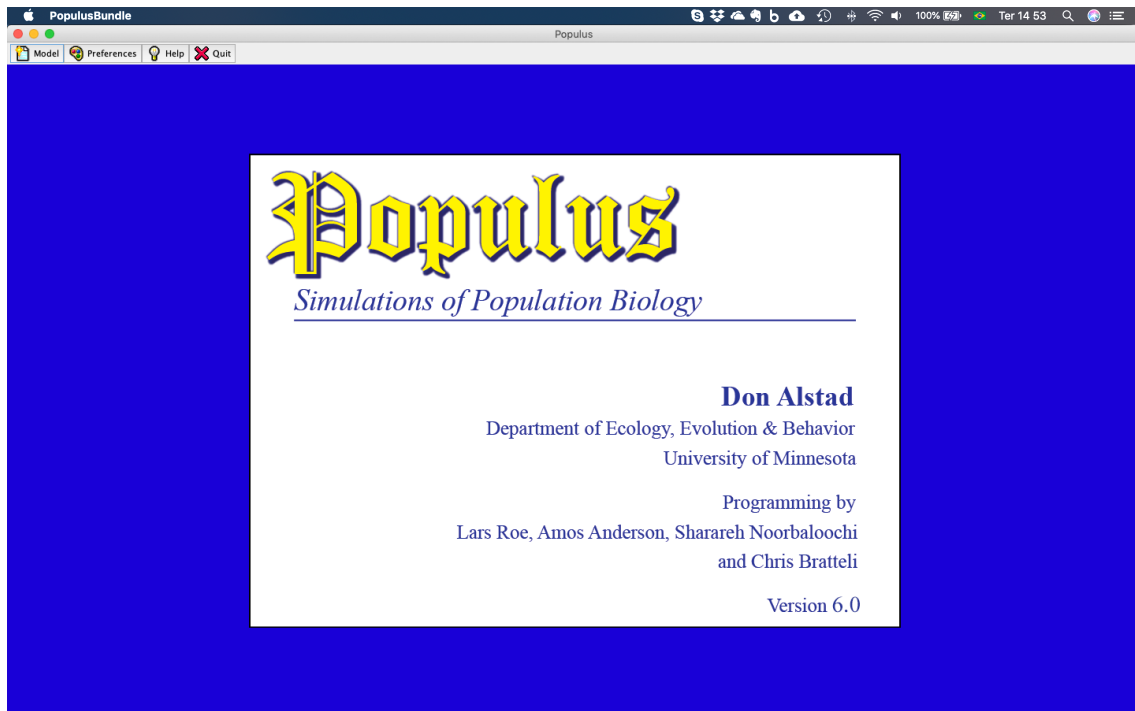


=====ROTEIRO PARA AULA PRÁTICA DE SIMULAÇÃO DE MODELOS COM POPULUS=====

Esta é a primeira visão que se tem quando se abre o Populus v 6.0



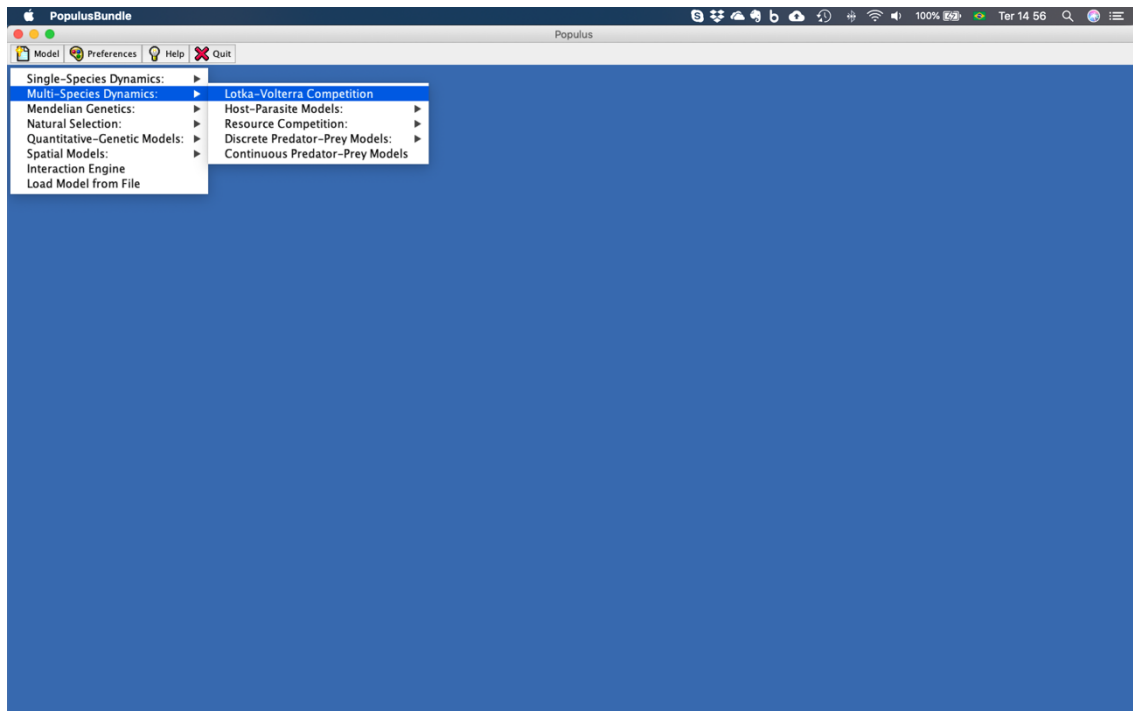
Nesta aula vamos exemplificar quatro modelos matemáticos baseados em equações diferenciais ordinárias (ODE, na sigla em inglês). Esses modelos são classes de modelos que utilizam a [Teoria de Campo Médio](#) que descrevem o comportamento de indivíduos médios interagindo. Especificamente, vamos ver os modelos de 1) Lotka-Volterra para competição interespecífica; 2) Modelo de Tilman para competição; e dois modelos de predação: 3) Modelo de Lotka-Volterra, que é um modelo predador-presa de tempo contínuo; e 4) Modelo de Nicholson-Bailey, que é um modelo predador-presa de tempo discreto, muito utilizado para entender a dinâmica de parasitoide-hospedeiro.

MODELO DE LOTKA-VOLTERRA DE COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA

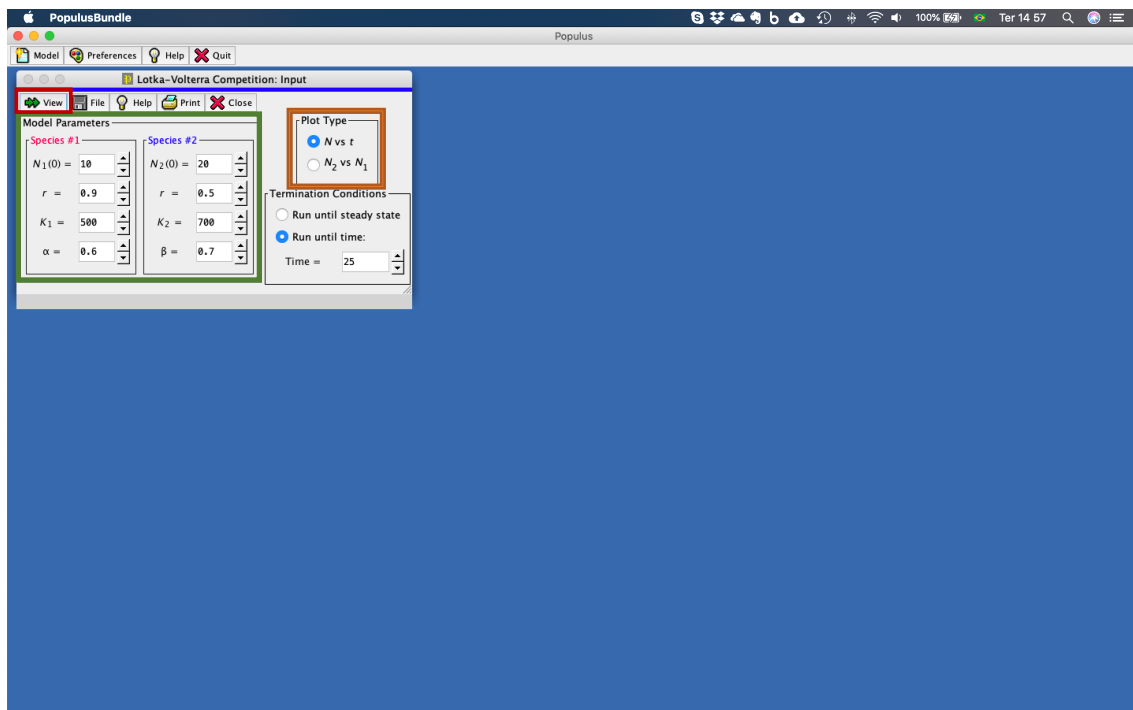
Este modelo descreve a dinâmica de duas populações competindo. Leitura recomendada: capítulo 5 de Gotelli, N.J. Ecologia. Ed. Planta.

Vamos começar:

- 1) Clique em Model
- 2) Multi-species dynamics -> Lotka-Volterra Competition



Então chega-se nesta tela:

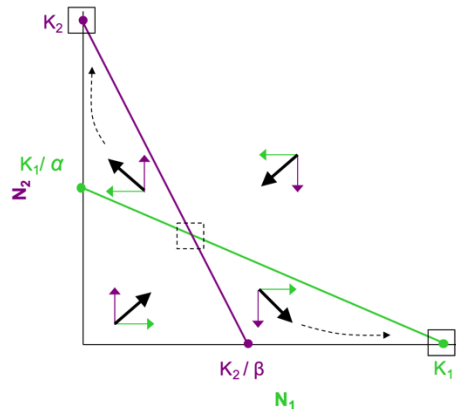


Aqui temos 3 botões importantes: 1) **View**; 2) **Model parameters**; 3) **Plot type**. Vamos usar cada um deles nas simulações.

Lembre-se do significado de cada parâmetro:

$N_1(0), N_2(0)$	Número inicial de indivíduos da espécie 1 e 2.
r	Taxa de crescimento intrínseco da população de cada espécie
K	Capacidade de suporte de cada população
α	Coeficiente de competição da espécie 2 contra a espécie 1
β	Coeficiente de competição da espécie 1 contra a espécie 2

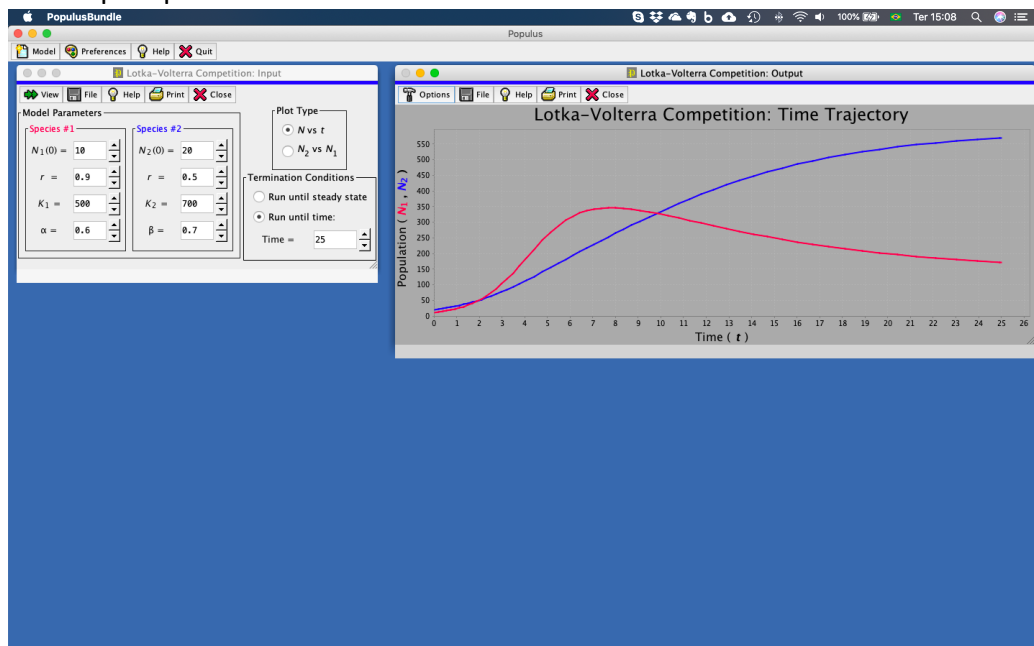
Lembre-se também de como interpretar o diagrama de fase:



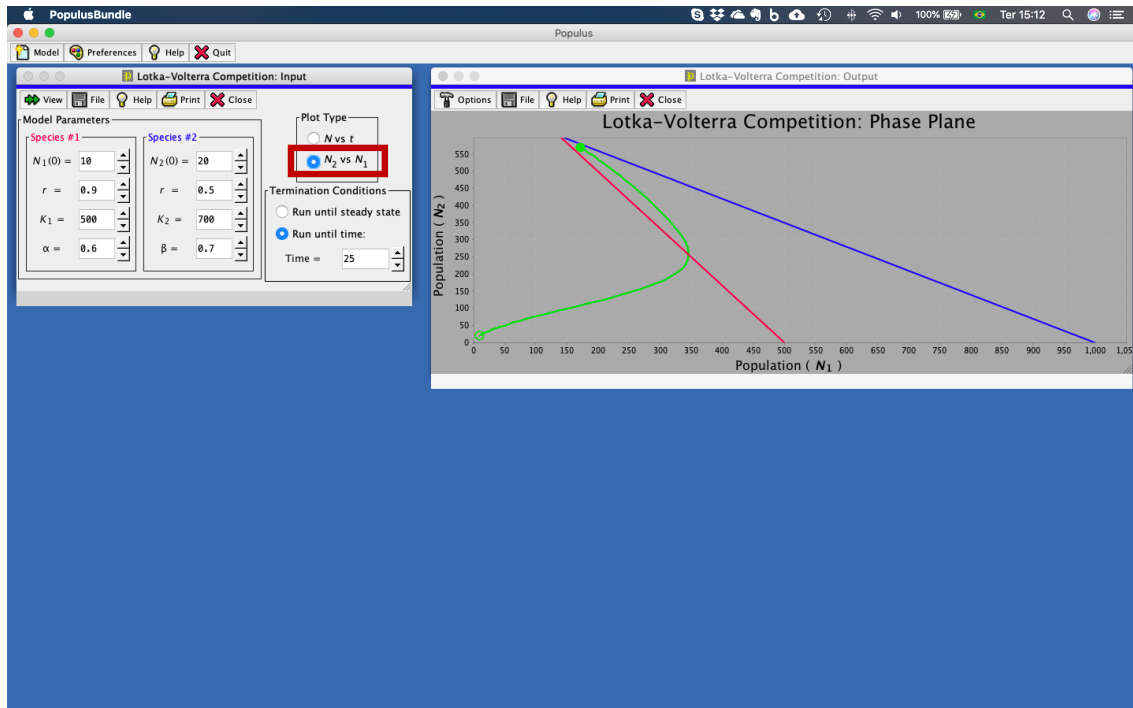
A isóclina toca o eixo que representa o tamanho populacional da outra espécie, no ponto que cujo valor representa a fração da capacidade de suporte dividido pelo coeficiente de competição. E vice-versa. No caso da espécie 1 neste exemplo, isso é equivalente a K_1/α .

Só para se ambientar no programa, deixe todos os parâmetros no default e rode o modelo clicando em View.

A tela que aparecerá será esta:

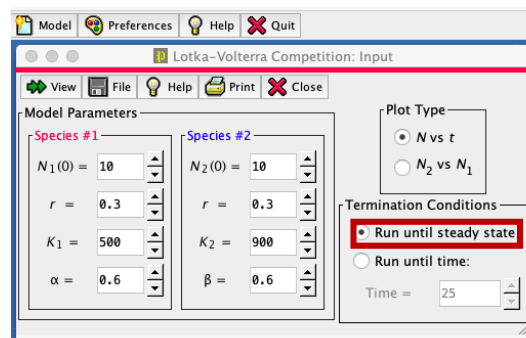


Este gráfico mostra a trajetória do tamanho (N_1 e N_2) das duas populações ao longo do tempo, especificamente por 25 iterações do modelo. Aqui é possível perceber que até o tempo 25, as duas espécies permanecem no sistema, mas a espécie 2 tem maior tamanho populacional. Por que isso ocorreu? Vejamos o gráfico do espaço de fase das duas populações para ver se temos alguma pista. Para obter este gráfico, mude o *Plot type* para N_2 vs. N_1

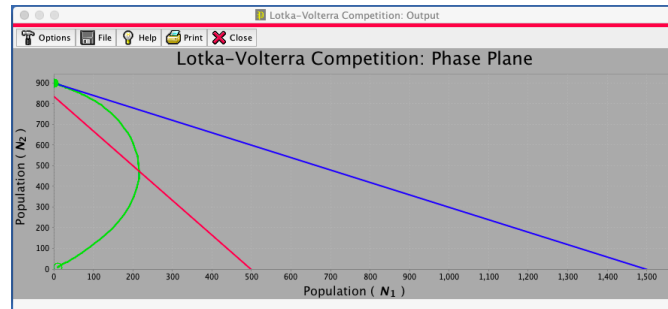


Este espaço de fase mostra uma das quatro soluções possíveis para o sistema de equações de que falamos em sala. Nele é possível perceber que a isóclina da espécie azul está acima daquela da espécie vermelha, enquanto o vetor médio aponta para o espaço acima da isóclina da espécie vermelha, e abaixo da azul. Neste exemplo é possível ver por que a espécie vermelha é mantida no sistema, apesar de ter um tamanho populacional menor.

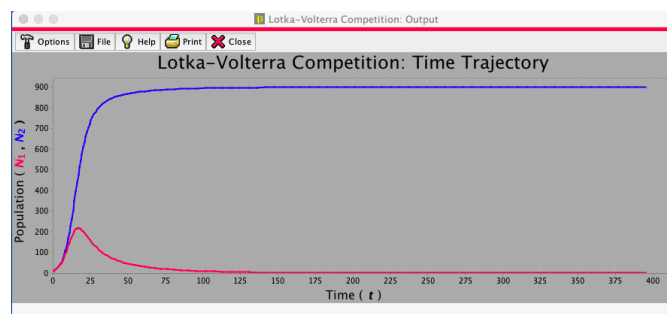
Agora vamos tentar gerar os outros três resultados possíveis do sistema de equações. Para isso, vamos mudar os valores dos parâmetros do modelo da seguinte maneira:



Com esses parâmetros, queremos demonstrar o que ocorre se todos os parâmetros do modelo forem iguais para as duas espécies: tamanhos populacionais iniciais ($N_1(0)$ e $N_2(0)$), a taxa de crescimento intrínseco (r), e o coeficiente de competição (α e β), exceto pela capacidade de suporte. Aqui vamos dar uma pequena vantagem para a **espécie 2**, colocando a $K_2=900$ e deixando o modelo rodar até o equilíbrio. O espaço de fase que obtemos é:



E a trajetória das populações sugere que a **espécie 2** exclui a **espécie 1** do sistema relativamente cedo:



Com isso obtemos mais um resultado dos 4 possíveis. O que este conjunto de parâmetros mostrou? Tudo o mais sendo igual, um pouco mais de capacidade de suporte para uma espécie basta para que ela exclua outra, já que a sua população consegue atingir um tamanho maior.

Exercício: Você consegue repetir esse exemplo, ou seja, fazer com que a **espécie 2** ganhe a competição usando outra combinação de parâmetros? Anote os parâmetros que você usou na planilha abaixo (Máximo 20 min).

	$N(0)$	r	K	α	β
Species 1					
Species 2					

Agora vamos exemplificar o outro resultado, no qual a espécie 1 ganha a competição. Mude os parâmetros para estes:

Lotka-Volterra Competition: Input

View File Help Print Close

Model Parameters

Species #1

$N_1(0) = 10$

$r = 0.3$

$K_1 = 600$

$\alpha = 0.6$

Species #2

$N_2(0) = 10$

$r = 0.3$

$K_2 = 200$

$\beta = 0.6$

Plot Type

☐ N vs t

☒ N_2 vs N_1

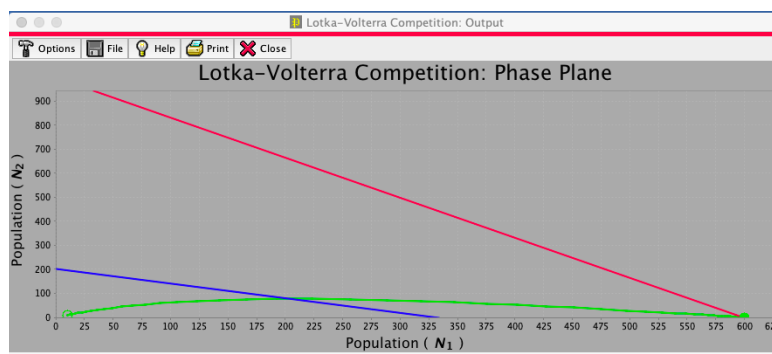
Termination Conditions

☒ Run until steady state

☐ Run until time:

Time = 25

O gráfico da trajetória das duas populações será este:



Exercício: tente reproduzir o resultado alterando os parâmetros (máximo 15 min).

Agora vamos reproduzir o 3o resultado possível, que implica na coexistência das duas populações. Mude os parâmetros para estes:

Lotka-Volterra Competition: Input

View File Help Print Close

Model Parameters

Species #1

$N_1(0) = 20$

$r = 0.3$

$K_1 = 200$

$\alpha = 1$

Species #2

$N_2(0) = 20$

$r = 1$

$K_2 = 400$

$\beta = 3$

Plot Type

☐ N vs t

☒ N_2 vs N_1

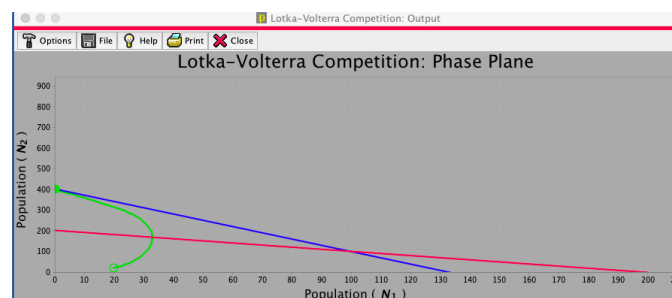
Termination Conditions

☒ Run until steady state

☐ Run until time:

Time = 25

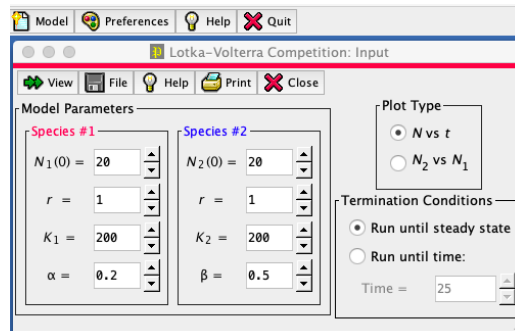
O diagrama de fase será:



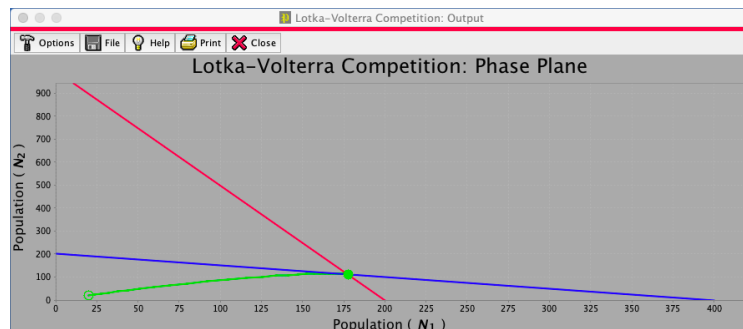
Aqui vemos que as isóclinas se cruzam, o que é um dos requisitos para a coexistência. No entanto, esta é uma coexistência instável, já que o vetor médio

aponta para o tamanho da população da [espécie 2](#). Isto resulta na exclusão de uma espécie no longo prazo, sendo o resultado da competição (i.e., quem ganha) determinado pelos parâmetros iniciais.

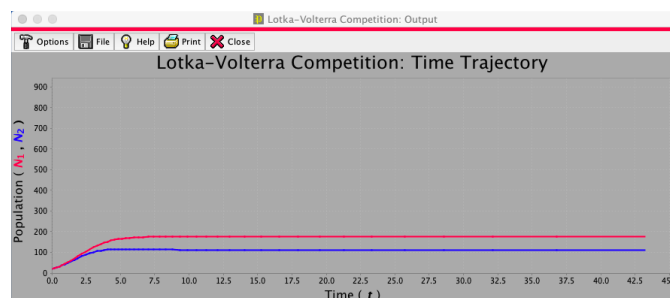
E o último resultado possível do sistema de equações é a coexistência estável. Insira estes parâmetros:



Neste exemplo vemos que o diagrama de fase também mostra o cruzamento de isóclinas:



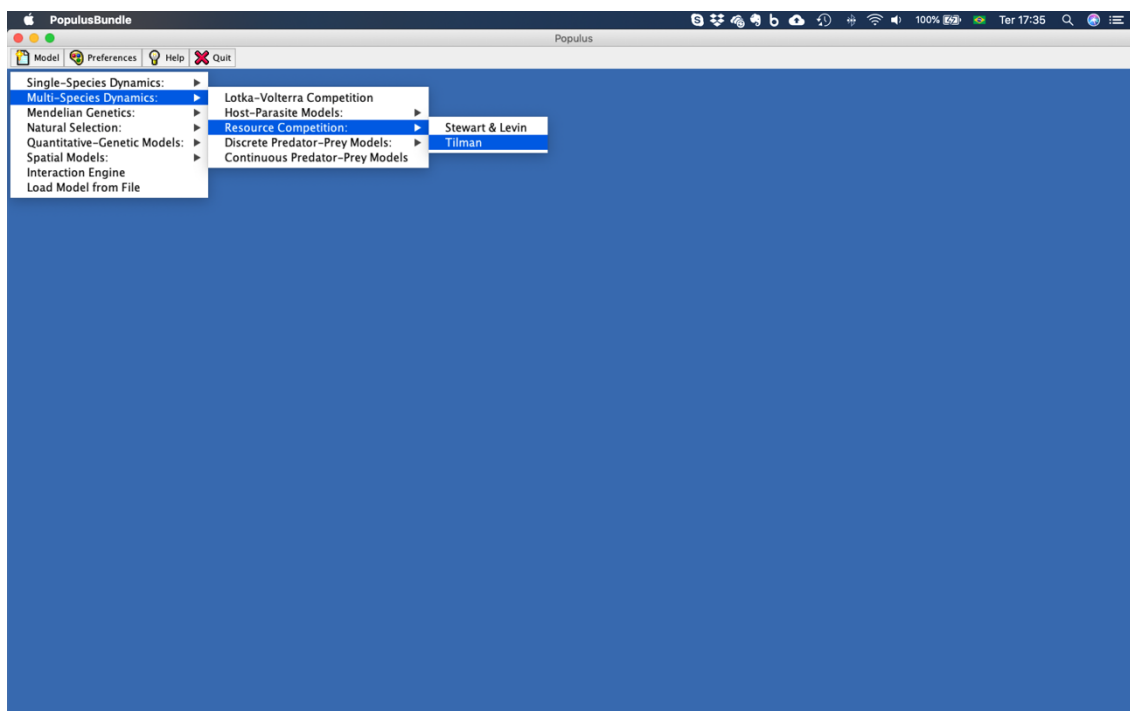
E o gráfico de trajetória mostra que neste espaço de parâmetros, as duas populações são mantidas no sistema indefinidamente:



Prática terminada, clique em  para fechar o módulo de Lotka-Volterra. Com esta prática vimos que um modelo extremamente simples, com apenas 4 parâmetros (r , K , N , e α/β) pode descrever a dinâmica de duas populações e nos ajudar prever o resultado de interações de competição. No entanto, devido à dificuldade de se medir o coeficiente de competição e a capacidade de suporte baseado em dados empíricos, o modelo Lotka-Volterra é comumente chamado de um modelo “fenomenológico”.

MODELO DE COMPETIÇÃO POR RECURSO MECANICISTA (R* DE TILMAN)

Ainda no Populus, clique na aba Model > Resource Competition > Tilman



Aqui vamos imaginar que estamos trabalhando com populações de duas espécies de plantas competindo por **dois recursos essenciais**: nitrogênio e luz.

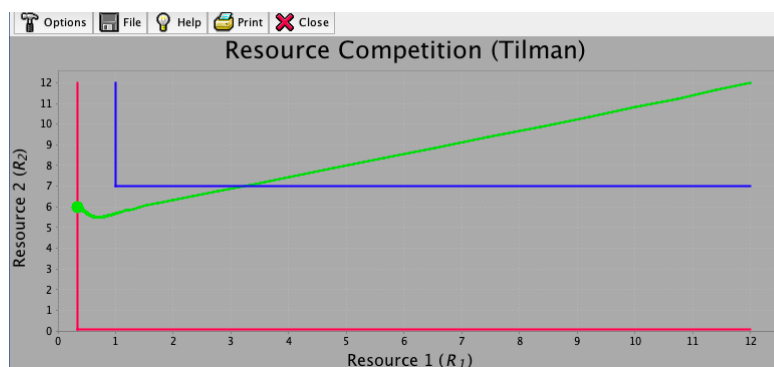
Vamos primeiro exemplificar o que ocorre com as populações das duas espécies se as isóclinas de crescimento líquido zero (ZNGI, na sigla em inglês) não se cruzarem. O modelo de Tilman tem bem mais parâmetros que dizem respeito não só à dinâmica populacional das espécies, mas também dos recursos. Vejamos a sua interpretação:

N_i	Densidade populacional
R_{i0}	Concentração ou disponibilidade do recurso limitante
R_i^*	Concentração do recurso necessário para que o crescimento da espécie seja igual à taxa de mortalidade
r_i	Taxa máxima de crescimento per capita do consumidor
k_i	Concentração do recurso no qual a espécie atinge metade da sua taxa máxima de crescimento
m_i	Taxa de mortalidade ou taxa de perda do consumidor
S_i	Ponto de fornecimento (suprimento) para um dado habitat, i.e., a quantidade máxima a de recurso disponível no habitat.
a_i	taxa na qual o recurso é convertido de uma forma indisponível pra uma disponível
c_i	Taxa de consumo do recurso

Calma, não se desespere! Não vamos alterar todos esses parâmetros aqui. Esse é simplesmente o universo total de parâmetros incluído neste modelo. Para gerar um

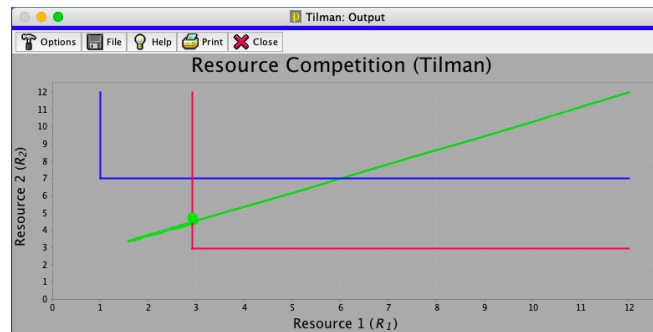
espaço de fase em que a isóclina da **espécie 2** fique acima da **espécie 1**, insira estes parâmetros, clique no *Plot type* R vs R:

Antes de mudar para o *Plot type* N vs. t, como você acha que será este plot? Qual espécie ganhará a competição e excluirá a outra? Por quê? Dica: estime o R^* de cada espécie baseado no gráfico. Qual das espécies tem o R^* menor? Anote esses números.



Agora, o que aconteceria se as isóclinas das duas espécies se cruzassem? Mude os parâmetros para os seguintes:

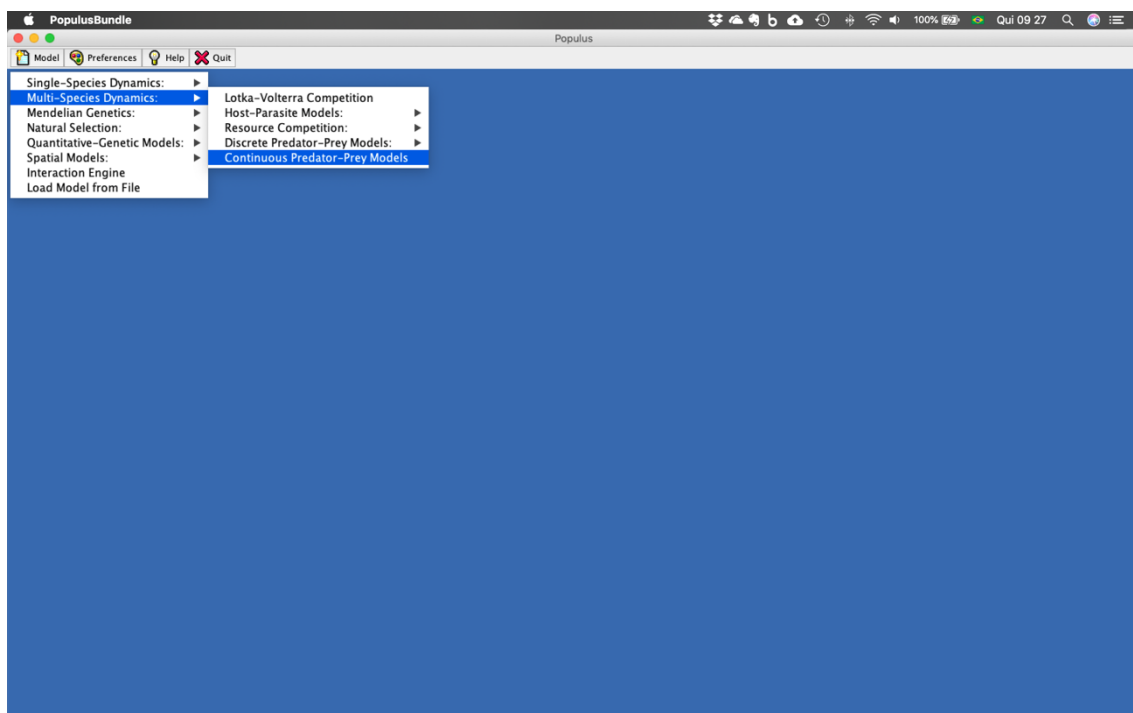
Então obtemos o seguinte espaço de fase:



Agora altere o tipo de plot para N vs t . Como ficaram as trajetórias das duas populações? A seta verde fluorescente representa o vetor de recursos, que influencia o sentido que os tamanhos das populações tomarão no equilíbrio.

Exercício: altere o ponto de suprimento (fornecimento) de um recurso por vez, parâmetro S (última linha do painel) para outro ponto no espaço de fase. Qual o efeito desta mudança no resultado da competição? O cruzamento de isóclinas é um critério suficiente para garantir a coexistência das duas espécies? Analise o plot N vs. t .

MODELO PREDADOR-PRESA DE LOTKA-VOLTERRA (TEMPO CONTÍNUO)

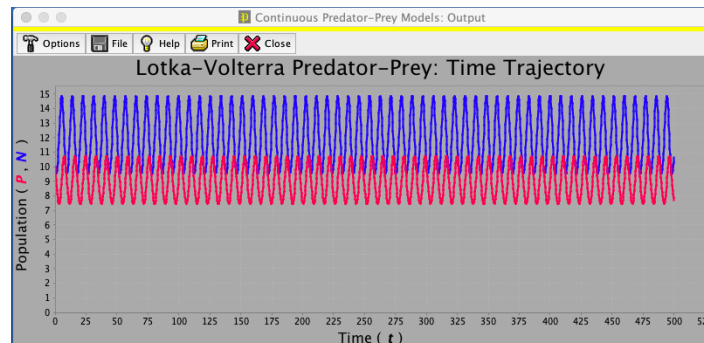


Vejamos os parâmetros do modelo, que são ligeiramente diferentes do que vimos em sala:

N	Tamanho da população de presas
r_1	Taxa de crescimento intrínseco das presas

C	Presas capturadas por encontro
P	Tamanho da população do predador
d_2	Taxa de mortalidade do predador quando a presa está ausente
g	Taxa de conversão da presa em biomassa de predador

Para começar, deixe todos os parâmetros do default, mas altere para 500 o Run until time. Assim como nos outros modelos, aqui também temos dois tipos de gráfico: trajetória do tamanho da população e espaço de fase. Primeiro vejamos o gráfico com a trajetória da população:



Conseguimos reproduzir os ciclos das populações de presas e predadores, característicos do L-V.

Exercício: Examine a consequência de diferentes tamanhos populacionais iniciais de predadores e presas. Os diferentes números iniciais de predadores e presas afetam a dinâmica? O que exatamente é afetado?

Deixando todos os outros valores constantes, aumente a taxa de mortalidade do predador quando a presa está ausente (d_2). Lembre-se de que este número é subtraído dP/DT , portanto, um valor grande significa um efeito cada vez mais negativo sobre os predadores. Se a visualização estiver ruim, diminua o Run time.

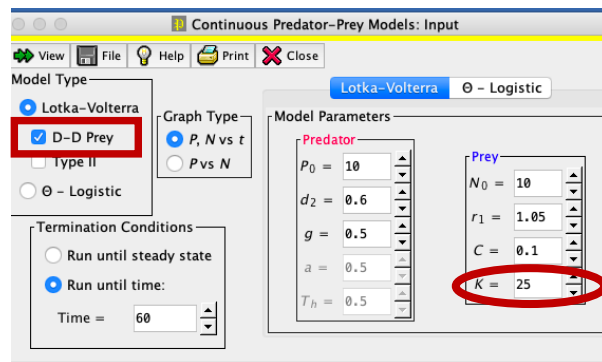
Exercício: Quais os dois efeitos do aumento da vulnerabilidade do predador à fome sobre a dinâmica de presas de predador?

Retorne aos valores default (clicando com o botão esquerdo do mouse em cima do símbolo de cada parâmetro) e aumente a taxa intrínseca de crescimento da presa (r_1). Esta é a taxa em que a população de presas aumentaria (exponencialmente) na ausência de predação. Analise os dois tipos de gráfico.

Exercício: Qual o efeito que o aumento da taxa intrínseca de crescimento da presa tem na dinâmica predador-presa?

Agora retorne os valores para o default e faça com que o crescimento de presas seja dependente a densidade, usando a caixa de seleção perto da parte superior esquerda. Observe que agora você pode definir uma capacidade de carga (K) para a

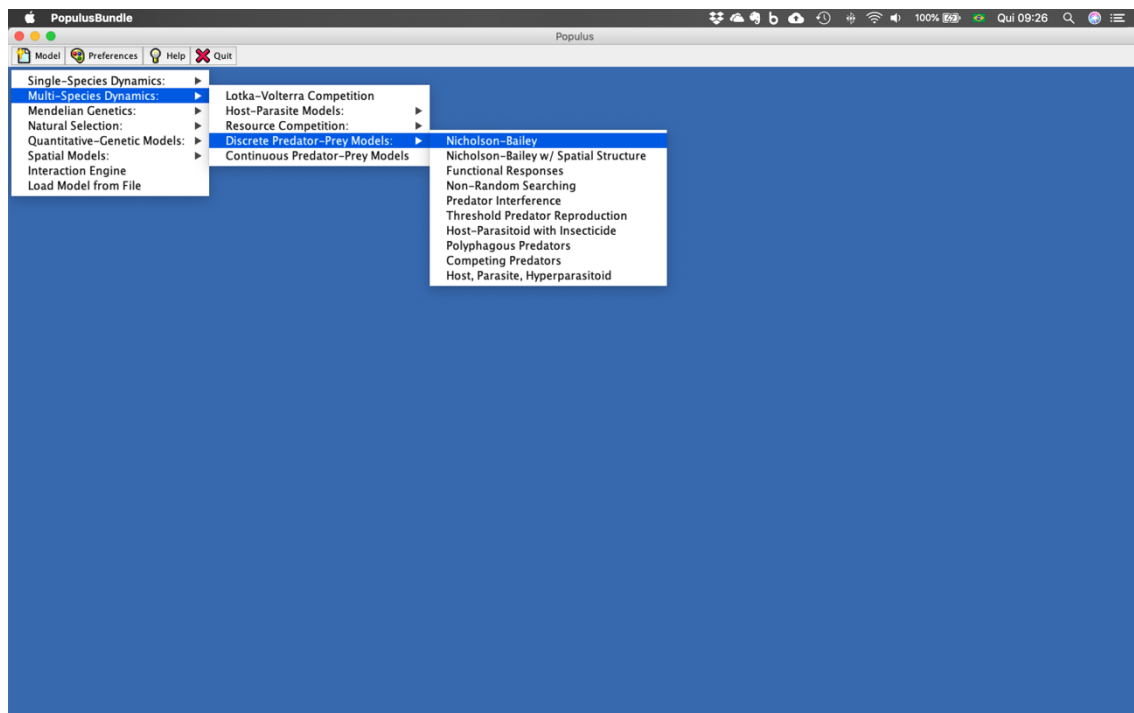
população de presas (a caixa para este parâmetro estava inativa antes porque não há capacidade de suporte para presas no modelo básico de LV).



Exercício: O que isso faz com as isóclinas? Por quê? O que causa o aumento ou diminuição do K ? Por exemplo, insira um valor de K bastante alto e outro muito pequeno. Como a mudança da Isóclina, devido à dependência da densidade, altera a dinâmica?

MODELO PREDADOR-PRESA DE NICHOLSON-BAILEY (TEMPO DISCRETO)

Este modelo permite que exploremos dinâmicas mais realistas, ou seja, cujos pressupostos sejam mais próximos do que ocorre na natureza, de que falamos em aula. Existem outras diferenças entre os dois modelos. Por exemplo, enquanto a versão de tempo contínuo de Lotka-Volterra produz um *ciclo de limite neutralmente estável*, o modelo Nicholson-Bailey produz *oscilações divergentes* quando uma ou outra população é perturbada e levada para longe do equilíbrio.



A formulação do sistema de equações no Populus é ligeiramente diferente do que vimos em sala ($\exp=e$):

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t)$$

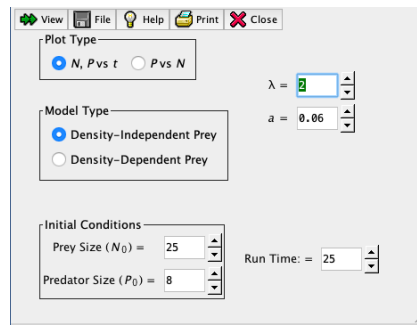
$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)]$$

Vamos aos parâmetros:

λ	Taxa intrínseca de crescimento geométrico dos hospedeiros (presas)
a	Constante que mede a área de descoberta e captura de presas pelo parasitóide
$N(0)$	Tamanho populacional inicial dos hospedeiros (presas)
$P(0)$	Tamanho populacional inicial dos parasitóides (predadores)

Novamente, deixe todos os parâmetros no default e clique em View. Agora vamos mudar alguns parâmetros para entender o seu efeito na estabilidade do modelo:

Mude os parâmetros para os seguintes:



Quando o tamanho populacional inicial dos hospedeiros é 8 indivíduos e o do parasitóide é 25 indivíduos, quando o parasitóide encontra o hospedeiro, o tamanho populacional do hospedeiro aumenta porque neste momento ele só depositou os ovos dentro do hospedeiro. No entanto, quando os ovos eclodem, o tamanho populacional do parasitóide aumenta, enquanto o dos hospedeiros diminui. Logo depois, a densidade de ambos começa a diminuir até que ambos morrem.

Exercício: examine o espaço de fase e tente entender o que ocorreu no plot de trajetória.

As populações de hospedeiros cujos recursos são limitados podem ter uma taxa de crescimento dependente da densidade (logística). A introdução dessa taxa de crescimento do hospedeiro pode estabilizar a dinâmica de Nicholson-Bailey. As equações do modelo que incluem crescimento dependente da densidade são as abaixo:

$$N_{t+1} = N_t e^{R \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) - a P_t}$$

$$P_{t+1} = c N_t (1 - e^{-a P_t})$$

Veja que é adicionado um componente do crescimento logístico.

A comparação das versões dependentes e independentes da densidade mostrará que o crescimento dependente da densidade do hospedeiro é um fator fortemente estabilizador, prolongando as oscilações ou precipitando um equilíbrio de estado estacionário. Às vezes, quando o parasitóide se extingue, a população do hospedeiro pode atingir altas densidade e o dimensionamento do gráfico obscurece as oscilações.

Exercício: Descreva a diferença na dinâmica dos dois modelos utilizando a combinação de parâmetros abaixo. Rode o modelo por 50 gerações com as populações iniciais de hospedeiro 8 e as de parasitóide 3.

R	a	c	K
2	0,2	1	21,47
2,2	0,2	1	22,51
2,65	0,2	1	24,97

Quais são as condições sob as quais os equilíbrios são estáveis e quais são os fatores (crescimento logístico do hospedeiro ou do parasitóide) que contribuem para a estabilidade?

Faça uma tabela para mostrar o resultado da dinâmica para cada combinação de parâmetros.