

Modelos para dinâmica de populações com estrutura de estágios em ambientes variáveis

Renato Mendes Coutinho

Centro de Matemática, Computação e Cognição,
Universidade Federal do ABC

`renato.coutinho@ufabc.edu.br`

Piracicaba

6 de julho de 2017



- ① Estrutura de estágios
- ② Ambiente variável
- ③ Aplicações

Estrutura de estágios

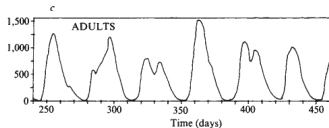
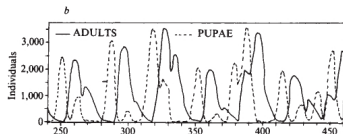
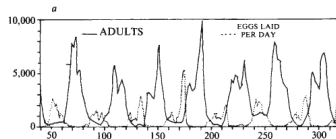
Populações com estrutura de estágio ou idade

Quando deveríamos nos importar?

- Toda população é composta por indivíduos de diferentes idades
- Em geral isso não importa: nossa intuição – e nossos modelos – descrevem apenas o tamanho da população inteira
- Quando vale a pena ir além dessa simplificação?
- Indivíduos de espécies com ciclo de vida complexo podem ter taxas de natalidade, mortalidade, respostas ambientais e interações ecológicas muito distintas ao longo da vida.
 - Recém-nascidos não reproduzem
 - Competição por recursos é importante apenas em um certo estágio
 - Competição acontece apenas entre indivíduos do mesmo estágio.

Populações com estrutura de estágio

Exemplo: as moscas do Nicholson



- Exemplo clássico: oscilações de uma população de moscas isolada, em laboratório.
- Modelos básicos para uma população em *tempo contínuo*:

$$\frac{dN}{dt} = f(N)$$

não conseguem descrever essa dinâmica.

- É preciso considerar a estrutura de estágios explicitamente.

Fonte: Dados de Nicholson (1954), figura de Gurney & Nisbet (1980).

Populações com estrutura etária: tempo contínuo

As equações fundamentais

$n(t, a)$: densidade populacional em função do tempo e da idade

A equação de McKendrick–von Foerster

- É uma equação diferencial parcial linear.
- Segue os coortes ao longo do tempo.

$$\frac{\partial n(t, a)}{\partial t} + \frac{\partial [g(t, a)n(t, a)]}{\partial a} = -\mu(t, a)n(t, a)$$
$$n(t, 0) = \int n(t, a)b(a)da$$

- g : progressão ao longo do eixo de idades (a).
- $g = 1$ se tratamos de idades, mas podemos considerar a como um índice de desenvolvimento, e aí g é uma *taxa de desenvolvimento*.

Essas equações são difíceis. E ainda queremos incluir termos não-lineares!

Apresentação de O. Ovaskainen (2014)

There are many kinds of mathematical models!

Variables	Structure (e.g. space)	Time	Stochasticity	Model type(s)
discrete	no	discrete	no	-
			yes	Markov chain
		continuous	no	-
			yes	Markov process
	discrete	discrete	no	-
			yes	IBM on grid or patch network, SPOM
		continuous	no	-
			yes	IBM on a grid or patch network, SPOM
	continuous	discrete	no	-
			yes	IBM in continuous space
		continuous	no	-
			yes	Spatio-temporal point process
continuous	no	discrete	no	Difference equation
			yes	Stochastic difference equation
		continuous	no	Differential equation, integral equation
			yes	Stochastic differential equation
	discrete	discrete	no	System of difference equations
			yes	System of stochastic difference equations
		continuous	no	System of differential equations
	continuous	discrete	yes	System of stochastic differential equations
			no	Integro-difference equation
		continuous	no	Partial differential equation
		yes	Stochastic partial differential equation	

This course

Differential equation, integral equation

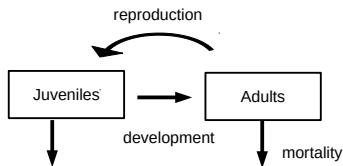
System of differential equations

Partial differential equation

Modelos em tempo contínuo

Equações diferenciais com atraso

- Simplificação: dividir a população em **estágios**.
- Hipótese: em cada estágio, todas as taxas e processos ecológicos são idênticos.
- Isto leva a equações diferenciais com atraso temporal matematicamente equivalentes.



$$\frac{dJ(t)}{dt} = b(t)A(t) - M_J(t) - d_J(t)J(t)$$

$$\frac{dA(t)}{dt} = M_J(t) - d_A(t)A(t)$$

$$M_J(t) = b(t)A(t - \tau)S(t)$$

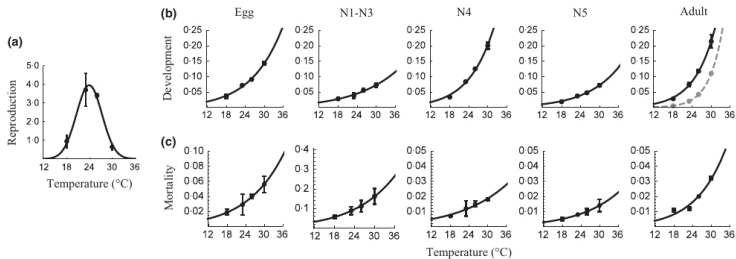
$$S(t) = e^{-\mu_J(t)\tau}$$

Ambiente variável

Variação temporal das taxas de história de vida

Temperatura e sazonalidade

- Animais ectotérmicos têm temperatura corpórea variável, dependendo da temperatura ambiente.
- O efeito da temperatura sobre taxas metabólicas foi bem estudada a partir de princípios da bioquímica (e.g. equação de Arrhenius).
- Essa resposta afeta todas as características de história de vida: fecundidade, mortalidade e taxas de desenvolvimento.



Fecundidade (Gaussiana), taxa de desenvolvimento (viés para esquerda) e taxa de mortalidade (exponencial) para bordered plant bug (*Largus californicus*).

Modelo completo: temperatura variável

- O atraso τ não é mais constante.
- Isso é um grande complicador, mas pode ser contornado (Nisbet & Gurney (1983)).

$$\frac{dJ(t)}{dt} = B(T(t), A(t))A(t) - M_J(t) - D_J(T(t), J(t))J(t)$$

$$\frac{dA(t)}{dt} = M_J(t) - D_A(T(t), A(t))A(t)$$

$$\frac{dS(t)}{dt} = S(t) \left[\frac{m_J(T(t))}{m_J(T(t - \tau(t)))} D_J(T(t - \tau(t)), J(t - \tau(t))) - D_J(T(t), J(t)) \right]$$

$$\frac{d\tau(t)}{dt} = 1 - \frac{m_J(T(t))}{m_J(T(t - \tau(t)))}$$

$$M_J(t) = B(T(t - \tau(t)), A(t - \tau(t)))A(t - \tau(t))S(t) \frac{m_J(T(t))}{m_J(T(t - \tau(t)))}$$

Aplicações

Sazonalidade da temperatura e aquecimento global

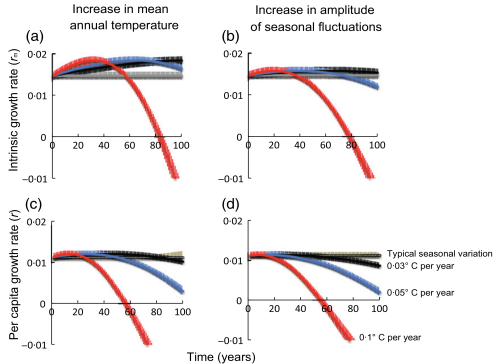
Usamos a forma mais simples pra variação de temperatura ao longo do ano:

$$T(t) = M_T(t) - A_T(t) \cos\left(\frac{2\pi t}{\text{year}}\right)$$

Mudança climática: lento aumento linear na média (M_T) ou na amplitude (A_T) de temperatura.

Análise de viabilidade

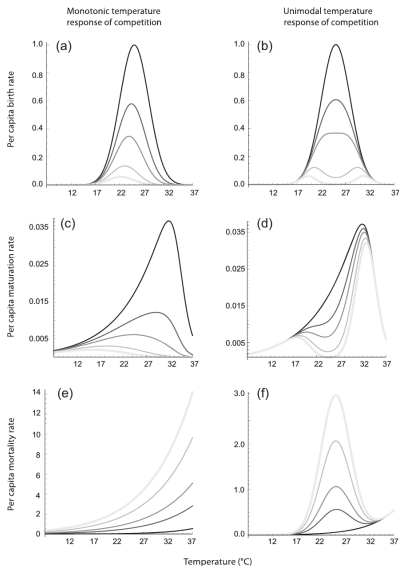
- Quando uma espécie é viável sob certo regime de temperatura?
- A viabilidade é indicada por uma taxa de crescimento linear (desconsiderando competição e outras interações) positiva.
- Sob temperatura constante, podemos encontrar as soluções de equilíbrio.
- Com flutuações sazonais, é mais prático usar soluções numéricas.



Taxa de crescimento sob aquecimento global.
Amarasekare & Coutinho (2013).

Competição intraespecífica

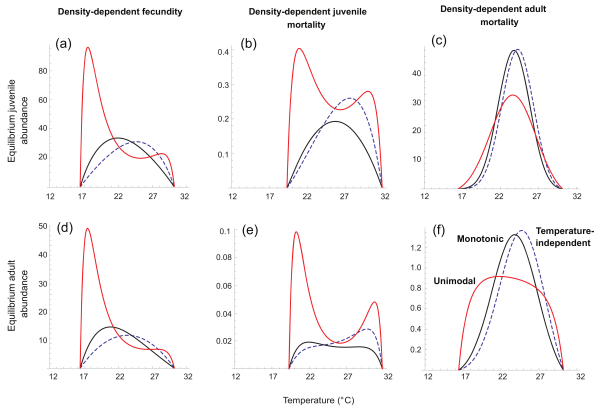
- Como temperatura afeta competição intraespecífica?
- Qual o efeito disso sobre a dinâmica?
- Introduzimos um termo de competição, sob hipóteses alternativas:
 - Competição mais forte quanto maior a temperatura.
 - Competição mais forte em temperaturas intermediárias, no pico reprodutivo.



Competição intraespecífica a temperatura constante

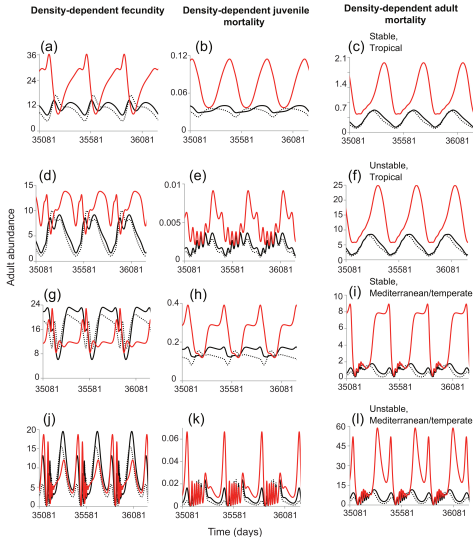
Sem variação sazonal de temperatura, calculamos as densidades populacionais de equilíbrio (pontos fixos).

As duas hipóteses pra dependência de temperatura do termo de competição levam a diferentes padrões de abundância em função da temperatura.



Dependência da competição com a temperatura:
negrito: independente ;
pontilhado: exponencial;
vermelho: unimodal.

Competição intraespecífica com variação sazonal



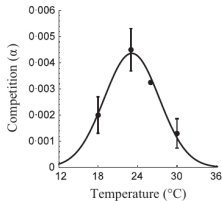
- Com sazonalidade, a dinâmica é complicada.
- Em geral, dependências exponencial e constante têm dinâmica similar, mas unimodal é bem distinta, com vales no meio da estação favorável.
- Dependência unimodal leva a mínimos populacionais menores.

Estudo de caso: *Largus californicus* (percevejo da Califórnia)

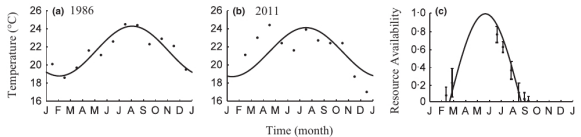


Largus californicus

- Espécie com 5 estágios de ninfa.
- Experimentos de crescimento sob diferentes temperaturas, medindo taxas de crescimento, mortalidade e desenvolvimento, e também força de competição.
- Observação da dinâmica temporal no campo: padrões de ocorrência de estágios.



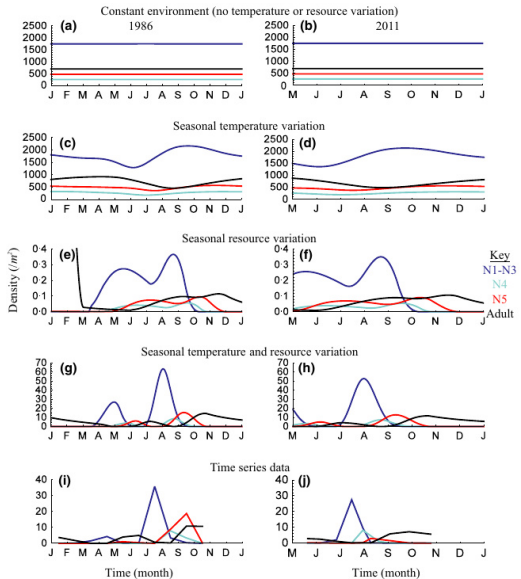
Força de competição em função da temperatura.



Flutuação sazonal da temperatura e de recursos. Johnson et al. (2016).

Estudo de caso: *Largus californicus* (percevejo da Califórnia)

A dinâmica observada só é reproduzida (qualitativamente) em modelos incluindo dependência de temperatura, sazonalidade e competição por recursos variável.



- Equações diferenciais com atraso: classe de modelos que modela estrutura de estágios a partir dos mecanismos subjacentes – dependência de temperatura das características de história de vida.
- Os modelos parecem complicados, mas a formulação é simples.
- Possibilidade de explicar (ou extrapolar!?) a dinâmica populacional a partir de informações obtidas em laboratório.


Obrigado pela atenção!

Colaboradores:

Priyanga Amarasekare e Christopher Johnson

Perguntas?

renato.coutinho@ufabc.edu.br

Este trabalho foi financiado pela  **FAPESP**
Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo.

References I



Alexander J Nicholson.

An outline of the dynamics of animal populations.

Australian journal of Zoology, 2(1):9–65, 1954.



W.S.C. Gurney, S.P. Blythe, and R.M. Nisbet.

Nicholson's blowflies revisited.

Nature, 287:17–21, September 1980.



WSC Gurney, RM Nisbet, and JH Lawton.

The systematic formulation of tractable single-species population models incorporating age structure.

The Journal of Animal Ecology, pages 479–495, 1983.



Priyanga Amarasekare and Renato M Coutinho.

The intrinsic growth rate as a predictor of population viability under climate warming.

Journal of Animal Ecology, 82(6):1240–1253, 2013.

References II



Priyanga Amarasekare and Renato M. Coutinho.

Effects of temperature on intraspecific competition in ectotherms.

The American Naturalist, 184(3):E50–E65, 2014.



Christopher A Johnson, Renato M Coutinho, Erin Berlin, Kimberly E Dolphin, Johanna Heyer, Britney Kim, Alice Leung, Jamie Lou Sabellon, and Priyanga Amarasekare.

Effects of temperature and resource variation on insect population dynamics: the bordered plant bug as a case study.

Functional Ecology, 30:1122–1131, 2016.