

Aula Modelos de Projeção Integral

$$n(y, t + 1) = \int_L^U K(y, x) n(x, t) dx$$

Mauricio Bonesso Sampaio
mauriciobonesso@gmail.com
Pesquisador de Pós-doutorado


IPMs – Modelos de Projeção Integral

- Nos modelos matriciais (MPMs) a população é dividida em categorias (tamanho, idade ou estágio ontogenéticos)
- IPMs – evita as categorias e usa modelos de regressão que avaliam o efeito do tamanho/idade nos valores das taxas demográficas
- Problemas dos MPMs (definição arbitrária dos estádios ou classes):
 - 1 – Pode incluir indivíduos muito diferentes dentro de uma mesma categoria, que gera erro na estimativa das taxas
 - 2 – Aumentar o número de categorias pode minimizar essa heterogeneidade, mas pode ser que o n seja baixo para algumas categorias, gerando erro na estimativa das taxas
 - 3 – Sensibilidades e elasticidades são muito sensíveis à duração de cada categoria

Dinâmica descrita por um modelo matricial (**modelo discreto**):

$$n_{t+1} = A n_t$$

Dinâmica descrita por uma equação integral (**modelo contínuo**):

$$n(y, t + 1) = \int_L^U K(y, x) n(x, t) dx$$


L e U são os valores de menor e maior tamanho dos ind.

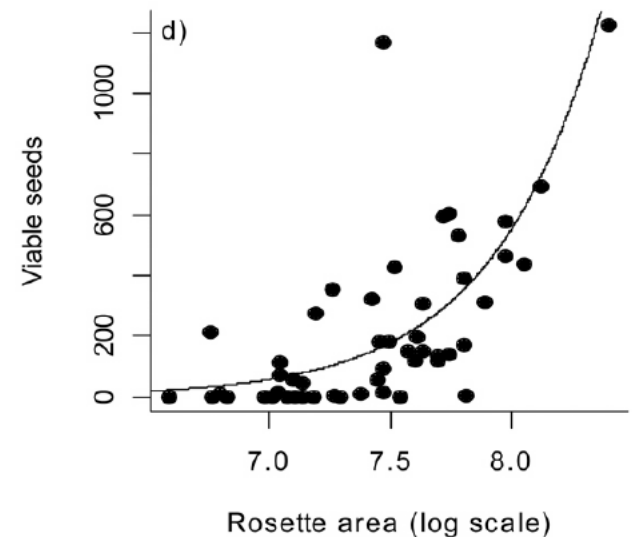
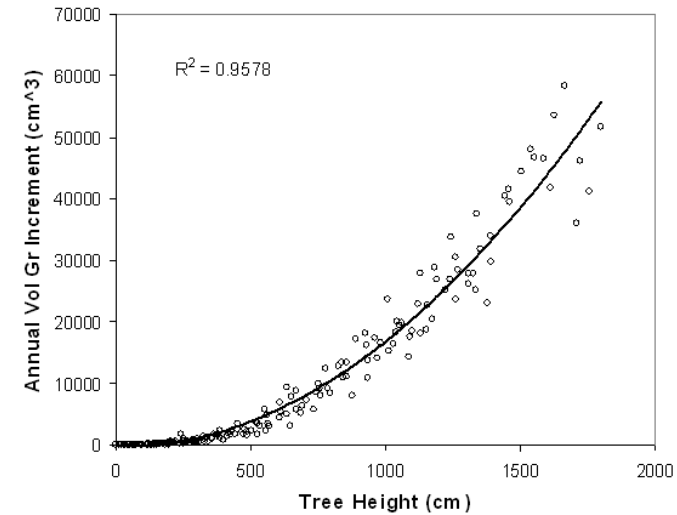
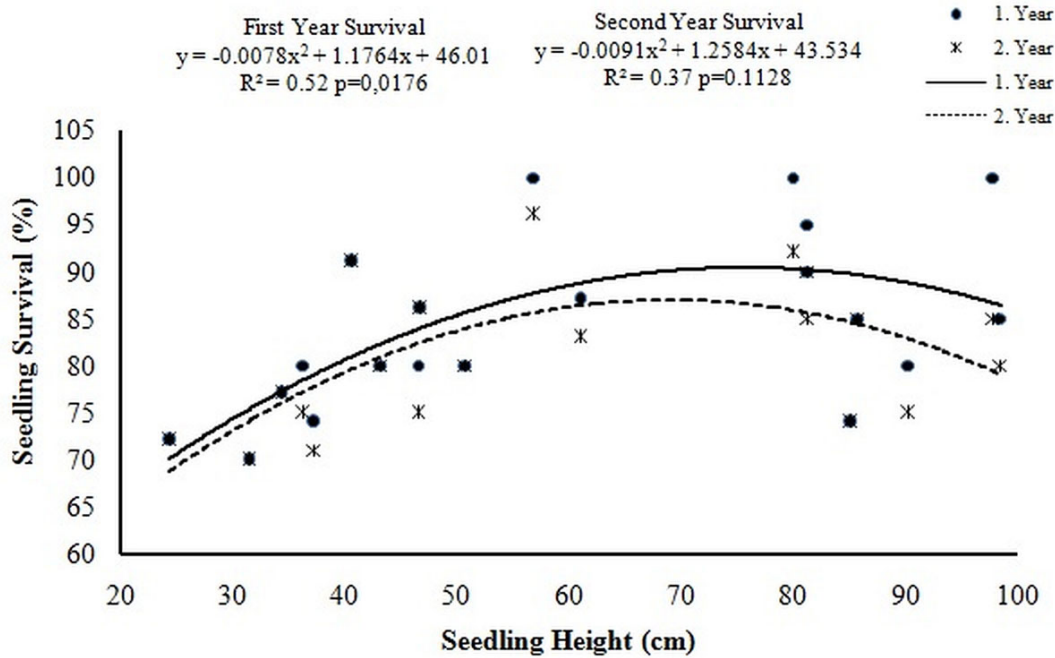
Kernel de projeção que substitui a matriz A
 $K(y, x) = P(y, x) + F(y, x)$.

$P(y, x)$ é a probabilidade de sobrevivência e de crescimento do estado x para y

$F(y, x)$ é a taxa de produção de indivíduos do estado y por indivíduo do estado x

Função de distribuição, que é uma variável contínua (x) que descreve o tamanho do indivíduo no tempo t, e que substitui o vetor do tamanho populacional (n_t).

O kernel de projeção $K(y, x)$ é constituído de regressões que estimam as taxas de sobrevivência, crescimento e fecundidade, em função do tamanho do indivíduo.



Probabilidade de sobrevivência e reprodução:

- Regressão logística (GLM – binomial)

Taxa de crescimento e de produção de sementes:

- Regressão linear ou quadrática (GLM – gaussiana)

- Os IPMs podem ser construídos com diferentes variáveis de estado x

Exemplos:

- Altura
 - Diâmetro na altura do solo (DAS)
 - Idade
 - Volume de madeira
 - Tamanho da copa
 - Sexo (masculino e feminino)
-
- Podem ser utilizadas combinações dessas variáveis
 - Combinações de variáveis de estado e estádios ontogenéticos
Plântula (indivíduos com cotilédones)
 $x = \text{DAS}$
 - IPMs permitem descrever ciclos de vida complexos de forma mais simplificada do que MPMs

Modelo complexo

Onopordum iliricum

- Herbácea monocárpica (até 7 anos)
- Caule pode atingir 2 m de altura
- Nativa da Europa
- A reprodução é somente sexuada
- Amostragem de 1987 a 1992 (1144 ind.)
- Taxas demográficas dependem do tamanho e idade dos indivíduos

Ellner & Rees 2006

The American Naturalist 167:410-428



Regressões utilizadas para construir o kernel de projeção

Table 1: Statistical models and parameter estimates describing the demography of *Onopordum illyricum*

Demographic process	Model
Growth	$\bar{y} = 3.24(.12) + .056(.02)x$, variance about the growth curve, $\sigma^2 = 42.47 \exp(-.71\bar{y})$, $n = 808$, $P < .0001$
Survival probability	$\text{Logit}(s) = -1.42(.21) + q + 1.08(.12)x - 1.09(.32)a$, $n = 1,397$, $P < .0001$
Flowering probability	$\text{Logit}(p_f) = -24.01(3.23) + 2.91(.43)x + .84(.31)a$, $n = 721$, $P < .0001$
Fecundity (seeds per flowering plant)	$f_n = \exp(-11.84(4.43) + 2.27(.60)x)$, $n = 49$, $P < .0001$
Probability of seedling establishment	$p_e = .025$ (density-independent model) or $p_e \propto 1/S_t$ (density-dependent model)
Distribution of seedling size	Gaussian with mean = 1.06, variance = 3.37, truncated at 0, $n = 389$
Distribution of seedling quality	Gaussian with mean 0 and standard deviation $\sigma_s = .82(.37)$

Note: The models are functions of log rosette area x , age a , and individual quality q ; values in parentheses are standard errors of parameter estimates. The predicted values are the conditional mean \bar{y} and variance σ^2 of log size next year given current size, the survival probability s , flowering probability p_f , and fecundity f_n .

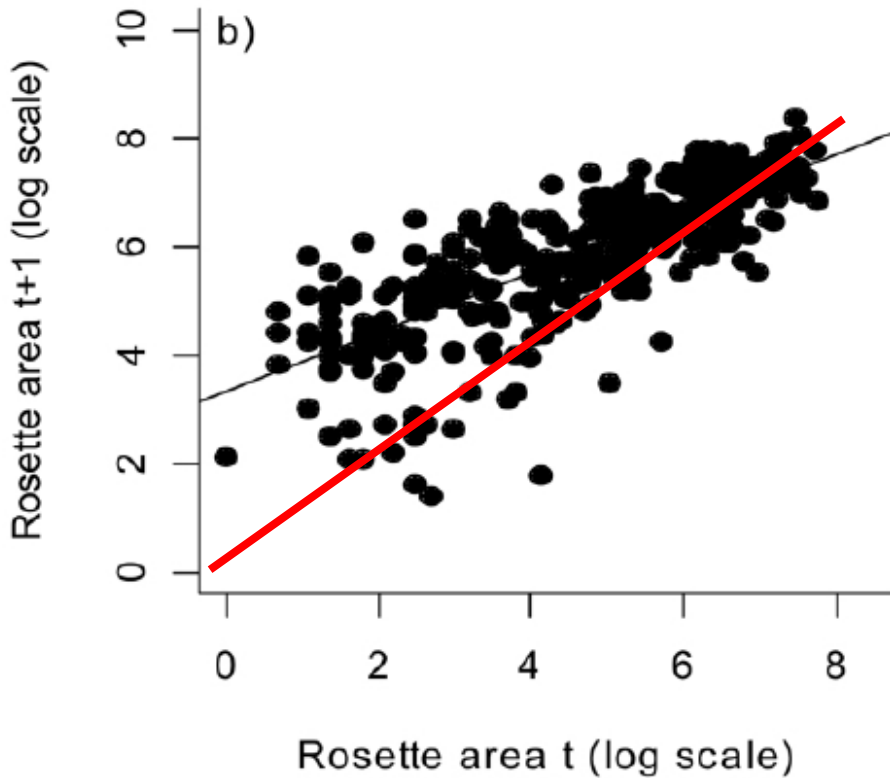
x – área da roseta

a – idade

q – qualidade do indivíduo

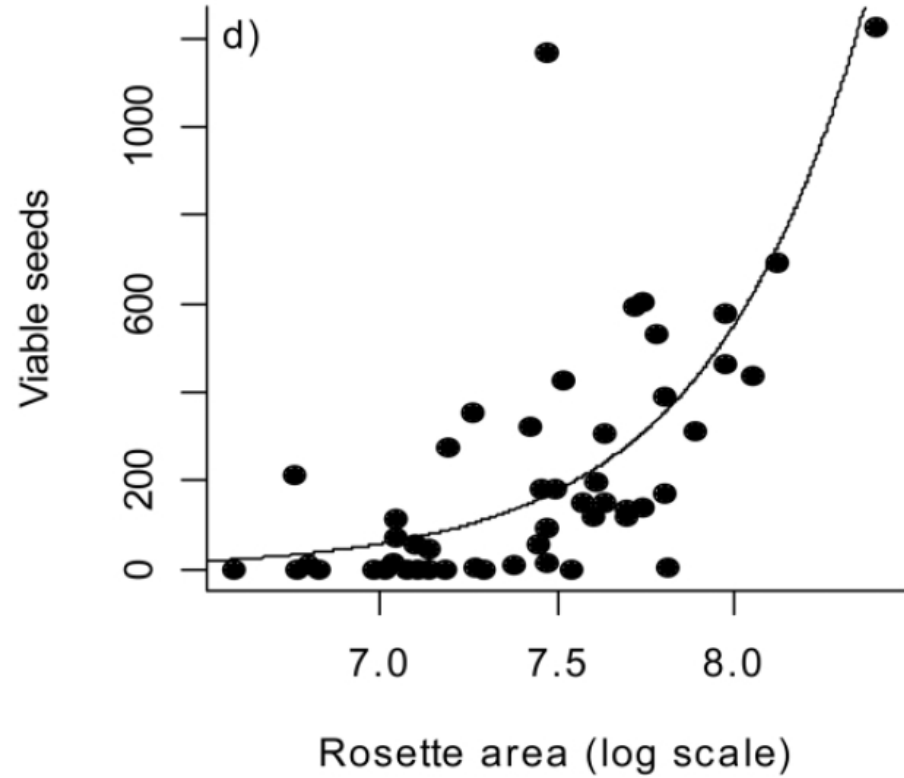
A qualidade (q) quantifica a variabilidade entre indivíduos, que reflete diferenças no microhábitat, como presença de competidores, condições abióticas, diferenças genéticas, etc.

Crescimento



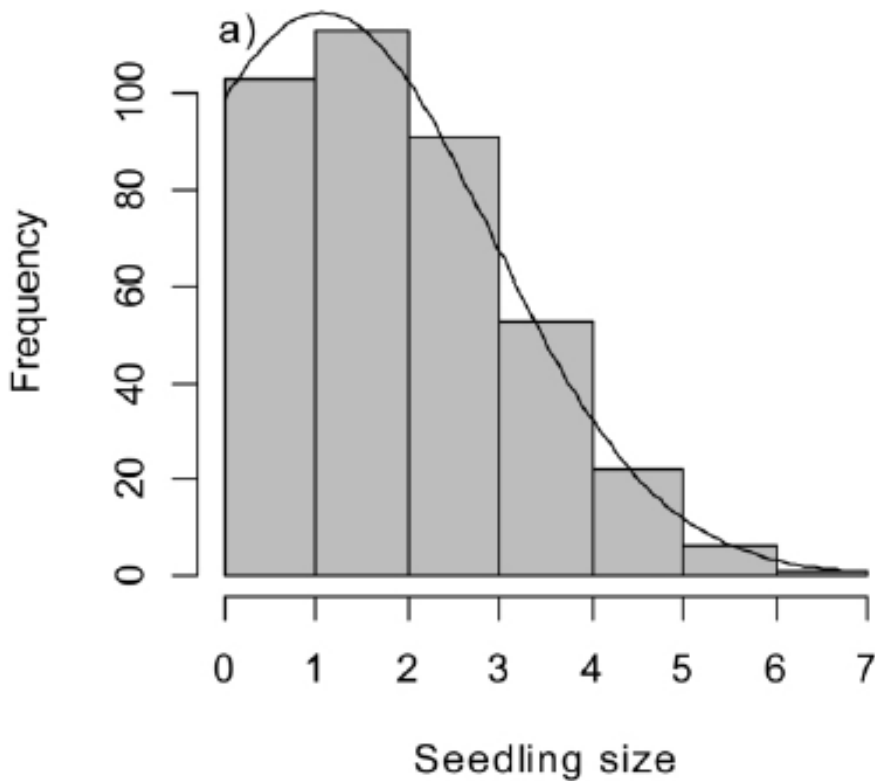
$$\bar{y} = 3.24(.12) + .056(.02)x$$

Fecundidade



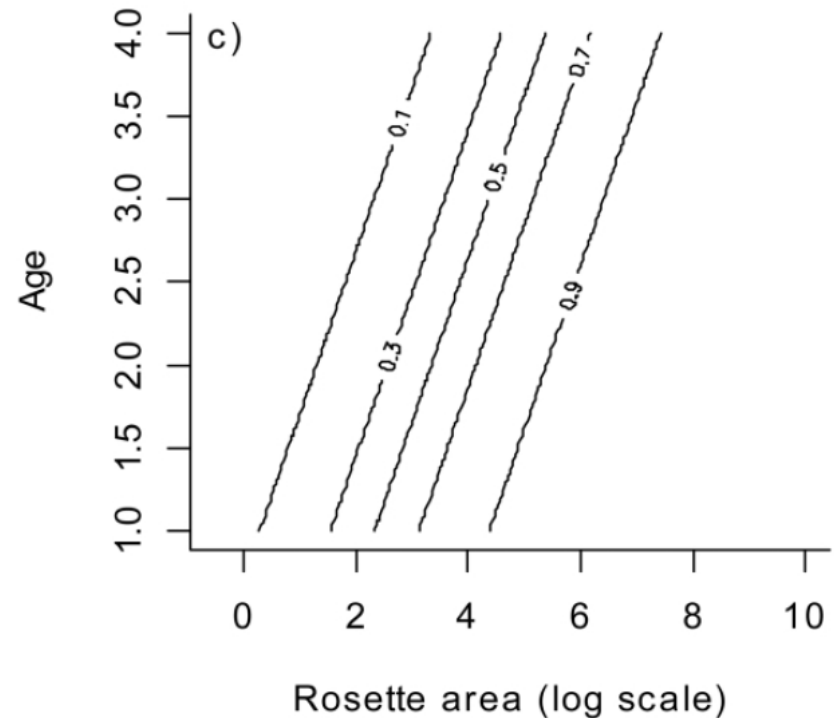
$$f_n = \exp(-11.84(4.43) + 2.27(.60)x)$$

Distribuição do tamanho das plântulas



Distribuição Gaussiana com
média = 1,06 e variância = 3,37

Sobrevivência em função do tamanho e idade das plantas



$$\text{Logit}(s) = -1.42(.21) + q + 1.08(.12)x - 1.09(.32)a$$

Projetar o tamanho populacional no futuro usando o IPM:

$$n(y, t + 1) = \int_L^U K(y, x) n(x, t) dx$$

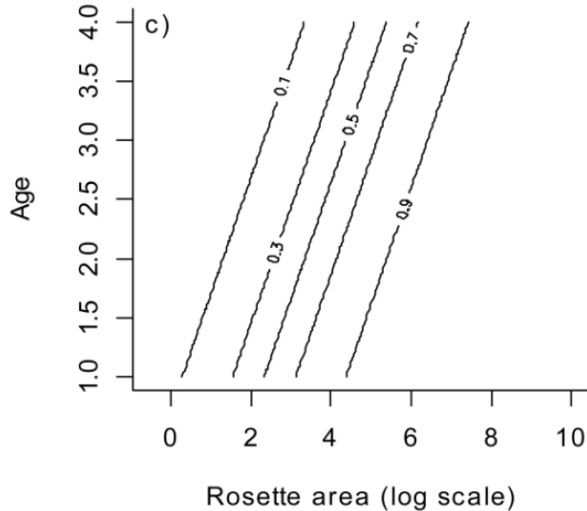
Kernel de projeção

Função de distribuição (x) que descreve a proporção de indivíduos do tamanho x, idade a e qualidade q no tempo t.

Construção do Kernel de projeção $K(y, x) = P(y, x) + F(y, x)$

Cálculo do $P(y, x)$, que é a probabilidade de sobrevivência e de crescimento do estado x para y :

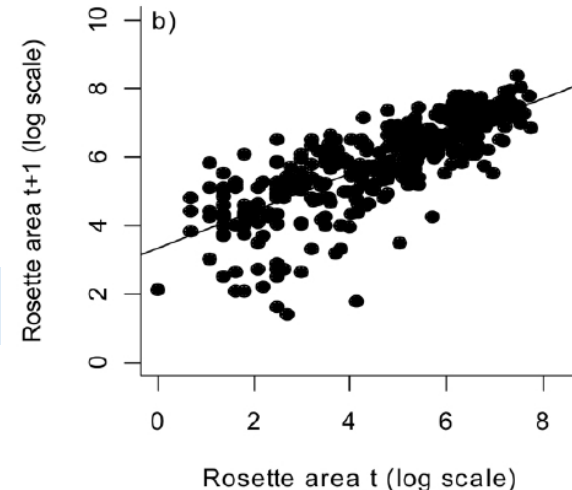
$$P_{a,k}(y, x) = s(x, a, q_k)[1 - p_f(x, a)]g(y, x)$$



Probabilidade de não reproduzir

$$\text{Logit}(p_f) = -24.01(3.23) + 2.91(.43)x + .84(.31)a$$

Se o ind. reproduzir ele morre!

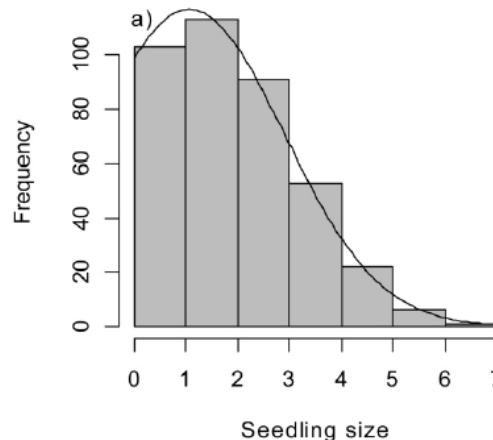


Construção do Kernel de projeção $K(y, x) = P(y, x) + F(y, x)$

Cálculo do $F(y, x)$, que é a taxa de produção de indivíduos do estado y por indivíduo do estado x :

$$F_{a,k,j}(y, x) = \alpha_j \varphi_0(y) S(x, a, k)$$

Proporção de plântulas na classe de qualidade j



Número de plântulas produzidas por reprodutivo da idade a , tamanho x e classe de qualidade k no ano t .

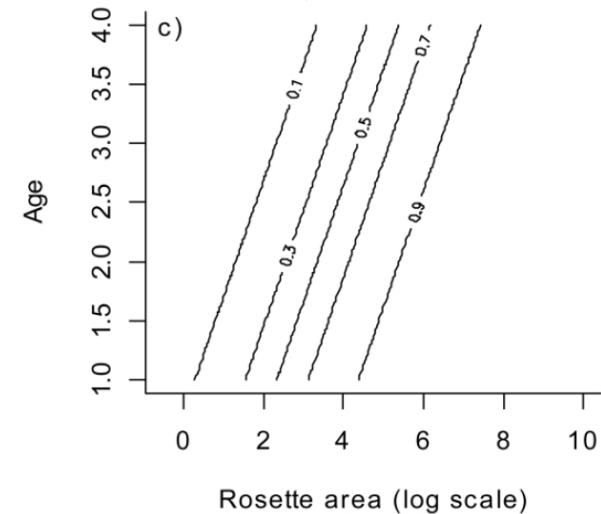
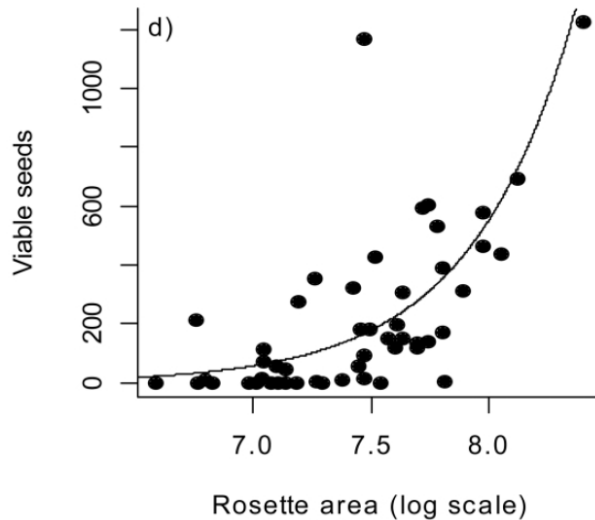
Número de plântulas produzidas por reprodutivo

$$S(x, a, k) = p_e f_n(x) p_f(x, a) s(x, a, q_k)$$

probabilidade de estabelecimento das plântulas ($p_e = 0,025$)

Probabilidade de reproduzir

$$\text{Logit}(p_f) = -24.01(3.23) + 2.91(.43)x + .84(.31)a$$



Implementando o kernel

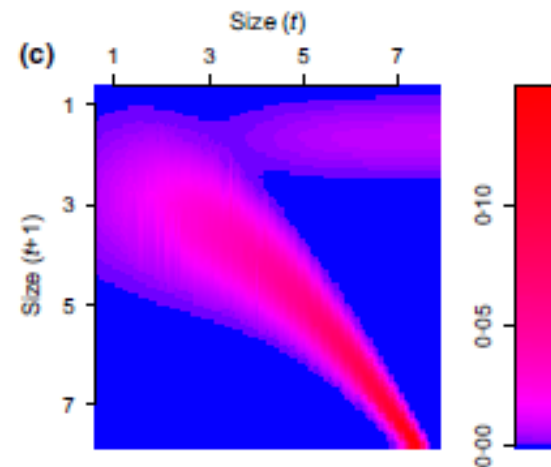
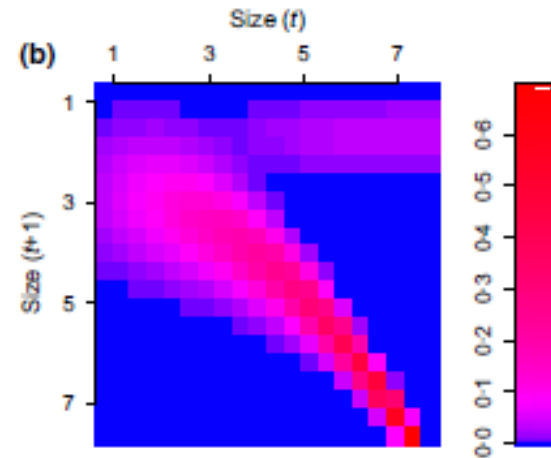
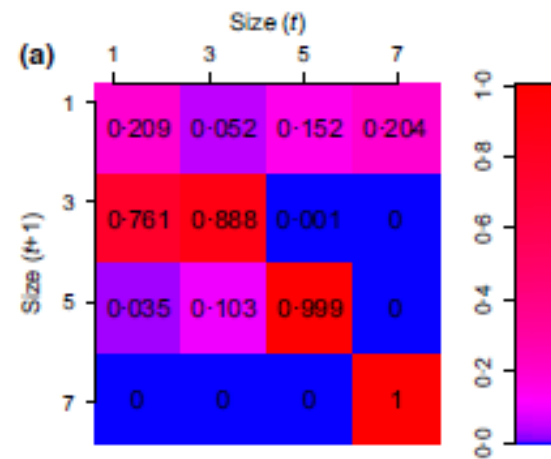
$$n(y, t + 1) = \int_L^U K(y, x) n(x, t) dx$$

- Ao invés de resolver a equação integral, podemos gerar uma matriz com categorização fina (reduzir o tamanho do pixel)
- *Midpoint rule* – a amplitude dos tamanhos (L a U) dos ind. será dividida em m categorias de amplitude h

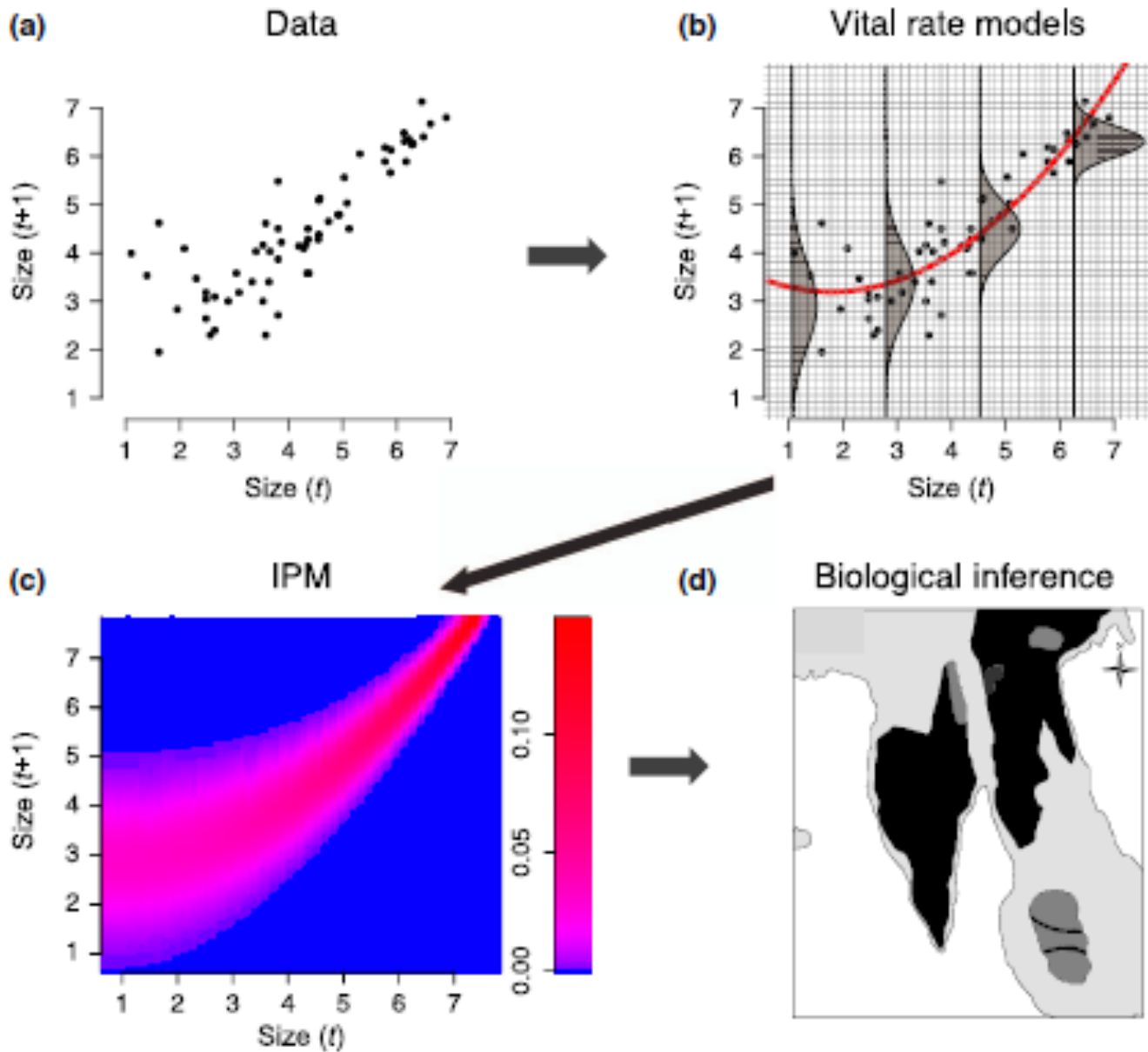
$$h = (U-L)/m$$
- m é definido pelo usuário
- A matriz K (ou kernel) é construída usando as regressões de crescimento, sobrevivência e fecundidade

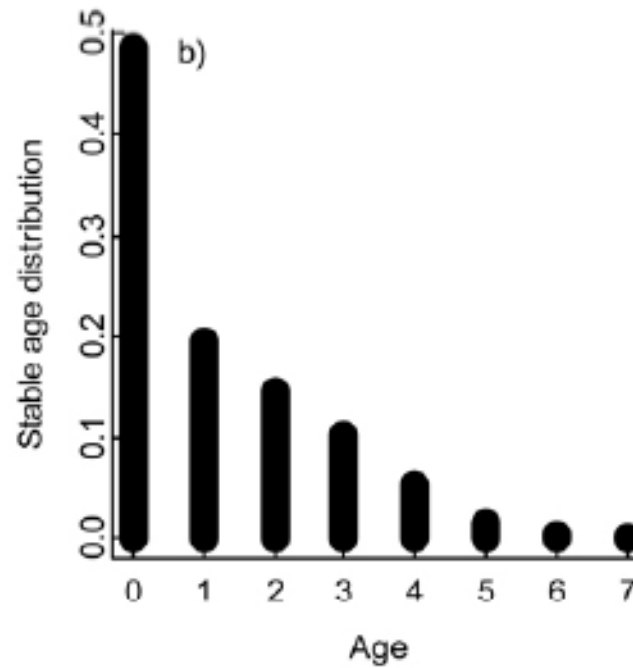
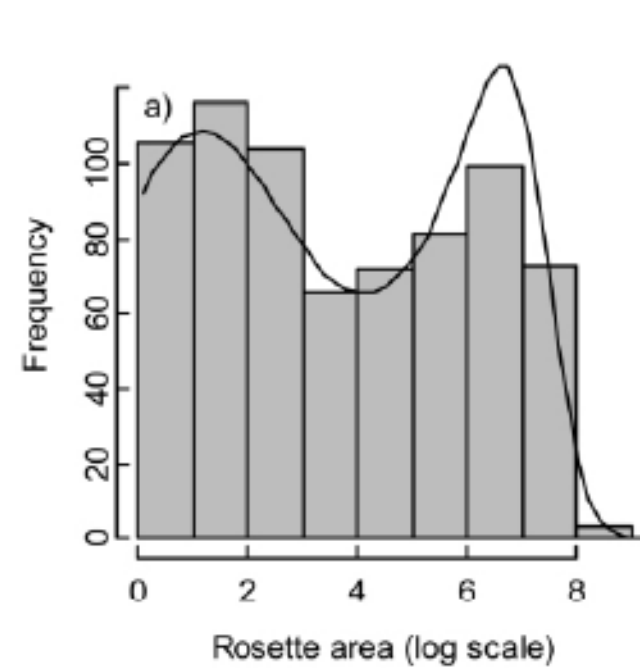
$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{K}\mathbf{n}(t)$$

- Calcular todos os parâmetros de um MPM normal (lambda, estrutura estável, valor reprodutivo, sensibilidade, elasticidade, LTRE, etc).

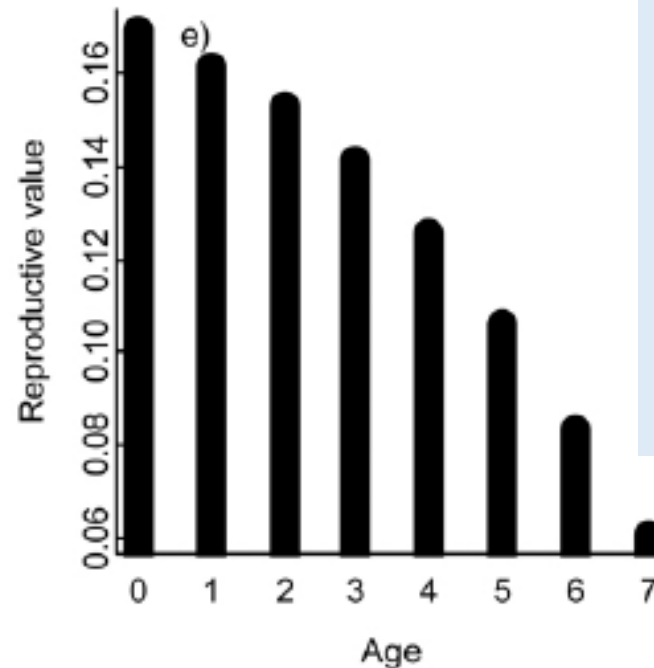
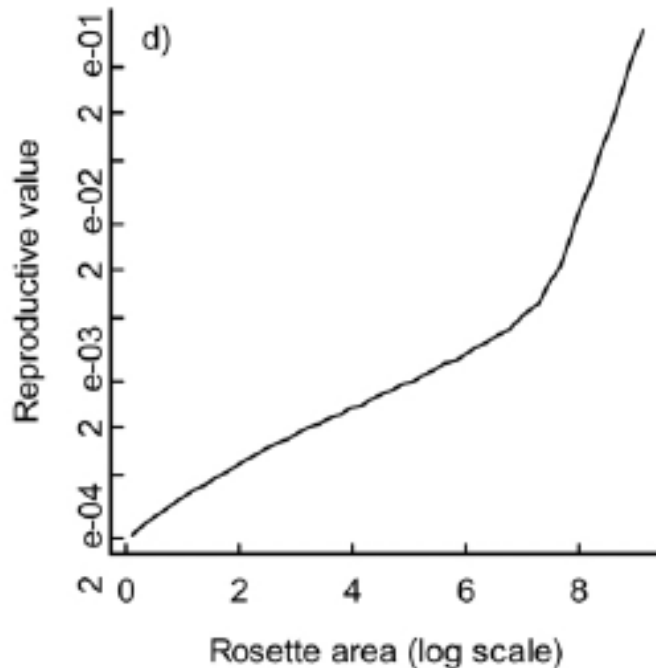


Implementando o IPM





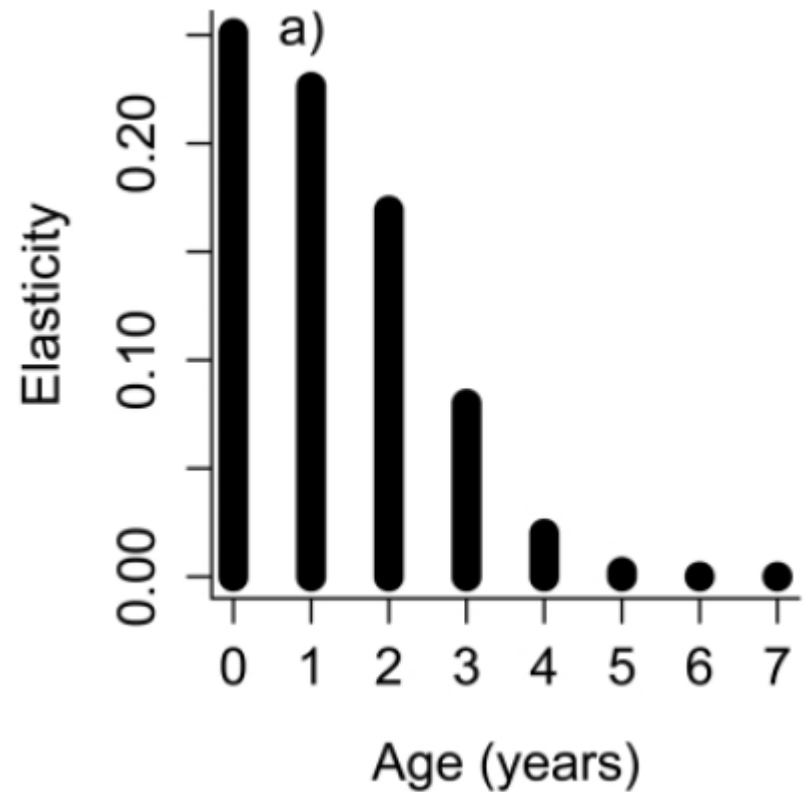
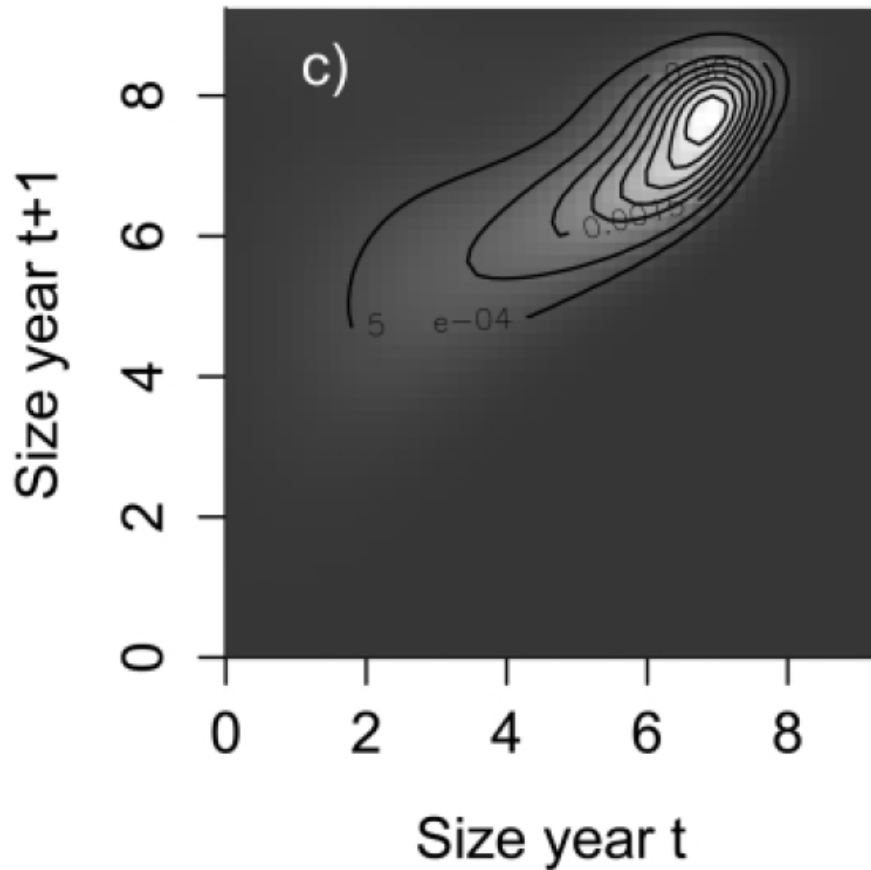
2 variáveis de estado:
tamanho e idade



O valor reprodutivo aumenta com o tamanho, pois ind. maiores possuem maior atividade reprodutiva, mas diminui com a idade, pois os ind. morrem após a reprodução.

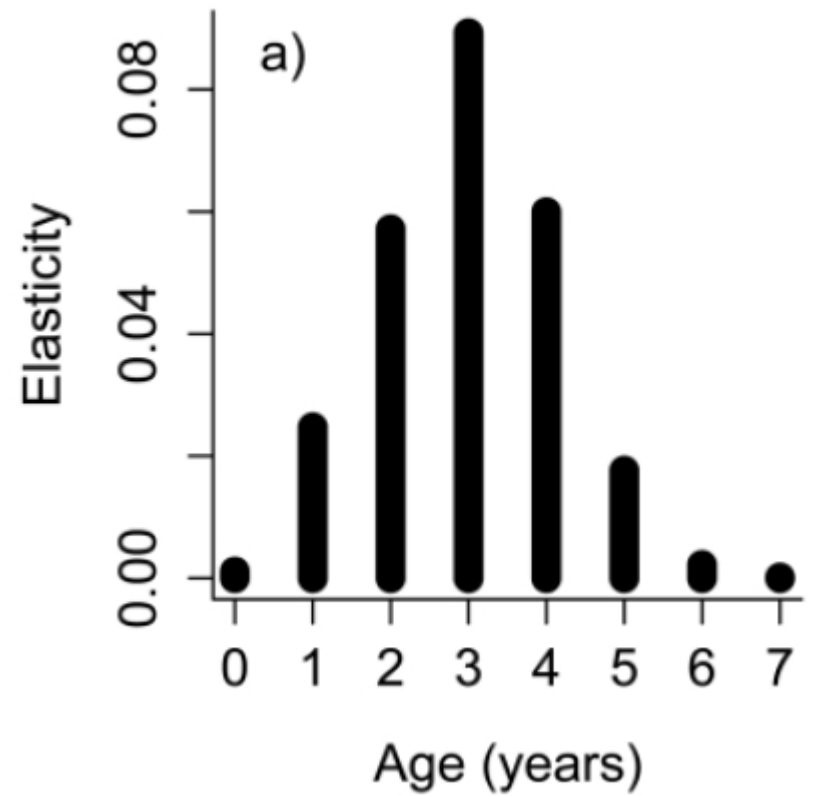
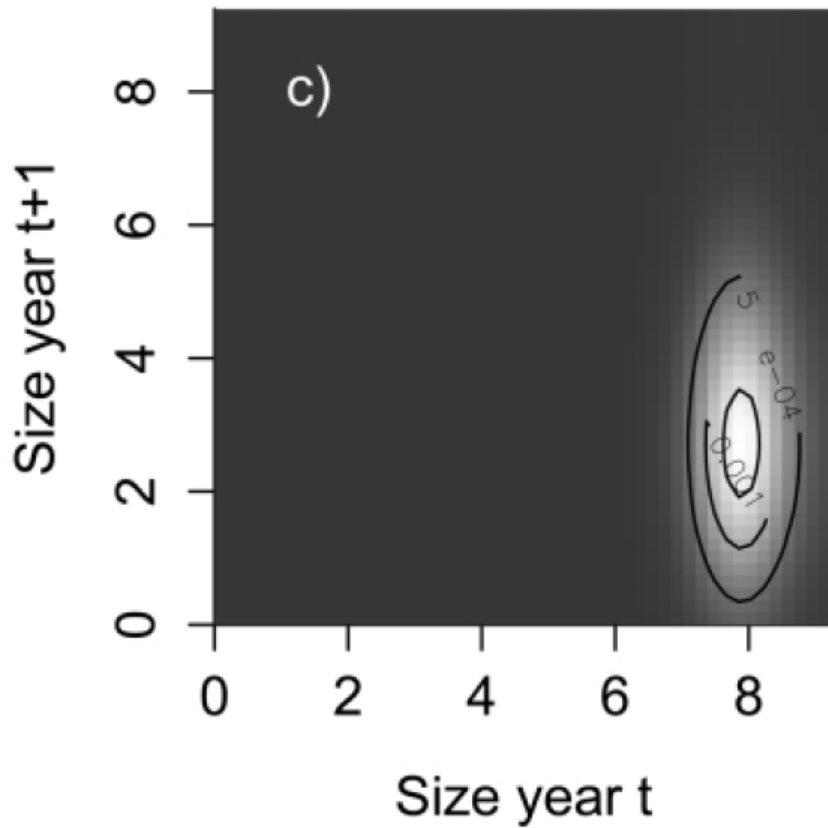
Elasticidade de lambda

Sobrevivência e crescimento 75%



Elasticidade de lambda

Reprodução = 25%



Incorporando variáveis ambientais ao IPM

Ecology, 92(1), 2011, pp. 75–85
© 2011 by the Ecological Society of America

Climate influences the demography of three dominant sagebrush steppe plants

HARMONY J. DALGLEISH,^{1,4} DAVID N. KOONS,¹ MEVIN B. HOOTEN,² COREY A. MOFFET,³ AND PETER B. ADLER¹

¹*Department of Wildland Resources and the Ecology Center, Utah State University, 5230 Old Main Hill, Logan, Utah 84322 USA*

²*Department of Mathematics and Statistics, Utah State University, 3900 Old Main Hill, Logan, Utah 84322 USA*

³*USDA-ARS, U.S. Sheep Experiment Station, 19 Office Loop, Dubois, Idaho 83423 USA*

Objetivo do estudo:

Quais são os efeitos das variáveis climáticas nas taxas demográficas?

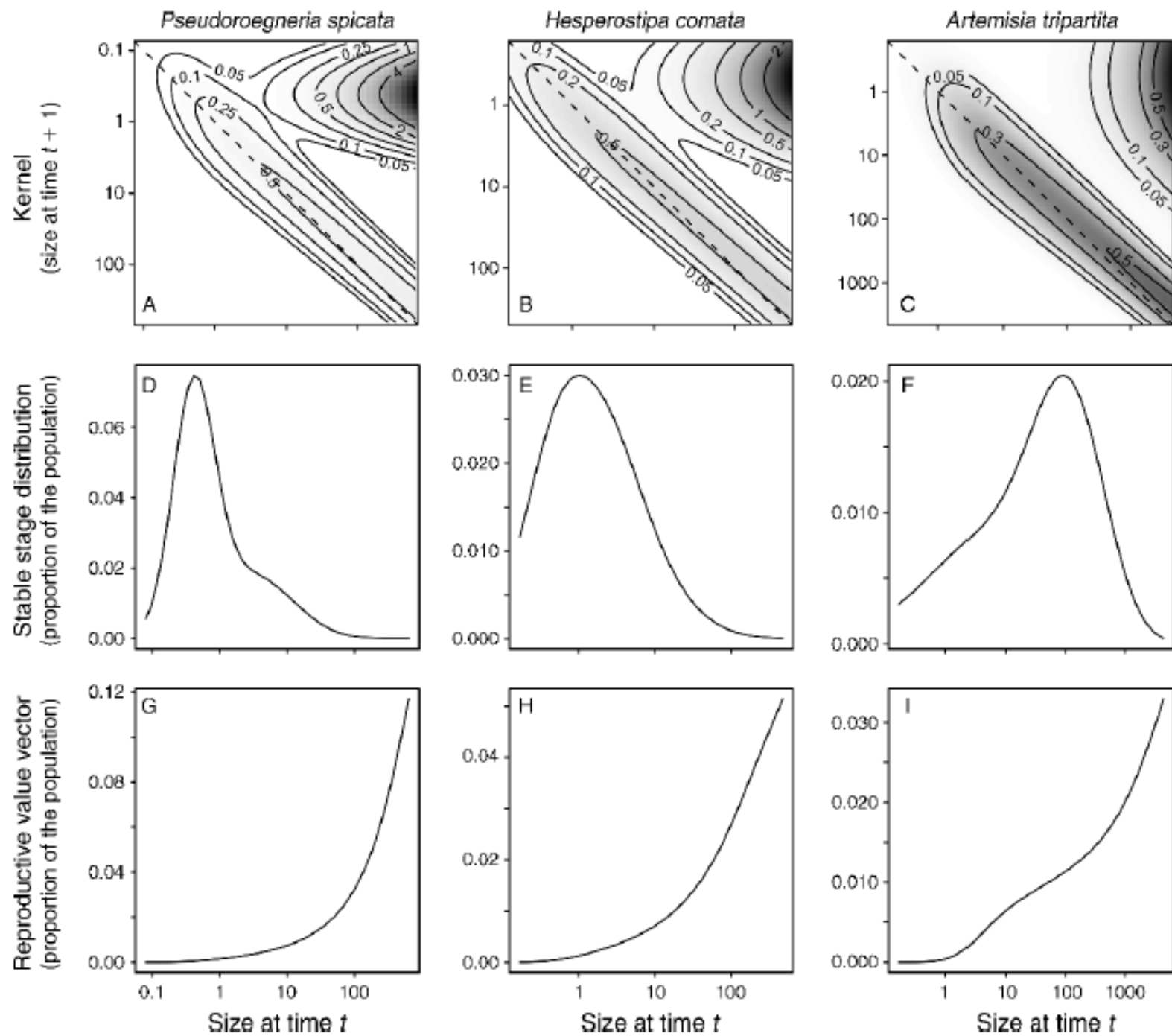
U.S. Sheep Experiment Station em Idaho, USA



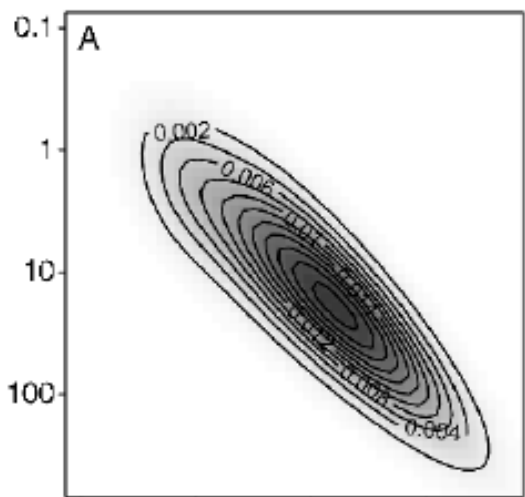
Pantógrafo usado para mapear a cobertura dos ind. de 3 spp. em 26 parcelas de 1 x 1 m de 1926 a 1956. Dados climáticos obtidos na estação climatológica dentro da área de estudo

Regressões entre variáveis climáticas e sobrevivência/crescimento para cada espécie

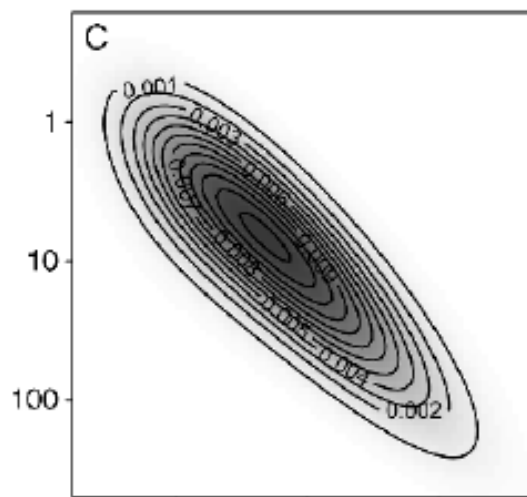
Species and vital rate	Candidate climate variables	Final model	Mean (variance) parameter estimates	D
<i>Pseudoroegneria spicata</i>				
Survival ($n = 6913$)	winter ppt (1), mean winter temp (1), Feb + Mar snow (1), Feb + Mar temp (1), Feb + Mar ppt (1)	$\text{logit}[s(x, \theta_{T_{\text{win1},t}}, \theta_{\text{snow}_{\text{WM1},t}})]$ $= \beta_{T_{\text{win1}}} \theta_{T_{\text{win1},t}} + \beta_{\text{snow}_{\text{WM1}}} \theta_{\text{snow}_{\text{WM1},t}}$ $+ \beta_{T_{\text{win1}} \times \text{snow}_{\text{WM1}}} \theta_{T_{\text{win1},t}} \theta_{\text{snow}_{\text{WM1},t}}$ $+ \varepsilon_t$	$\beta_{0,t} = 1.18 (0.43),$ $\beta_{s,t} = 1.79 (0.13),$ $\beta_{\text{snow}_{\text{WM1}}} = 0.01 (0.02),$ $\beta_{T_{\text{win1}}} = 0.22 (0.07),$ $\beta_{T_{\text{win1}} \times \text{snow}_{\text{WM1}}} = -0.005 (0.003)$	0.11
Growth ($n = 4500$)	summer ppt (2), fall ppt (2), mean fall temp (2), mean summer temp (2)	$\mu_g(x, \theta_{T_{\text{sum2},t}}, \theta_{\text{ppt}_{\text{sum2},t}})$ $= \beta_{T_{\text{sum2}}} \theta_{T_{\text{sum2},t}} + \beta_{\text{ppt}_{\text{sum2}}} \theta_{\text{ppt}_{\text{sum2},t}}$ $+ \varepsilon_{x,t}$	$\beta_{0,t} = 0.30 (0.13),$ $\beta_{s,t} = 0.89 (0.02),$ $\beta_{T_{\text{sum2}}} = -0.10 (0.04),$ $\beta_{\text{ppt}_{\text{sum2}}} = -0.001 (0.001)$	0.04
<i>Hesperostipa comata</i>				
Survival ($n = 3706$)	winter ppt (1), mean winter temp (1), Feb + Mar snow (1), Feb + Mar temp (1), Feb + Mar ppt (1)	$\text{logit}[s(x, \theta_{T_{\text{win1},t}}, \theta_{\text{snow}_{\text{WM1},t}})]$ $= \beta_{T_{\text{win1}}} \theta_{T_{\text{win1},t}} + \beta_{\text{snow}_{\text{WM1}}} \theta_{\text{snow}_{\text{WM1},t}}$ $+ \beta_{T_{\text{win1}} \times \text{snow}_{\text{WM1}}} \theta_{T_{\text{win1},t}} \theta_{\text{snow}_{\text{WM1},t}}$ $+ \varepsilon_t$	$\beta_{0,t} = 1.64 (0.33),$ $\beta_{s,t} = 1.52 (0.12),$ $\beta_{\text{snow}_{\text{WM1}}} = 0.02 (0.009),$ $\beta_{T_{\text{win1}}} = 0.24 (0.05),$ $\beta_{T_{\text{win1}} \times \text{snow}_{\text{WM1}}} = -0.003 (0.001)$	0.07
Growth ($n = 2552$)	summer ppt (2), spring ppt (1 and 2), mean summer temp (2), mean spring temp (1 and 2), previous year's ppt (-1)	$\mu_g(x, \theta_{\text{ppt}_{t-1,t}}, \theta_{T_{\text{spr2},t}}, \theta_{\text{ppt}_{\text{spr2},t}})$ $= \beta_{\text{ppt}_{t-1}} \theta_{\text{ppt}_{t-1,t}} + \beta_{T_{\text{spr2}}} \theta_{T_{\text{spr2},t}}$ $+ \beta_{\text{ppt}_{\text{spr2}}} \theta_{\text{ppt}_{\text{spr2},t}}$ $+ \beta_{T_{\text{spr2}} \times \text{ppt}_{\text{spr2}}} \theta_{T_{\text{spr2},t}} \theta_{\text{ppt}_{\text{spr2},t}} + \varepsilon_{x,t}$	$\beta_{0,t} = 5.78 (3.03),$ $\beta_{s,t} = 0.87 (0.03),$ $\beta_{\text{ppt}_{t-1}} = 0.004 (0.0008),$ $\beta_{T_{\text{spr2}}} = -0.58 (0.29),$ $\beta_{\text{ppt}_{\text{spr2}}} = -0.07 (0.04),$ $\beta_{T_{\text{spr2}} \times \text{ppt}_{\text{spr2}}} = 0.006 (0.003)$	0.10
<i>Artemisia tripartita</i>				
Survival ($n = 1732$)	previous year's ppt (-1)	$\text{logit}[s(x, \theta_{\text{ppt}_{t-1,t}})]$ $= \beta_{\text{ppt}_{t-1}} \theta_{\text{ppt}_{t-1,t}}$ $+ \beta_{\text{ppt}_{t-1} \times x} \theta_{\text{ppt}_{t-1,t}} x + \varepsilon_t$	$\beta_{0,t} = -1.97 (1.04),$ $\beta_{s,t} = 1.77 (0.29),$ $\beta_{\text{ppt}_{t-1}} = 0.005 (0.004),$ $\beta_{\text{ppt}_{t-1} \times x} = -0.004 (0.001)$	0.05
Growth ($n = 1024$)	summer ppt (1), winter ppt (2), mean summer temp (1), mean winter temp (2)	$\mu_g(x, \theta_{\text{ppt}_{\text{win2},t}}, \theta_{T_{\text{sum1},t}}, \theta_{\text{ppt}_{\text{sum1},t}})$ $= \beta_{\text{ppt}_{\text{win2}}} \theta_{\text{ppt}_{\text{win2},t}} + \beta_{T_{\text{sum1}}} \theta_{T_{\text{sum1},t}}$ $+ \beta_{\text{ppt}_{\text{sum1}}} \theta_{\text{ppt}_{\text{sum1},t}}$ $+ \beta_{T_{\text{sum1}} \times \text{ppt}_{\text{sum1}}} \theta_{T_{\text{sum1},t}} \theta_{\text{ppt}_{\text{sum1},t}}$ $+ \varepsilon_{x,t}$	$\beta_{0,t} = -10.91 (2.68),$ $\beta_{s,t} = 0.87 (0.06),$ $\beta_{\text{ppt}_{\text{win2}}} = 0.008 (0.002),$ $\beta_{T_{\text{sum1}}} = 0.59 (0.14),$ $\beta_{\text{ppt}_{\text{sum1}}} = 0.10 (0.03),$ $\beta_{T_{\text{sum1}} \times \text{ppt}_{\text{sum1}}} = -0.006 (0.001)$	0.08



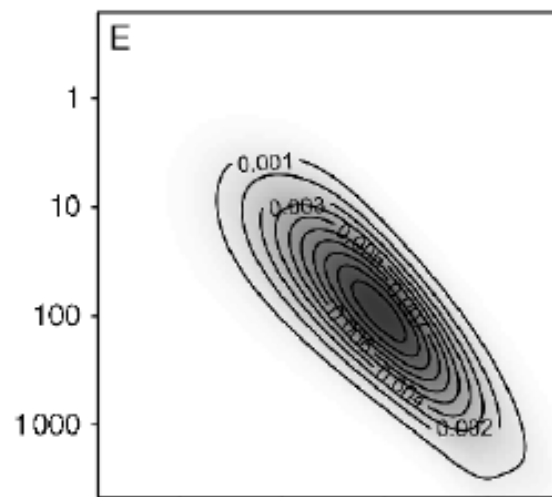
Pseudoroegneria spicata



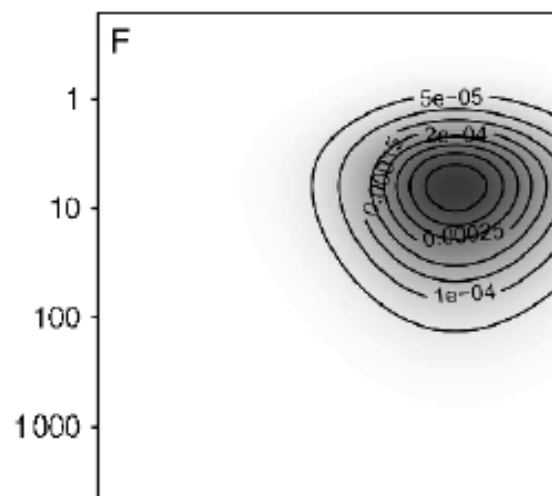
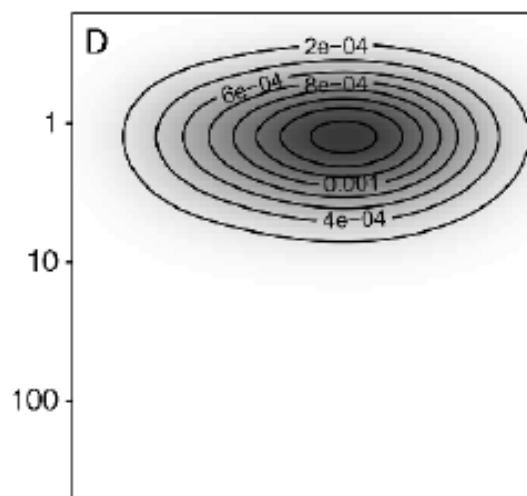
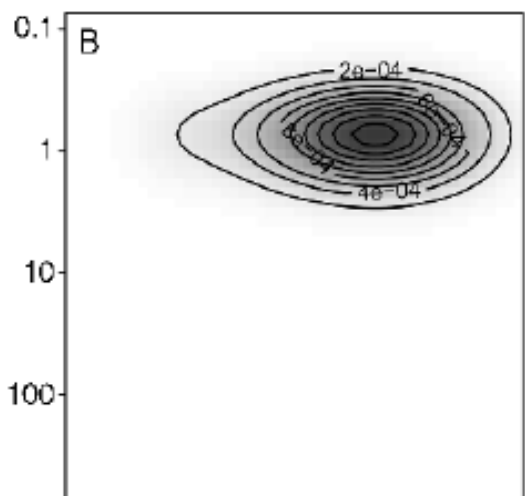
Hesperostipa comata



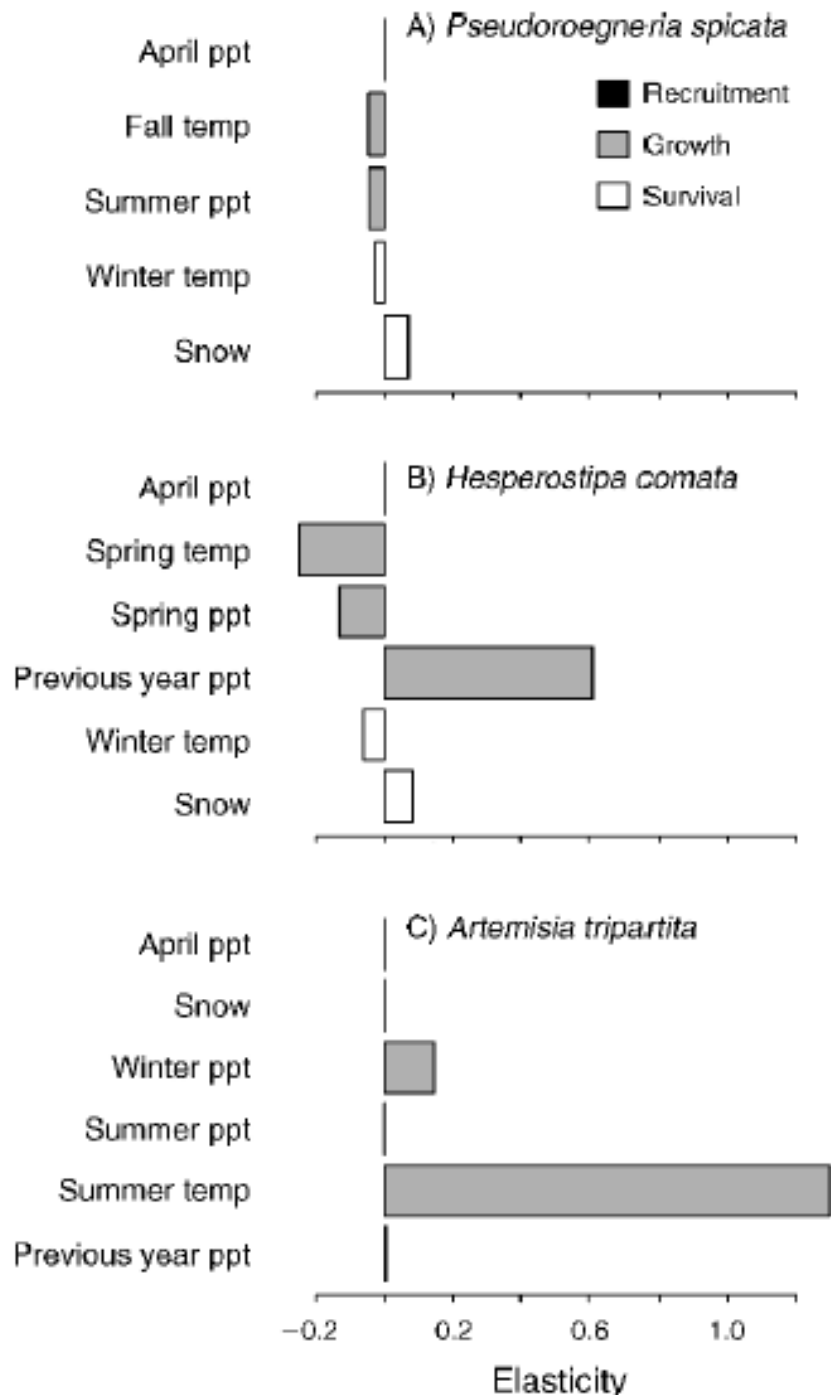
Artemisia tripartita



Survival + growth elasticities (size at time $t + 1$)



Recruitment elasticities (size at time $t + 1$)



LTRE (variação do lambda entre anos)

- O lambda de *H. comata* e *A. tripartita* são muito influenciados pelas condições climáticas, que influenciam a sobrevivência e crescimento dos inds.
- ***H. comata***: A temperatura e precipitação na primavera influenciam negativamente o lambda, enquanto que a precipitação influencia positivamente o lambda
- ***A. tripartita***: Precipitação no inverno e temperatura no verão influenciam positivamente o lambda

Comparando populações com IPMs

Reports

Ecology, 95(12), 2014, pp. 3237–3243
© 2014 by the Ecological Society of America

Effect of mutualist partner identity on plant demography

EMILIO M. BRUNA,^{1,2,6,7} THIAGO J. IZZO,^{3,6} BRIAN D. INOUE,^{4,6} AND HERALDO L. VASCONCELOS^{5,6}

¹*Department of Wildlife Ecology and Conservation, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-0430 USA*

²*Center for Latin American Studies, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-5530 USA*

³*Universidade Federal do Mato Grosso, I.B., Departamento de Botânica e Ecologia, Avenida Fernando Correia da Costa, s/n, Cuiabá, MT 78060 900 Brazil*

⁴*Department of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, Florida 32306-4295 USA*

⁵*Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia (UFU), C.P. 593, 38400 902, Uberlândia, MG Brazil*

⁶*Biological Dynamics of Forest Fragments Project, (INPA-STRI), C.P. 478, Manaus, AM 69011 970 Brazil*

Maieta guianensis



Crematogaster laevis



Pheidole minutula



- Arbusto de sobosque, com altura de até 1,5 m
- Produz domáceas nas folhas
- Plantas adultas possuem uma colônia de apenas uma espécie de formiga

• **Resultados de trabalhos prévios:**

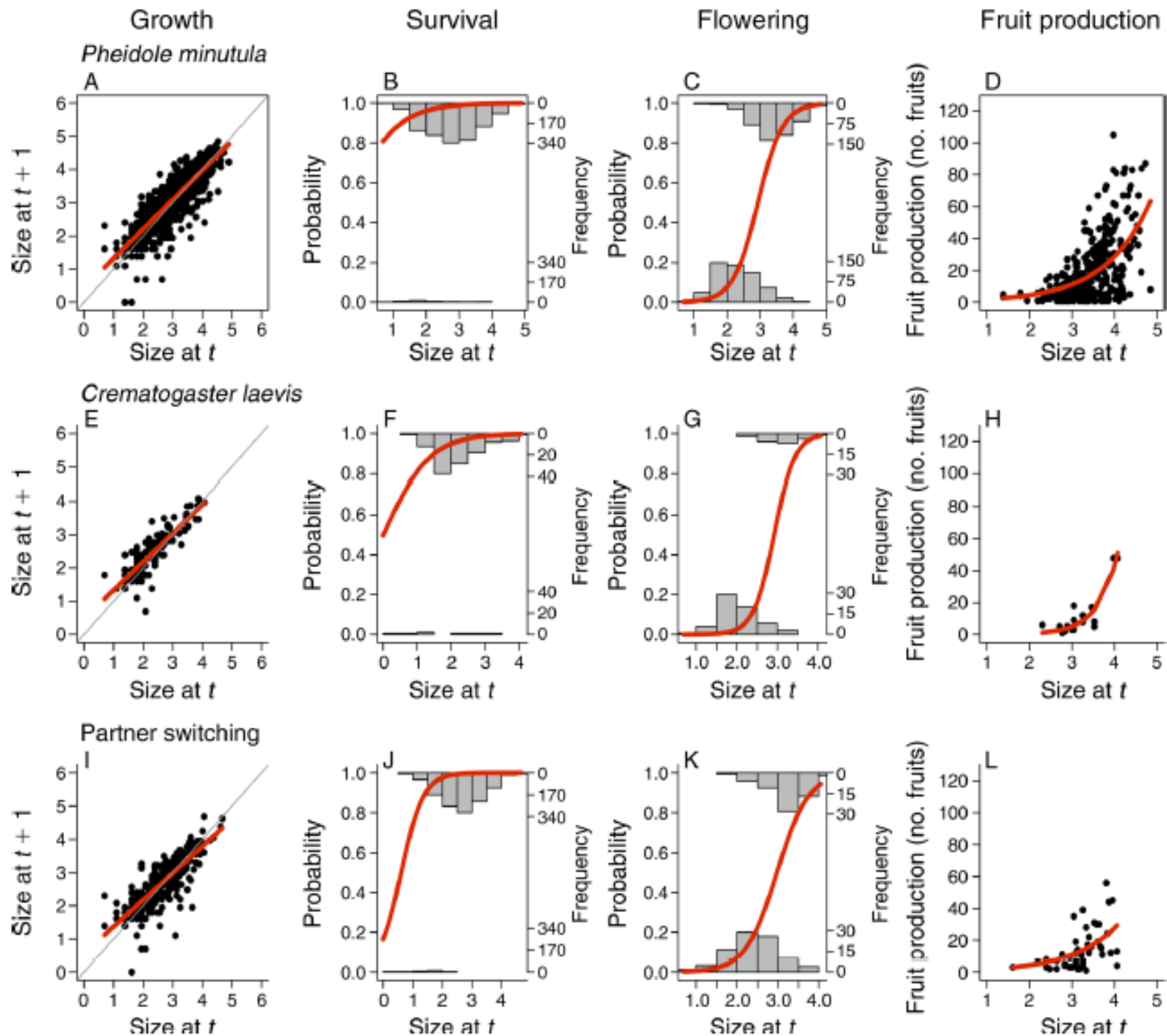
- 1 – Plantas com colônias de *C. laevis* são menores do que as colonizadas por *P. minutula*
- 2 – Plantas sem colônias são severamente desfolhadas e possuem altas taxas de mortalidade

• **Hipóteses testadas:**

- 1 – Populações contendo plantas colonizadas por *P. minutula* possuem λ maior que populações colonizadas por *C. laevis*.
- 2 – Populações que alternam a espécie de formiga colonizadora terão valor intermediário de λ .

• **Métodos:**

- 498 plantas amostradas no total
- 42 colonizadas por *C. laevis*
- 398 por *P. minutula*
- 58 que alternaram a espécie de formiga



Resultados do estudo

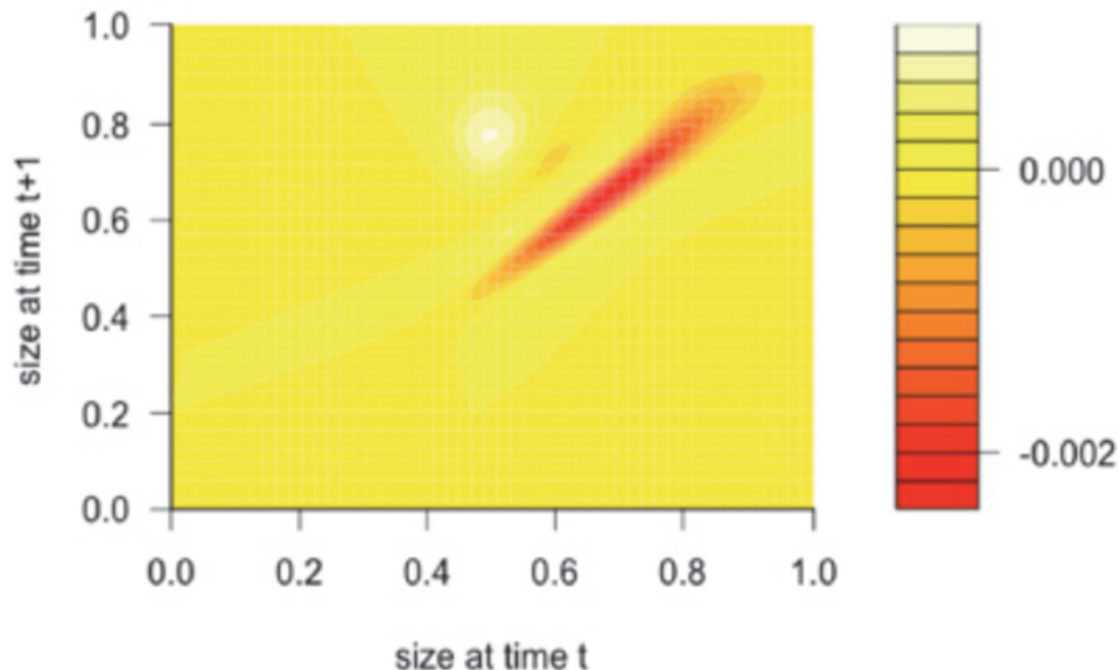
TABLE 1. Asymptotic growth rates (λ) and 95% confidence intervals (in parentheses) of hypothetical *Maieta guianensis* populations with different mutualist ant partners.

Mutualist partner	λ
Always occupied by <i>Pheidole minutula</i>	1.23 (1.21–1.25)
Always occupied by <i>Crematogaster laevis</i>	1.16 (1.04–1.24)
Occupied every survey; partner changed at least once	1.15 (1.008–1.21)

A hipótese foi parcialmente confirmada, pois o lambda da população com *P. minutula* foi maior que *C. laevis*.

Resultado da LTRE: A diferença no lambda foi principalmente causada por menor permanência de indivíduos de tamanho entre 0.5 e 0.9 em *C. laevis* do que em *P. minutula*

Pheidole minutula vs. *Crematogaster laevis*

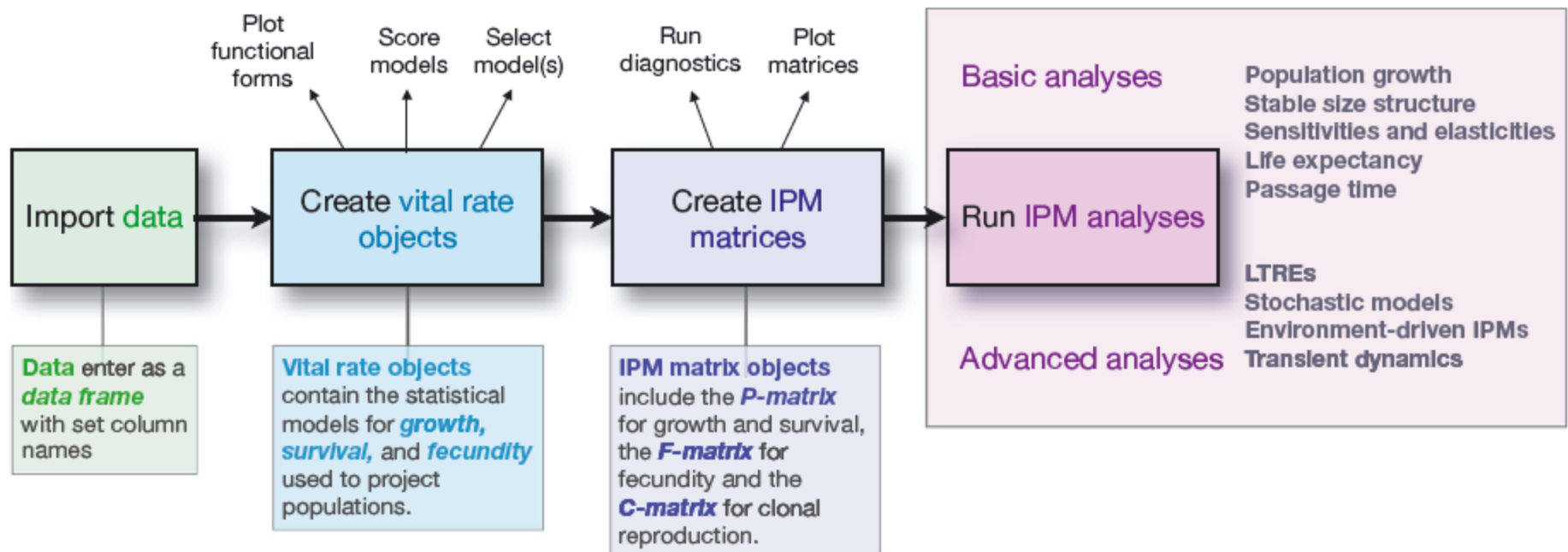


APPLICATION

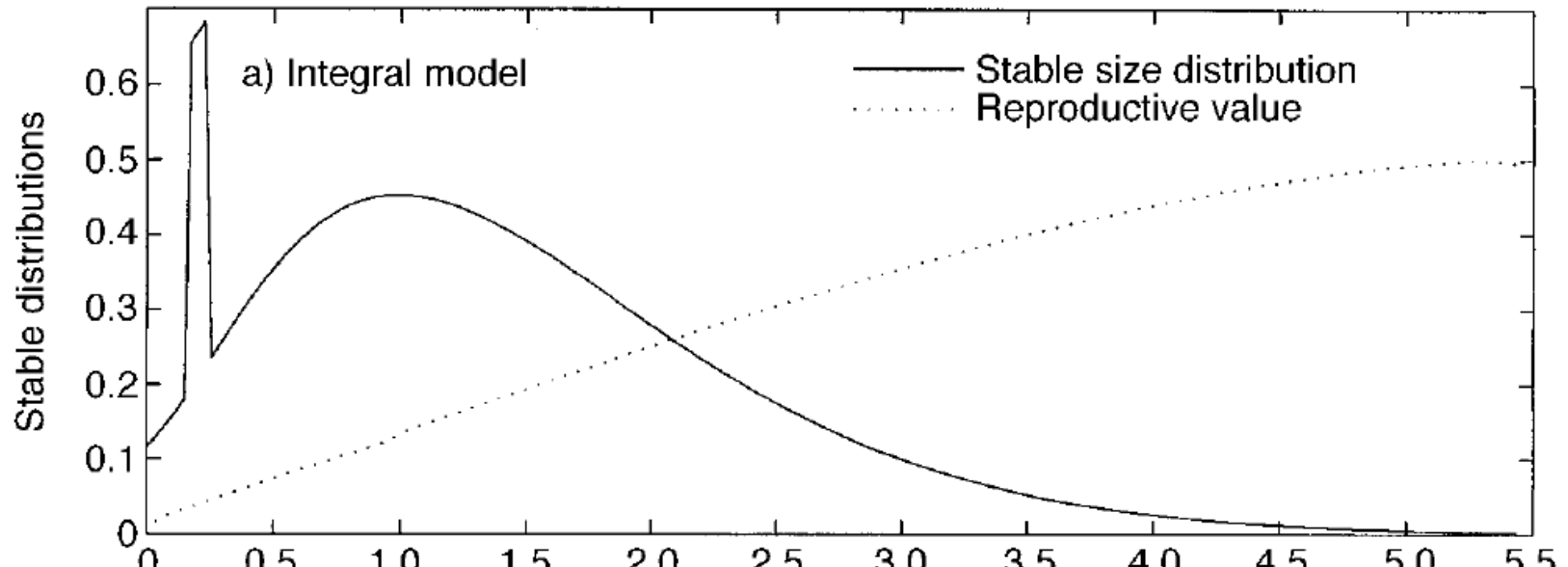
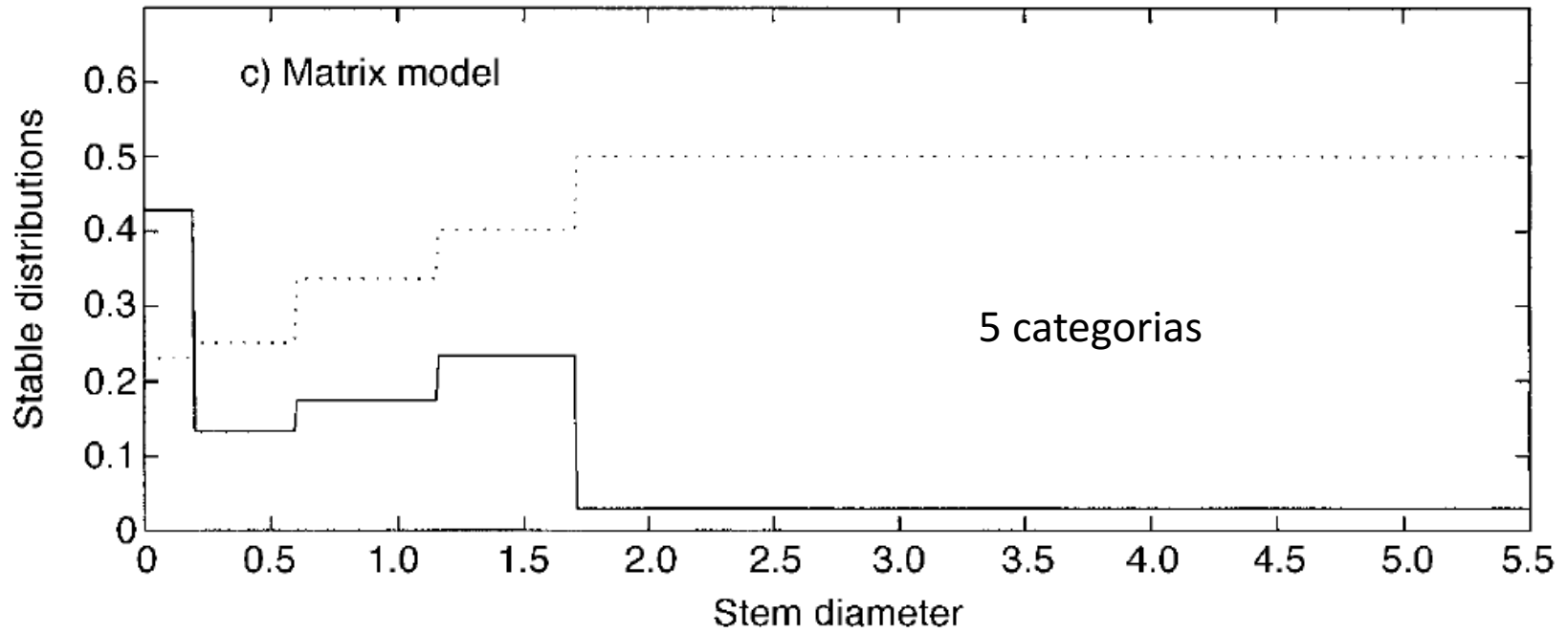
IPMpack: an R package for integral projection models

C. Jessica E. Metcalf^{1*}, Sean M. McMahon², Roberto Salguero-Gómez³ and Eelke Jongejans⁴

¹Department of Zoology, Oxford University, Oxford, OX1 3PS, UK; ²Smithsonian Environmental Research Center, Edgewater, MD, 21307-0028, USA; ³Max Planck Institute for Demographic Research, Evolutionary Biodemography Laboratory, Konrad Zuse Straße 1, 18057 Rostock, Germany; and ⁴Institute for Water and Wetland Research, Department of Animal Ecology and Ecophysiology, Radboud University Nijmegen, Heyendaalseweg 135, 6525 AJ Nijmegen, The Netherlands

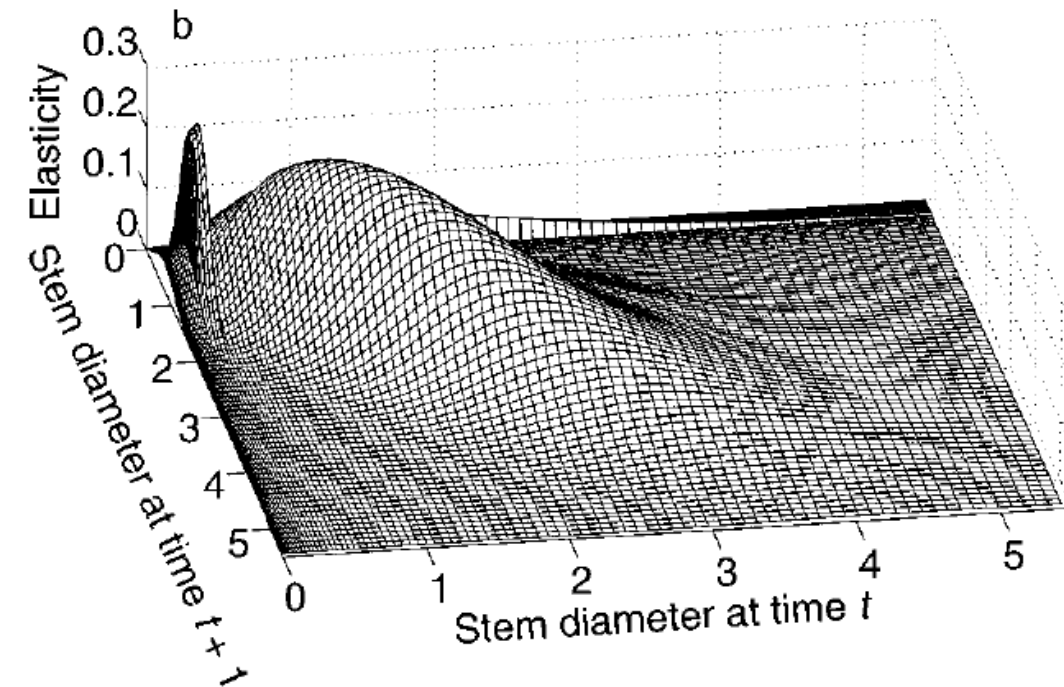


IPM vs MPM



IPM vs MPM

A elasticidade calculado pelo IPM geralmente tem resultado muito diferente da elasticidade calculada pelo MPM, pois a elasticidade é muito influenciada pelo tempo que os ind. permanecem na classe. No MPM as classes são determinadas arbitrariamente.



	Size class at time t				
Size class at time $t + 1$	0.055	0.027	0.023	0.014	0.013
	0.024	0.009	0.009	0.014	0.004
	0.032	0.017	0.068	0.063	0.010
	0.013	0.005	0.074	0.132	0.076
	0.008	0.004	0.017	0.076	0.213

IPM vs MPM

IPM facilita o uso de modelos não-lineares

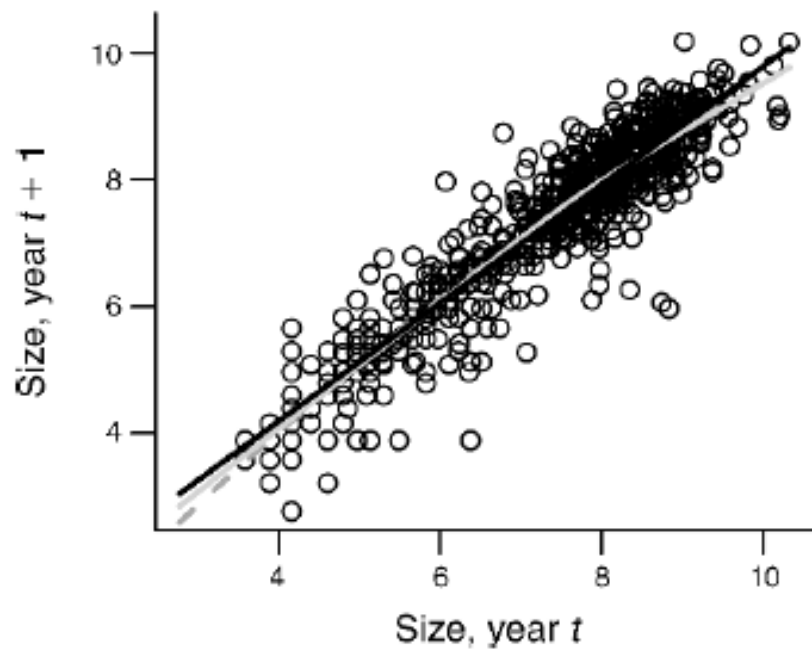
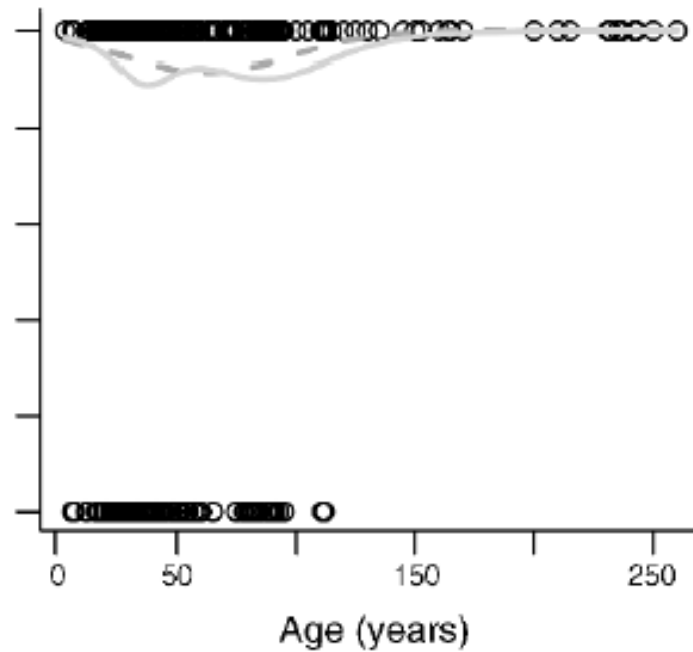
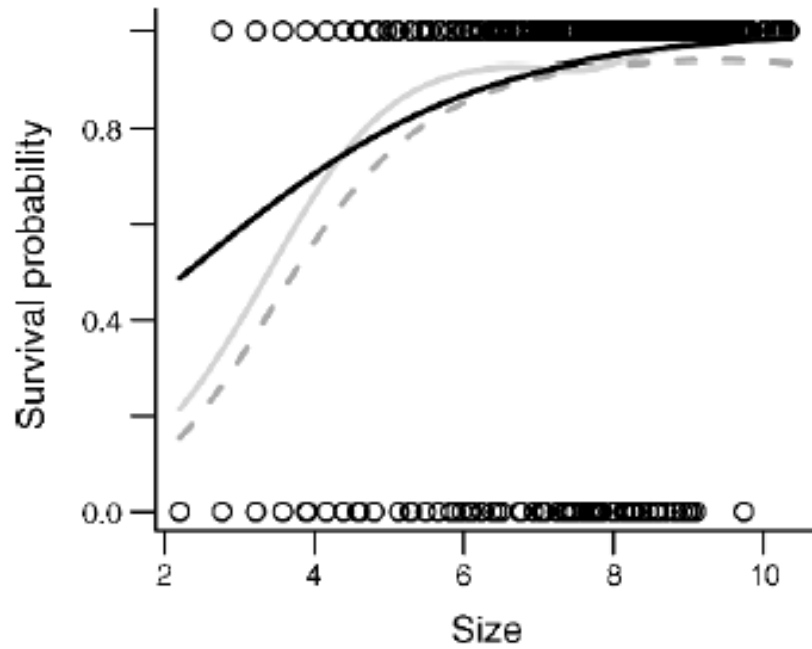
Vital rate	Linear model			Polynomial model		
	Predictor	Deviance explained (%)	AIC	Predictor	Deviance explained (%)	AIC
Survival	Size ^{***}	11	707.6	Age ^{2***} + Size ^{2**}	14	692.4
Growth	Size ^{***}	88	1115	Size ^{2***}	88	1104
Flowering	Size ^{***}	32	574.0	Age ^{3*} + Size ^{2*}	33	567.7
No. seeds	Age ^{**} + Size ^{***}	27	4401	Age ^{3***} + Size ^{2***}	32	4206

Notes: In the predictor columns, a “+” symbol indicates that statistics are from models including both age and size. Key to abbreviations: AIC, Akaike information criterion; df, degrees of freedom in the null model. For polynomial models, superscripts refer to whether models are quadratic or cubic; quadratic terms are also included in cubic models. For spline models, all significant parameters were also significantly nonlinear and 5-knot restricted cubic spline functions were used for each included variable.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Spline model			
Predictor	Deviance explained (%)	AIC	df
Age ^{***} + Size [*]	15	692.3	1287
Size ^{***}	88	1103	719
Size [*]	33	572.4	659
Age ^{**} + Size [*]	32	4213	368

Modelos Spline são constituídos por regressões polinomiais piecewise, que são ajustadas entre pontos de ligação (knots).

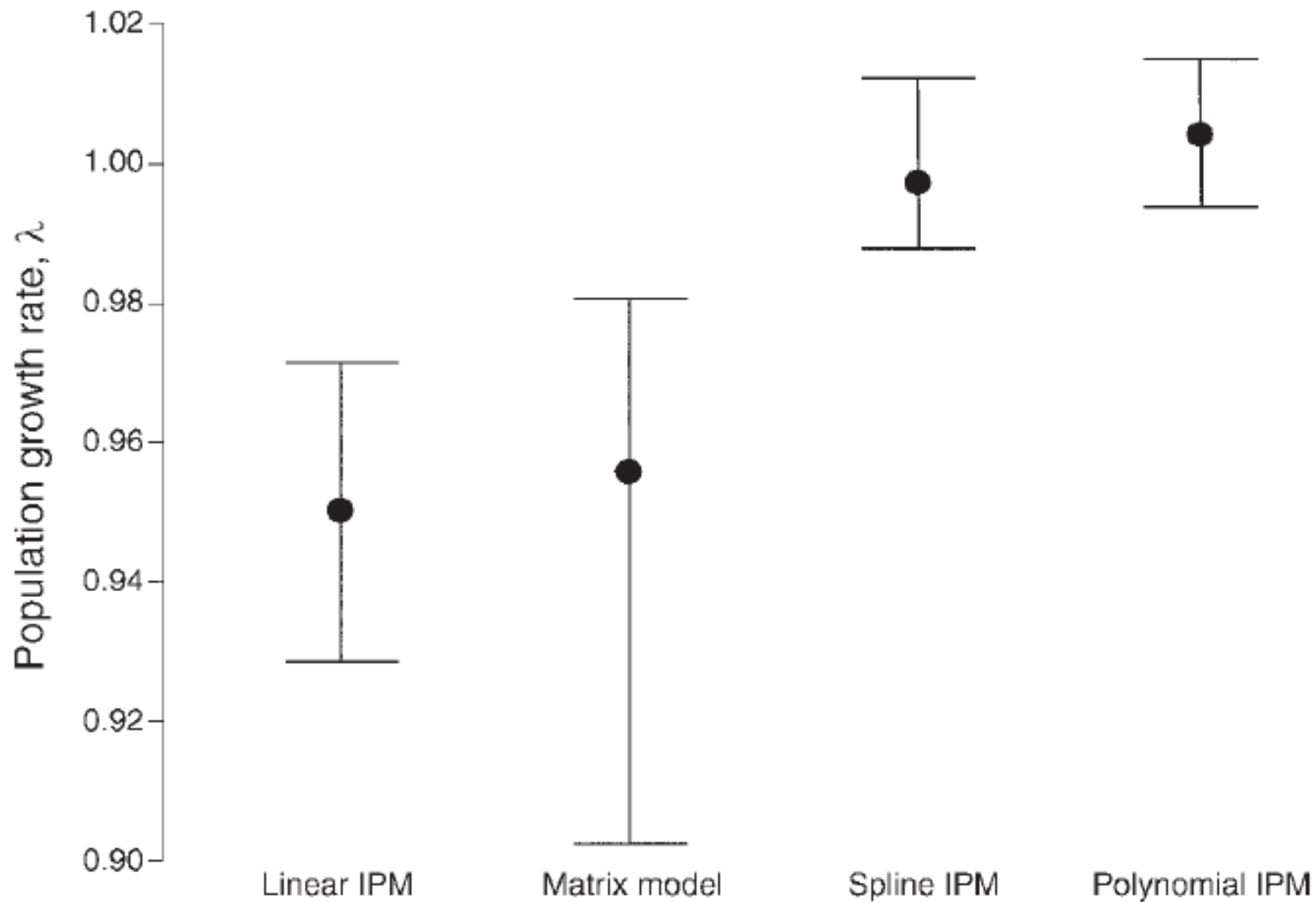


Legenda:

Linear – linha preta sólida

Polinomial – linha cinza tracejada

Spline – linha cinza sólida



IPM vs MPM

- Se não há **estádios ontogenéticos bem definidos**, o IPM tende a gerar resultados mais precisos que o MPM
- Se o ciclo de vida é muito complexo, o IPM é mais fácil de ser implementado que o MPM
- Se o N é baixo (menos de 100 ind. por estágio), o IPM tende a gerar resultados mais precisos que o MPM
- Se há um estágio com longa duração, o IPM tende a gerar resultados mais precisos de sensibilidade e elasticidade que o MPM
- Relações não-lineares entre tamanho do ind. e taxas demográficas são modeladas mais facilmente no IPM (polinomial e spline) que no MPM, aumentando a precisão dos resultados
- O MPM é mais simples que o IPM e se ele gerar resultados satisfatórios, dentro da precisão desejada, é melhor usar o MPM que o IPM