícil analisar a distribuição como um todo ao longo do tempo – precisamos simplificar!
- É difícil relacionar a forma do trade-off aos padrões observados na solução
- Computacionalmente complexo

MODELOS AGREGADOS

Modelos agregados

Modelos que consideram apenas propriedades agregadas da distribuição de traços, como a biomassa total, a média e a variância.

Isso é feito reduzindo-se o sistema completo a um sistema de EDO's, cada uma descrevendo uma das quantidades agregadas.

Essa derivação é feita por meio de uma expansão de momentos (seguido de um truncamento).

Problemas:

- Aproximações por expansão de momentos não provêm uma estimativa *a priori* do erro
- Isso quer dizer que seu **limite de validade não é claro**

Derivação do modelo agregado

Equação para a presa:

$$\frac{\partial A(\phi, t)}{\partial t} = \tilde{R}(\phi)A + I_A$$

Definição dos valores agregados:

$$A_T = \int A(\phi) d\phi$$

$$\bar{\phi} = \frac{1}{A_T} \int \phi A(\phi) d\phi$$

$$\nu_\phi = \frac{1}{A_T} \int (\phi - \bar{\phi})^2 A(\phi) d\phi.$$

Derivação do modelo agregado

- Escrever as derivadas dos valores agregados em termos da equação completa.
- Expandir as funções que definem a taxa de crescimento em série de Taylor ao redor do traço médio.
- Isto leva a expressões que contêm os momentos centrais da distribuição de traços.
- Finalmente, essa expansão é truncada, omitindo os momentos de ordem maior que 2 (e conseqüentemente também as derivadas de ordem maior que 2).

Essa é uma boa aproximação quando a não-linearidade é fraca (derivadas maiores são pequenas) e a distribuição é estreita, ou seja, tem baixa variância.

Taxa de variação da biomassa total A_T :

$$\frac{dA_T}{dt} = \frac{d}{dt} \int A(\phi) d\phi = \int \frac{dA(\phi)}{dt} d\phi = \int [A(\phi)\tilde{R}(\phi) + I_A] d\phi$$

Expansão em série de Taylor de uma função f :

$$f(\phi) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(\phi - \bar{\phi})^n}{n!} \frac{d^n f(\bar{\phi})}{d\phi^n}.$$

Expansão da integral da série de Taylor de f em momentos:

$$\begin{aligned} \int f(\phi)A(\phi)d\phi &= \int \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(\phi - \bar{\phi})^n}{n!} A(\phi) \frac{d^n f(\bar{\phi})}{d\phi^n} d\phi = A_T \sum_{n=0}^{\infty} \frac{1}{n!} \frac{d^n f(\bar{\phi})}{d\phi^n} M_n \\ &= A_T \left[f(\bar{\phi}) + f'(\bar{\phi})M_1 + \frac{f''(\bar{\phi})}{2}M_2 + \dots \right], \end{aligned}$$

onde M_n é o n -ésimo momento central da distribuição $A(\phi)$ (e $M_2 = \nu_\phi$), definido por:

$$M_n = \frac{1}{A_T} \int (\phi - \bar{\phi})^n A(\phi) d\phi.$$

A taxa de variação do traço médio, $\bar{\phi}$, é análogo:

$$\begin{aligned}
 \frac{d\bar{\phi}}{dt} &= \frac{1}{A_T} \left[\frac{d}{dt} \int \phi A(\phi) d\phi - \frac{1}{A_T} \frac{dA_T}{dt} \int \phi A(\phi) d\phi \right] \\
 &= \frac{1}{A_T} \left[\int \phi \frac{dA(\phi)}{dt} d\phi - \bar{\phi} \frac{dA_T}{dt} \right] = \frac{1}{A_T} \int (\phi - \bar{\phi}) \frac{dA(\phi)}{dt} d\phi \\
 &= \frac{1}{A_T} \int (\phi - \bar{\phi}) (A(\phi) R_A(\phi) + I_A) d\phi \\
 &= \frac{1}{A_T} \int (\phi - \bar{\phi}) A(\phi) R_A(\phi) d\phi + \frac{1}{A_T} \int (\phi - \bar{\phi}) I_A d\phi \\
 &= \left(\nu_\phi \frac{\partial R_A}{\partial \phi} \Big|_{\phi=\bar{\phi}} + \frac{M_3}{2} \frac{\partial^2 R_A}{\partial \phi^2} \Big|_{\phi=\bar{\phi}} + \dots \right) + \frac{I_A}{A_T} \left(\frac{1}{2} - \bar{\phi} \right)
 \end{aligned}$$

E obtém-se uma equação pra variância ν com um pouco mais de contas.

Modelo agregado assumindo uma distribuição normal

Foram tomados $M_3 = 0$ e $M_4 = 3M_2^2$, propriedades de uma distribuição Gaussiana, e **truncamos** a série no segundo termo, levando a:

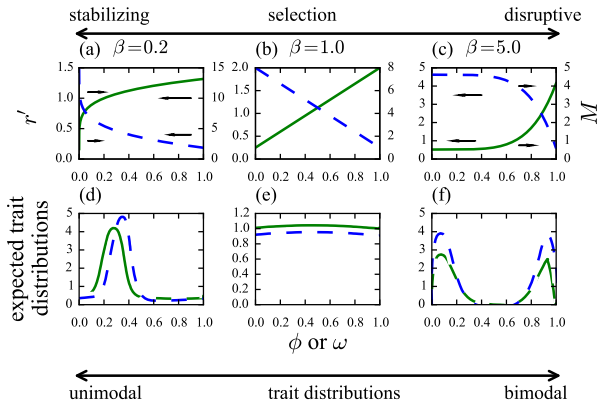
$$\frac{dA_T}{dt} = A_T \left(R_A(\bar{\phi}) + \frac{\nu_\phi}{2} \frac{\partial^2 R_A}{\partial \phi^2} \Big|_{\phi=\bar{\phi}} \right) + I_A$$

$$\frac{\partial \bar{\phi}}{\partial t} = \nu_\phi \frac{\partial R_A}{\partial \phi} \Big|_{\phi=\bar{\phi}} + \frac{I_A}{A_T} \left(\frac{1}{2} - \bar{\phi} \right)$$

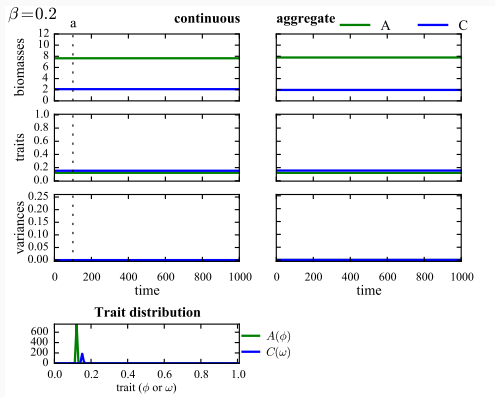
$$\frac{d\nu_\phi}{dt} = \nu_\phi^2 \frac{\partial^2 R_A}{\partial \phi^2} \Big|_{\phi=\bar{\phi}} + \frac{I_A}{A_T} \left[\frac{1}{12} - \nu_\phi + \left(\frac{1}{2} - \bar{\phi} \right)^2 \right]$$

Formas do trade-off e regimes de seleção

- Manipulamos a forma dos trade-offs de modo a alterar o regime de seleção
- À medida que o parâmetro β aumenta, valores de traço extremos são mais favorecidos comparados a traços intermediários



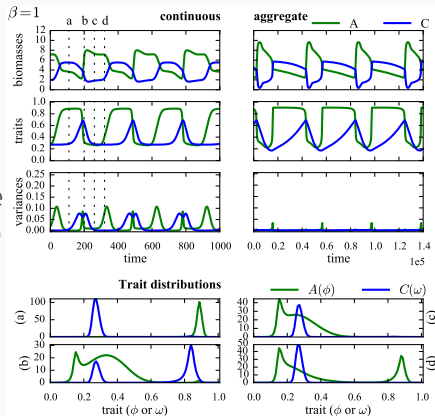
Seleção estabilizadora (β baixo)



- Valores de traço intermediários são favorecidos, então a distribuição tem um único pico com variância pequena
- Nesta região, todas as quantidades agregadas são bem aproximadas

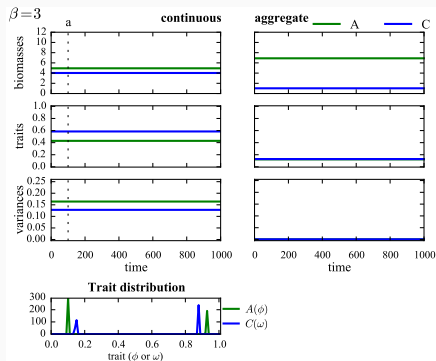
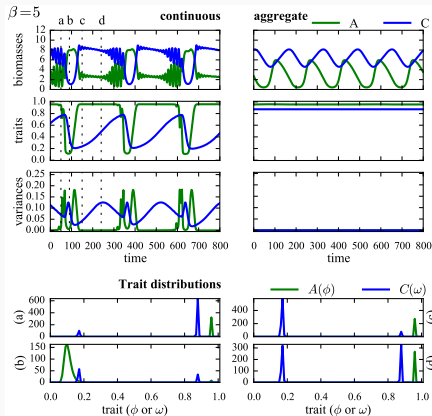
Seleção direcional (β intermediário)

- Aumentando β , outros valores de traço podem crescer, desestabilizando o sistema e aumentando a variância dos valores do traço
- Isso leva a seleção direcional, em que diferentes valores de traço são favorecidos em tempos diferentes
- Nessa região, distribuições bimodais e com grande variância são comuns, e o modelo agregado subestima a variância do traço
- Embora o traço médio e a biomassa total sejam bem aproximados, o modelo agregado prevê que a dinâmica aconteça muito mais lentamente



Seleção disruptiva (β alto)

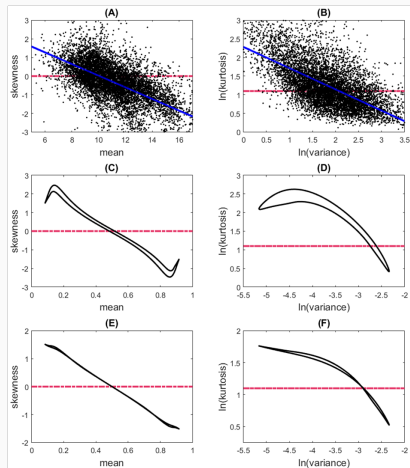
Para seleção fortemente disruptiva, ambos modelos apresentam biestabilidade, mas o modelo agregado sempre perde variância e o traço médio fica “preso” a valores próximos dos extremos, enquanto o modelo completo mantém alta variância



ALÉM DA DISTRIBUIÇÃO NORMAL

Distribuição beta

- Os problemas do método de momentos anterior vêm principalmente de negligenciarmos momentos de ordem mais alta.
- No entanto, para conseguir modelos simples, precisamos restringir a descrição apenas aos momentos mais baixos
- Precisamos saber como descrever esses momentos. Podemos olhar para dados empíricos!



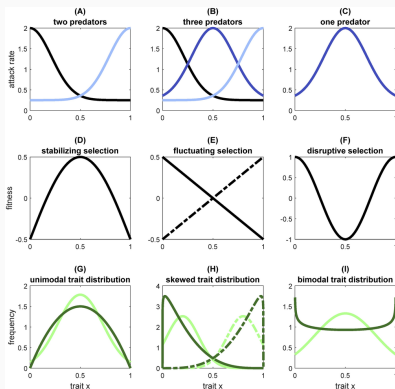
Um modelo simétrico com 3 predadores

$$\frac{\partial A}{\partial t} = A(x) \left[\bar{r} \left(1 - \frac{A_T}{K} \right) - \sum_i \frac{a_i(x) C_i}{1 + h \int a_i(x') A(x') dx'} + B(x) \right] \quad (1)$$

$$\frac{dC_i}{dt} = C_i \left(\frac{e \int a_i(x) A(x) dx}{1 + h \int a_i(x) A(x) dx} - d_i \right),$$

onde

$$a_i(x) = a_{min} + (a_{max} - a_{min}) e^{-\frac{(x - \phi_i)^2}{2\sigma^2}}. \quad (2)$$



A distribuição beta tem momentos:

$$S = \frac{2(1 - 2\bar{x})\sqrt{v}}{(1 - \bar{x})\bar{x} + v} \quad \text{e} \quad K = \frac{6}{3 + v} \left(\frac{(1 - 2\bar{x})^2(1 + v)}{\bar{x}(1 - \bar{x})(2 + v)} - 1 \right)$$

As expressões resultantes são grandes, mas factíveis, porque escrevemos S e K em função de \bar{x} e v .

Além disso, a expressão em termos da função de fitness F ainda é fácil de interpretar,

ONDE ESTAMOS

O uso de modelos agregados é uma área ainda aberta a progressos a partir de ideias simples.

Distribuições mais complexas são difíceis de usar via expansão de momentos. Existem outras maneiras de aproximar EDP's – duas linhas de exploração atuais são métodos de partículas e métodos variacionais.

Obrigado pela atenção!

Perguntas?

renato.coutinho@ufabc.edu.br

Financiado pela  **FAPESP**