Módulo 9

Transição para a DEE

(o texto das próximas 3 páginas repete a parte final do texto teórico do módulo 8)

Ao estudar a Matriz de Leslie, **A**, viu-se que a estrutura da população ao fim de *n* intervalos de projecção, pode ser obtida calculando a *n*-ésima potência de **A**. Torna-se portanto interessante ter meios para avaliar as características de $\mathbf{A}^n$. Infelizmente, o assunto não é simples, por isso vou adiá-lo por algum tempo. Para já, o exemplo numérico a seguir vai permitir deduzir outra propriedade interessante de **A**.

Considere-se a LT utilizada em módulos anteriores,

Idade (x)	l_x	S_x	m_x
0	1.000	0.240	0
1	0.240	0.242	20
2	0.058	0.000	24
3	0.000	-	-

e recordem-se os valores numéricos de P_i e F_i já obtidos para a mesma. Pressupondo que se trata de um reprodutor sazonal e que os census ocorreram logo antes dos nascimentos, $p \approx 1$, construa-se a matriz de projecção para a população,

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 \\ P_1 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4.8 & 5.76 \\ 0.242 & 0 \end{bmatrix}$$

A matriz tem dimensão (2, 2) apesar da população ter três estádios. Contudo, se se tentasse acrescentar mais uma linha e uma coluna com F_3 e P_2, seriam ambas nulas.

<u>*Exercício*</u> Verificar que isto é verdade.

Suponhamos que no instante t estavam 240 e 0 indivíduos, respectivamente, nos estádios 1 e 2. A projecção da população para o instante t+1, faz-se multiplicando o vector-coluna com a estrutura etária, pela matriz **A** (eq. 8.12),

$$\mathbf{N}_{t+1} = \begin{bmatrix} 4.8 & 5.76 \\ 0.242 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 240 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1152 \\ 58.08 \end{bmatrix}$$

onde 1152=(4.8x240)+(5.76x0) e 58.08=(0.242x240)+(0x0) são, respectivamente, o número de indivíduos no estádio 1 e 2 em t+1. Este procedimento pode ser repetido mais vezes, para obter sucessivamente $\mathbf{N}_{t+2}$, $\mathbf{N}_{t+3}$, etc. Os resultados seriam,

$$\mathbf{N}_{t+2} = \begin{bmatrix} 5864.14 \\ 278.78 \end{bmatrix} \quad \mathbf{N}_{t+3} = \begin{bmatrix} 29753.64 \\ 1419.12 \end{bmatrix} \quad \mathbf{N}_{t+4} = \begin{bmatrix} 150991.63 \\ 7200.38 \end{bmatrix} \quad \mathbf{N}_{t+5} = \begin{bmatrix} 766234.01 \\ 36539.97 \end{bmatrix}$$

Os importantes resultados encontrados quando se estudou a LT, nomeadamente a estabilização das proporções de indivíduos em cada estádio, também se pode observar aqui. As proporções de indivíduos em cada estádio, mostram que a Distribuição Etária Estável (DEE) foi atingida em t+3. Representando por $\mathbf{n}_t$ o vector com as proporções de indivíduos em t, tem-se,

$$\mathbf{n}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0.9520 \\ 0.0480 \end{bmatrix} \quad \mathbf{n}_{t+2} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0454 \end{bmatrix} \quad \mathbf{n}_{t+3} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0455 \end{bmatrix} \quad \mathbf{n}_{t+4} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0455 \end{bmatrix} \quad \mathbf{n}_{t+5} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0455 \end{bmatrix}$$

O quociente entre o número sucessivo de indivíduos no estádio 1, $N_{1,t+1}/N_{1,t}$, tende a estabilizar num valor constante, à medida que as projecções avançam. De facto,

1152/240=*4.8*, 5864.14/1152=*5.090*, ..., 150991.63/29753.64=*5.075*, 766234.01/150991.63=*5.075*

Esse valor é *5.075*, que já a propósito da LT vimos ser λ, a taxa de incremento da população. Se calculássemos $N_{2,t+1}/N_{2,t}$ para o estádio 2, chegávamos à mesma conclusão. Após a DEE ter sido atingida, é possível portanto obter $\mathbf{N}_{t+1}$ a partir de $\mathbf{N}_t$ simplesmente multiplicando este último por λ.

Neste momento dispomos já da informação necessária para estabelecer uma relação entre λ e **A**. Vimos que $\mathbf{N}_{t+5}$ tanto pode ser obtido multiplicando **A** por $\mathbf{N}_{t+4}$ como multiplicando λ por $\mathbf{N}_{t+4}$. Por outras palavras, uma vez estabilizada a estrutura etária, o número (ou escalar, para usar a linguagem da álgebra) λ, produz uma transformação em **N** que é equivalente à transformação causada pela matriz **A** :

$$\mathbf{A}\,\mathbf{N} = \lambda\,\mathbf{N} \qquad [8.14]$$

Em álgebra, um escalar com esta propriedade é, por definição, designado por **valor próprio** da matriz **A**. Já agora, também por definição, um vector **N** que verifique a igualdade [5.14] designa-se por **vector próprio** de **A** correspondente a λ. Se **N** é um vector próprio corresponde ao valor próprio λ, então *c***N** também o é, sendo *c* uma constante qualquer diferente de zero. Uma matriz quadrada de dimensão (n, n) cujos elementos são não-negativos, tem, pelo menos, um valor próprio diferente de zero e, no máximo, n valores próprios diferentes, habitualmente designados por λ_1, λ_2, λ_3, …, λ_n. O *maior* dos valores próprios, em termos absolutos, é designado por **raio espectral** da matriz e tem um interesse especial para nós. Vou representá-lo por λ_1. No exemplo numérico apresentado, λ_1 =*5.075* é um valor próprio de **A**. Acontece que **A** tem ainda um segundo valor próprio que é λ_2 = -0.275. O raio espectral é portanto λ_1 =*5.075*.

De um modo geral, é possivel demonstrar que, *uma vez atingida a DEE, a taxa de incremento da população, λ, é o raio espectral da matriz de projecção da população, λ_1. Qualquer dos vectores próprios correspondentes a λ_1 permite determinar a DEE da população.*

Uma vez atingida a DEE, a matriz de projecção pode ser substituida por λ_1 na equação $\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A}\,\mathbf{N}_t$ [8.12]:

$$\mathbf{N}_{t+1} = \lambda_1 \mathbf{N}_t \qquad [8.15]$$

O número absoluto de indivíduos no futuro, pode ser projectado elevando λ_1 a uma potência igual ao número de intervalos de projecção desde o momento em que a DEE é atingida:

$$\mathbf{N}_t = \lambda_1^t \mathbf{N}_0 \qquad [8.16]$$

sendo $\mathbf{N}_0$ a população inicial em DEE.

Falta só acrescentar que valores e vectores próprios de matrizes quadradas, são entidades perfeitamente respeitáveis em álgebra matricial e que existem técnicas para os calcular directamente a partir de **A**.

Chegámos então a um resultado curioso. Dada a LT de uma população, podemos construir a sua matriz de projecção. A DEE da população e a sua taxa de incremento em DEE, podem ser obtidas de imediato, sem necessidade sequer de projectar a população, por aplicação de [8.12] ou [8.13] (ver módulo anterior).

Retome-se a LT, a fim de construir **A** nas outras três situações ainda não contempladas. Em todas, a matriz tem dimensão (3, 3),

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}$$

e os seus elementos são,

caso $p \approx 0$, caso $0 < p < 1$, reprodutores contínuos,

$$\begin{bmatrix} 4.8 & 5.808 & 0 \\ 0.24 & 0 & 0 \\ 0 & 0.242 & 0 \end{bmatrix} \qquad \begin{bmatrix} 4.808 & 5.187 & 0 \\ 0.241 & 0 & 0 \\ 0 & 0.195 & 0 \end{bmatrix} \qquad \begin{bmatrix} 1.176 & 6.045 & 0 \\ 0.24 & 0 & 0 \\ 0 & 0.195 & 0 \end{bmatrix}$$

Exercício Verificar se os elementos de **A** estão correctos em cada caso, usando as equações [8.1] a [8.7] do texto teórico do módulo da Matriz de Leslie (são as equações dos P_i*'s* e F_i*'s*).

Exercício Qual é o raio espectral que esperamos que tenha cada uma destas matrizes, comparativamente com o caso $p \approx 1$?

O caso $p \approx 0$, consiste em projectar a mesma população que o caso $p \approx 1$ pois continuamos a assumir tratar-se de um reprodutor sazonal, tendo apenas mudado a época do census. Não há razão para que λ_1 mude. De facto, os valores próprios são, neste caso, $\lambda_1 = 5.075$ e $\lambda_2 = -0.275$, exactamente como no caso $p \approx 1$.

No caso $0<p<1$, continuamos a assumir tratar-se do mesmo reprodutor sazonal. Não haveria em principio razão para ter um λ_1 diferente. O valor de p, porém, obrigou a utilizar valores de l_x com x decimal. Estes valores foram aproximados através de médias, conforme explicado no módulo da Matriz de Leslie. É de esperar portanto que λ_1 seja diferente do caso $p \approx 1$, mas pouco diferente. Os valores próprios de **A** para $0<p<1$ são, de facto, $\lambda_1 = 5.055$ e $\lambda_2 = -0.275$.

Finalmente, no caso de reprodução contínua, vimos que ao mantermos o improvável pressuposto $m_0=0$, fomos conduzidos a um valor de F_1 muito baixo. É de esperar que a taxa de crescimento da mesma população, sob pressuposto de reprodução contínua, seja então muito inferior ao caso $p \approx 1$. De facto, para reprodução contínua, os valores próprios de **A** são $\lambda_1 = 1.928$ e $\lambda_2 = -0.752$. O raio espectral $\lambda_1 = 1.928$ é significativamente inferior ao anterior *5.075.*

Resumindo, uma população com taxas vitais constantes tende para a distribuição etária estável (DEE). Uma vez em DEE, a população cresce geometricamente e a matriz de projecção pode, a partir daí, ser substituida pelo maior valor próprio da matriz de projecção. Até aqui nada foi dito, porém, acerca da forma como se dá a transição para a DEE.

A forma como a população converge para a DEE, depende dos valores das suas taxas vitais por idade. A população pode convergir rapidamente e de forma monótona, pode levar muitos anos a convergir e fazê-lo com oscilações, ou pode mesmo não chegar a convergir. Esta última possibilidade não fazia sequer parte das previsões de Alfred Lotka e constitui uma excepção que, embora pouco relevante para populações humanas, é importante para algumas espécies biológicas. A seguir analiso o comportamento da população durante a fase de transição para a DEE. Um ensinamento desta análise, é que a ocorrência de oscilações na abundância duma população não é necessáriamente devida à influência de factores exteriores à mesma. Certas combinações de l_x e m_x podem, por si só, originar oscilações da densidade populacional. Outro ensinamento é que a diminuição (ou o aumento) do número de indivíduos duma população, não é, necessariamente, revelador da tendência a longo-prazo da dita população. A mera observação da abundância ao longo dos anos, ignorando as taxas vitais, pode portanto originar falsas projecções do futuro da população.

9.1 Decomposição de $\mathbf{N}_t$

Vimos que uma vez atingida a DEE, o futuro da população é determinado inteiramente pelo maior valor próprio de **A** (eq. 8.15). A estrutura etária em t+1 é calculada por,

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A}\,\mathbf{N}_t = \lambda_1\,\mathbf{N}_t$$

Como vimos, a estrutura etária em DEE, $\mathbf{N}_t$, é um vector próprio de **A** correspondente a λ_1, uma vez que verifica [8.14]. A estrutura etária $\mathbf{N}_{t+1}$, por sua vez, é também um vector próprio correspondente a λ_1, pois é obtido multiplicando uma constante por $\mathbf{N}_t$.

Quando a população com que se inicia os cálculos não está em DEE, a matriz de projecção **A** pode ser usada para calcular $\mathbf{N}_{t+1}$, mas a equação [8.15] não é (ainda) verdadeira. De facto, no periodo de transição para a DEE, a projecção da população é influenciada por *todos* os valores próprios de **A** e não apenas por λ_1. Vejamos porquê.

Quer a população inicial, $\mathbf{N}_t$, esteja em DEE *quer não esteja*, é possivel demonstrar que o vector com a estrutura etária da população em qualquer ano posterior, $\mathbf{N}_{t+n}$, pode ser decomposto na forma de um somatório, onde cada parcela tem um valor próprio de **A** e um vector próprio correspondente a esse valor próprio, respectivamente, λ_i e $\mathbf{v}_i$:

$$\mathbf{N}_{t+n} = \mathbf{A}^n \mathbf{N}_t = c_1 \lambda_1^n \mathbf{v}_1 + c_2 \lambda_2^n \mathbf{v}_2 + c_3 \lambda_3^n \mathbf{v}_3 + \ldots + c_{k1} \lambda_k^n \mathbf{v}_k \qquad [9.1]$$

Não vou demonstrar este resultado formalmente. Os leitores interessados devem consultar Caswell (2001, Cap 4) ou Yodzis (1989, sec. 5.1). Vou contudo dar uma noção intuitiva de que é verdadeiro. Um resultado bem estabelecido em álgebra de matrizes é que os *k* vectores próprios de uma matriz quadrada ($\mathbf{v}_1$, $\mathbf{v}_2$,…, $\mathbf{v}_k$) são linearmente independentes entre si (e.g. Searle 1966, p. 167). Geometricamente, isto significa que os vectores próprios são todos perpendiculares uns aos outros e, portanto, constituem a *base de um espaço vectorial* com *k* dimensões. Qualquer vector de *k* elementos faz parte deste espaço vectorial e, portanto, pode ser representado como uma combinação linear dos vectores próprios da matriz. O vector $\mathbf{N}_t$, em particular, tem dimensão *k* e portanto pode ser representado por,

$$\mathbf{N}_t = c_1 \mathbf{v}_1 + c_2 \mathbf{v}_2 + c_3 \mathbf{v}_3 + \ldots + c_k \mathbf{v}_k$$

onde os *c_i’s* são constantes cujo valor numérico depende dos elementos de $\mathbf{N}_t$. Multiplicar **A** à esquerda por $\mathbf{N}_t$, equivale a multiplicar cada parcela desta soma pelos valores próprios de **A**, como se pode ver em [9.1], devido à definição [8.14] de valor próprio. O expoente dos λ’s em [9.1] deve-se à multiplicação n vezes repetida de **A**, a fim de obter $\mathbf{N}_{t+n}$.

9.2 Transição para a DEE

Suponhamos que $\mathbf{N}_t$ não está em DEE e considere-se o que acontece ao cálculo de $\mathbf{N}_{t+n}$ à medida que o tempo passa, isto é, à medida que n tende para +∞. Como os c_i’s e os **v**’s são constantes, a contribuição de cada parcela de [9.1] para a estrutura da população em t+n, depende essencialmente dos valores próprios λ, uma vez que estes estão elevados à *n*-ésima potência *n*. A contribuição de λ_i^n para cada parcela, depende do valor de λ_i, como se indica na Tabela 9.1. Em geral, valores próprios entre –1 e +1 promovem o decréscimo do número de indivíduos, enquanto valores próprios maiores que 1, em valor absoluto, promovem o seu aumento. Na Tabela 9.1 considera-se o caso em que os valores próprios são números reais. Contudo, pode acontecer também que alguns dos valores próprios da matriz **A** sejam complexos, isto é, números com parte real e parte imaginária, da forma: $\lambda_i = a + bi$, sendo *a* e *b* números reais e $i = \sqrt{-1}$. Se houver valores próprios complexos, estes surgirão na forma de pares conjugados, isto é, pares do tipo $a \pm bi$. Valores próprios complexos originam sempre oscilações nos valores de $\mathbf{N}_{t+n}$ à medida que *n* aumenta. Contribuem para o aumento da população se $|\lambda_i|>1$, ou para a sua diminuição se $|\lambda_i|<1$, sendo o módulo de um numero complexo calculado por: $|\lambda_i| = (a^2+b^2)^{1/2}$.

Tabela 9.1. Valores numéricos possíveis para os valores próprios, λ_i, da matriz de projecção e forma como estes influenciam a sua parcela na eq. [9.1]. Esta influência faz-se sentir no número de indivíduos na população em instantes de tempo sucessivos t+n ($n \rightarrow \infty$).

Valor de λ_i	**Contribuição de λ_i^n na sua parcela, quando $n \rightarrow \infty$**
$\lvert \lambda_i \rvert < 1$	Contribui para a população decrescer
$0 < \lambda_i < 1$	Provoca um decréscimo exponencial monotónico
$-1 < \lambda_i < 0$	Decréscimo com oscilações (valores alternadamente positivos e negativos) de amplitude cada vez menor
$\lvert \lambda_i \rvert > 1$	Contribui para a população crescer
$\lambda_i > 1$	Aumento exponencial monotónico
$\lambda_i < -1$	Provoca aumento mas com oscilações de amplitude crescente
$\lvert \lambda_i \rvert = 1$	Contribui para a população permanecer constante
$\lambda_i = 1$	Contribui para $N_{t+1}=N_t$
$\lambda_i = -1$	Provoca alternadamente $N_{t+1}=N_t$, $N_{t+1}=-N_t$

Nota: Quando $\lambda_i<0$, assume-se que i>1. De facto, λ_1 não pode ser negativo, senão $\mathbf{N}_{t+1}<0$ (eqs. 1.9 e 8.15)

Retome-se a equação [9.2] e considere-se o seu comportamento à medida que *n* aumenta. Quando *n*=1, a contribuição de cada parcela para a construção de $\mathbf{N}_{t+1}$ depende da combinação dos seus três componentes (c_i, λ_i, $\mathbf{v}_i$) por igual. Quando *n*=2, 3, 4, ... a importância da potência λ_i^n torna-se progressivamente maior e começa a dominar os outros dois factores (c_i, $\mathbf{v}_i$). À medida que *n* aumenta, a parcela com o valor próprio de valor absoluto mais elevado, λ_1, começa ela própria a dominar, no sentido em que contribui com uma proporção crescente de importância para a construção de $\mathbf{N}_{t+n}$. A certa altura, a sua contribuição é tão grande que, na prática, todas as outras parcelas podem ser ignoradas. *Nessa altura a população atingiu a DEE*, i.e. basta multiplicar $\mathbf{N}_t$ por λ_1 para obter $\mathbf{N}_{t+1}$ (eq. 8.15).

Quando a população inicial, $\mathbf{N}_t$, não está em DEE, as projecções do futuro próximo (*n* = 1, 2, 3…) são ainda influenciadas pelos maiores valores próprios de **A**. Assim, embora o raio espectral λ_1 possa, por exemplo, contribuir para um crescimento exponencial da população (λ_1>1), se o segundo maior valor próprio for, por exemplo, inferior a -1, a população poderá exibir oscilações no futuro imediato (cf. Tabela 9.1). Evidentemente, a duração destas oscilações depende da grandeza (em valor absoluto) do segundo valor próprio relativamente a λ_1. Se o valor absoluto dos maiores valores próprios for muito parecido, as oscilações perduram durante mais tempo. Mais adiante retomo o tema da duração da fase de convergência para a DEE.

A eq. [9.1] mostra que, com o passar do tempo ($n \rightarrow \infty$), o futuro da população depende essencialmente dos valores próprios de **A**. O número inicial de indivíduos em cada estádio, $\mathbf{N}_t$, apenas determina os coeficientes constantes c_i, mas não a DEE final da população nem a taxa de crescimento após entrada em DEE. Quando o comportamento a longo-termo de um sistema não depende das suas condições iniciais, o sistema diz-se **ergódico** ou que goza de ergodicidade. Uma população com LT e **A** constante é, portanto, ergódica.

9.3 Exemplos numéricos

Dois exemplos numéricos, retirados de Ebert (1999), servem para ilustrar a capacidade oscilatória induzida por certas matrizes de projecção.

Exemplo 1

Retome-se o exemplo da secção [8.4] em que a população era iniciada com a seguinte estrutura etária:

$$\mathbf{N}_t = \begin{bmatrix} 240 \\ 0 \end{bmatrix}$$

e tinha a matriz de projecção:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 4.8 & 5.76 \\ 0.242 & 0 \end{bmatrix}$$

As proporções etárias para n's sucessivos eram, recorde-se,

$$\mathbf{N}_t = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0.952 \\ 0.0480 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{N}_{t+2} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0454 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+3} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0455 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+4} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0455 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+5} = \begin{bmatrix} 0.9545 \\ 0.0455 \end{bmatrix}$$

Como vimos na secção [8.4], a população crescia rapidamente. A observação das proporções por idade permite duas constatações. A primeira é que a convergência para a DEE (avaliada até à 4ª casa decimal) é muito rápida. Em t+3 a população já está em DEE. A segunda é que a convergência de cada uma das proporções para o seu valor final não se dá monotonamente. Por exemplo, a proporção de indivíduos do estádio 1 começa por ser 1, portanto *acima* do valor final 0.9545. Em t+1 vem *abaixo* do valor final e depois atinge-o em t+2. O mesmo se passa no que respeita à proporção de indivíduos no estádio 2. A sucessão (oscilante) desta proporção é 0, 0.0480, 0.0454, 0.0455.

Há três conclusões a tirar do parágrafo anterior:

1º. λ_1 deve ser maior do que 1 em módulo (ver Tabela 9.1), porque a população cresce rapidamente. Além disso, como a população cresce monotonamente, $\lambda_1 > 1$.

2º. O segundo maior valor próprio, λ_2, deve ter características capazes de provocar oscilações (ver Tabela 9.1). Isto porque a tendência das proporções para a DEE é feita com oscilações.

3º. O λ_1 deve ser bastante maior, em valor absoluto, do que λ_2, porque a convergência para a DEE é muito rápida. O valor próprio λ_1 domina o comportamento da população em apenas 3 transições.

Os valores próprios da matriz de projecção são λ_1=5.075 e λ_2= -0.275, de acordo com as nossas expectativas.

Exemplo 2

Considere-se agora um exemplo com características mais inquietantes. A seguinte matriz de projecção pertence a uma espécie com três estádios, na qual a reprodução ocorre apenas no último estádio:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.333 & 0 \end{bmatrix} \qquad [9.2]$$

A dinâmica da população com esta matriz é ilustrada a seguir, começando com uma estrutura inicial em que há 1000 indivíduos em cada estádio:

$$\mathbf{N}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.333 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1000 \\ 1000 \\ 1000 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 6000 \\ 500 \\ 333.3 \end{bmatrix}$$

prosseguindo a multiplicação por **A**, obtém-se:

$$\mathbf{N}_{t+2} = \begin{bmatrix} 2000 \\ 3000 \\ 166.6 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+3} = \begin{bmatrix} 1000 \\ 1000 \\ 1000 \end{bmatrix}$$

Após 3 unidades de tempo, a população reaparece com a mesma estrutura etária ! Isto é, o número de indivíduos em cada estádio efectua uma *oscilação de período* 3. Isto merece ser tentado de novo. Vou repetir com 300, 900 e 1800 indivíduos nos 3 estádios iniciais de $\mathbf{N}_t$. Multiplicando sucessivamente por **A**:

$$\mathbf{N}_t = \begin{bmatrix} 300 \\ 900 \\ 1800 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+1} = \begin{bmatrix} 10800 \\ 150 \\ 300 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+2} = \begin{bmatrix} 1800 \\ 5400 \\ 50 \end{bmatrix} \qquad \mathbf{N}_{t+3} = \begin{bmatrix} 300 \\ 900 \\ 1800 \end{bmatrix}$$

De novo o mesmo: uma oscilação com período 3 ! A amplitude da oscilação, porém, desta vez é ainda maior, isto é, a diferença entre o maior e o menor número num mesmo estádio é maior. A DEE desta população é 0.6, 0.3, 0.1. Vamos ver o que sucede se a população inicial tiver indivíduos nestas proporções:

$$\mathbf{N}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.333 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1800 \\ 900 \\ 300 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1800 \\ 900 \\ 300 \end{bmatrix}$$

Desta vez a população permanece inalterada nas proporções da DEE.

Podemos concluir que há populações com potencial para exibir oscilações permanentes, sem tendência para aumentar ou para diminuir o seu número total (e por estádio) de indivíduos a longo prazo. Estas populações têm também uma DEE. Se esta for atingida, a população permanece em equilíbrio na DEE, porém, se houver desvios, a população oscila em torno da DEE sem convergir para a mesma. As oscilações terão amplitude tanto maior quanto maior o desvio inicial relativamente à DEE. O facto de o número de indivíduos não aumentar nem diminuir a longo-prazo, sugere que λ_1=1 (rever Tabela 9.1). O facto de exibir oscilações sugere que λ_2 é negativo ou então que forma com λ_3 um par de complexos conjugados. De facto, os três valores próprios de [9.2] são,

$$\lambda_1 = 1 \qquad \lambda_2 = -\frac{1}{2} - \frac{\sqrt{3}}{2} i \qquad \lambda_3 = -\frac{1}{2} + \frac{\sqrt{3}}{2} i$$

Os valores próprios λ_2 e λ_3 são um par de complexos conjugados.

9.4 Quanto tempo a população leva para entrar em DEE ?

Esta pergunta tem importância prática porque o meio físico que caracteriza o habitat da população não é estável. As nossas projecções pressupõem que a LT (e, portanto, a matriz de projecção) manter-se-á constante nos próximos intervalos de tempo. Contudo, a manutenção das condições ambientais é altamente improvável na natureza. Quanto mais longínquo o futuro para o qual projectamos a população, menos provável será que a LT se mantenha constante. Torna-se portanto importante saber quão rapidamente é que a população converge para a situação dinâmica que é prevista pela sua matriz de projecção. Se as características da matriz de projecção forem tais que indiciem uma convergência muito demorada, o mais provável é que a população nunca chegue sequer a atingir a DEE e o tipo de crescimento previsto em estado de DEE. Neste sentido, uma população que tenha uma convergência mais rápida para a DEE, é uma população "mais previsível" do que uma população de convergência lenta. Uma forma de saber quantos intervalos de tempo a população levará até à DEE, consiste simplesmente em projectar sucessivamente a população por meio da equação [8.12]. Mas existem formas alternativas de quantificar a duração da fase de convergência, formas estas que permitem associar as características biológicas da espécie à velocidade de convergência para a DEE.

É possível demonstrar (Caswell 2001) que a velocidade de convergência para a DEE, é proporcional ao quociente entre o maior valor próprio da matriz de projecção e o valor absoluto do segundo maior valor próprio:

$$z = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|} \qquad [9.3]$$

Quando λ_2 forma com λ_3 um par de números complexos conjugados, do tipo $a \pm bi$, como no caso da matriz [9.2] (*Exemplo 2* da secção 9.3), o módulo dos conjugados é dado por $|\lambda_2|=(a^2+b^2)^{1/2}$. Quanto maior o valor de *z,* mais rápida é a convergência. Um valor de *z* igual a 1 implica ausência de convergência. No *Exemplo 2* acima, λ_1=1 e os valores próprios seguintes são complexos. Neste exemplo, $a=-(1/2)$, $b=3^{1/2}/2$, logo,

$$|\lambda_2| = \sqrt{\left(-\frac{1}{2}\right)^2 + \left(\frac{\sqrt{3}}{2}\right)^2} = 1$$

Assim, $z = \lambda_1/|\lambda_2| = 1/1= 1$ e, a longo-prazo, a população permanece oscilante em torno de um valor médio. Um z elevado, pelo contrário, indica que, na equação [9.1], a parcela em que está λ_1 mais rapidamente se torna dominante sobre todas as outras. No *Exemplo 1* (secção 9.3), tinha-se λ_1=5.075 e λ_2= -0.275, logo, $z = \lambda_1/|\lambda_2| = 5.075/0.275 = 18.47$. O primeiro valor próprio é largamente dominante e a convergência para a DEE é por isso muito rápida.

Uma forma útil de utilizar z, consiste em quantificar o tempo que demora até que λ_1 tenha uma influência pré-definida na determinação do futuro da população. Seja m o número de unidades de tempo (i.e. intervalos de projecção) que demora até que λ_1 tenha uma influência sobre o crescimento da população que seja u vezes maior que o segundo valor próprio mais influente, λ_2, então (Ebert 1999),

$$z^m = u \qquad \text{donde,} \qquad m = Ln\, u \,/\, Ln\, z \qquad [9.4]$$

Quanto maior for z, menor é m e, portanto, mais rapidamente λ_1 se torna u vezes mais influente.

<u>Exercício</u> Verificar que, no caso do *Exemplo 1 (*secção 9.3), o número de unidades de tempo necessárias para λ_1 ter 1000 vezes mais influência que λ_2 é m=2.4

Uma área de investigação teórica activa na década de 90, tem sido o estudo da relação que existe entre as características biológicas das populações e as propriedades dinâmicas da sua matriz de projecção. Perguntas como, por exemplo, *(1)* existem ciclos de vida com características tais que condenam a população a oscilar ciclicamente entre estruturas etárias alternativas, sem nunca estabilizar (isto é, $z=1$) ? ou *(2)* existem certos padrões de fertilidade e/ou sobrevivência que promovem uma convergência muito rápida da população para a DEE (isto é, z alto) ? São perguntas interessantes, pela capacidade preditiva que as respostas podem dar acerca da dinâmica da população e acerca da sua "previsibilidade", meramente a partir do conhecimento da biologia do individuo.

No que respeita à pergunta *(1), c*onhece-se já relativamente bem qual o tipo de ciclos de vida capazes de originar matrizes em que $z=1$. Voltarei a este assunto mais adiante, depois de apresentar a relação entre o gráfico do ciclo de vida e a matriz de projecção. Quanto à pergunta *(2)*, o assunto não está ainda firmemente esclarecido, mas existem algumas indicações de índole geral. Aparentemente, os seguintes factores contribuem para um valor de z mais alto: *i.* A fertilidade (m_x) distribuir-se simetricamente em torno da idade média de reprodução, por uma vasta gama de idades, *ii.* A idade de 1ª maturação ocorrer cedo. Pelo contrário, populações em que a reprodução está restringida a um número pequeno de idades e/ou a distribuição da fertilidade é muito assimétrica em torno da idade média, devem convergir mais lentamente. Pior ainda se a idade de 1ª maturação surgir tarde no ciclo de vida.

Finalizo esta secção com o cálculo do período de oscilação durante a fase de convergência. Vimos que, quando existem valores próprios negativos ou complexos, a população pode convergir para a DEE com oscilações (Tab. 9.1). O período, simbolicamente P, é o número de unidades de tempo que decorre até que a população retome a sua estrutura etária de partida, completando uma oscilação completa. O período induzido pelo segundo maior valor próprio, o mais influente depois de λ_1, é designado por P_2, e pode ser calculado por (Caswell 2001),

$$P_2 = \frac{2\pi}{\cos^{-1}\left(\frac{a}{|\lambda_2|}\right)} \qquad [6.5]$$

sendo o argumento da função $\cos^{-1}$ *medido em radianos*. Se o segundo e terceiro valores próprios formarem um par de números complexos conjugados, como no caso da matriz [9.2], então *a* é a parte real desses números e $|\lambda_2|$ é o módulo do par conjugado, tal como já foi definido acima. Se o segundo maior valor próprio for um número real negativo (recorde-se da Tab. 9.1 que valores próprios negativos geram oscilações), então *a* é o próprio λ_2, logo $a/|\lambda_2| = -1$. Uma vez que $\cos^{-1}(-1)=\pi$, segue-se de [6.5] que $P_2=2$ unidades de tempo. Quer dizer, o segundo valor próprio provoca oscilações de período 2. Espera-se portanto que a proporção de indivíduos duma população com o segundo valor próprio negativo ziguezagueie em direcção à DEE, e o número total de indivíduos também, com uma tendência geral crescente ou decrescente, dependendo do valor de λ_1.

A titulo ilustrativo, considere-se o *Exemplo 2 (*secção 9.3), onde *a=-(1/2)* e $|\lambda_2|=1$. Neste caso,

$$P = \frac{2\pi}{\cos^{-1}(-1/2)} = 3$$

Espera-se portanto que o segundo valor próprio induza oscilações de período 3, tal como observámos na secção 9.3. No *Exemplo 1* (secção 9.3), recorde-se que $\lambda_1=5.075$ e $\lambda_2= -0.275$. A população deve crescer ($\lambda_1>1$), ziguezagueando em torno da DEE ($\lambda_2<0$), tal como observámos.