

## Módulo 10

# Gráfico do Ciclo de Vida e a Matriz Generalizada de Projecção

A Matriz de Leslie pressupõe que o ciclo de vida da espécie foi dividido em idades de duração idêntica. Mas nem sempre esta é a divisão possível ou biologicamente adequada. Há espécies em que não é possível atribuir idades aos organismos. Além disso, em muitas espécies a idade não é a variável que melhor traduz a variação das taxas vitais (sobrevivência e natalidade) ao longo do ciclo de vida. A Matriz de Leslie assume que, dentro de cada idade, existe homogeneidade das probabilidades de sobreviver e de ter descendentes. Mas há muitas espécies em que estas características demográficas estão melhor associadas a outras variáveis, designadamente o tamanho corporal do organismo ou o seu estágio de desenvolvimento. Por exemplo, a mortalidade está associada ao tamanho corporal na generalidade das plantas herbáceas e das árvores, a probabilidade de um animal ser predado no meio aquático é inversamente proporcional ao seu tamanho, e existem também muitos exemplos de correlação entre maturidade sexual e tamanho corporal ou estágio de desenvolvimento (cf. Caswell 2001, Cap. 3, para exemplos).

Nada disto invalidaria a utilização da idade como critério demográfico para dividir o ciclo de vida, caso houvesse uma correlação muito forte entre idade e tamanho corporal. Mas em muitas espécies o crescimento é muito plástico e essa correlação é muito ténue. Por exemplo, se o crescimento corporal está demasiado dependente das condições ambientais, pode acontecer que o tamanho dos organismos de uma coorte mais recente ultrapasse os de uma coorte mais antiga, porque a primeira encontrou condições ambientais mais favoráveis nos primeiros anos de vida do que a segunda. Nestas circunstâncias, é biológica e demograficamente mais adequado dividir o ciclo de vida em *estádios fisiológicos diferentes da idade*. Estes estádios devem ser definidos com uma preocupação principal - a de que os indivíduos dentro do mesmo estágio tenham características demográficas (sobrevivência e natalidade) muito semelhantes entre si. Devem também ser mutuamente exclusivos e exaustivos, i.e., dado qualquer indivíduo, é sempre possível atribuir-lhe um, e só um, estágio.

Um ciclo de vida dividido em estádios, quaisquer que estes sejam, pode ser representado por meio do seu Gráfico do Ciclo de Vida (GCV). O GVC, como o nome indica, é uma representação gráfica dos vários estádios fisiológicos da vida da espécie, com ligações que indicam a sequência com que os indivíduos transitam de uns estádios para outros. Há várias razões para aprendermos a utilizá-los. São biologicamente muito apelativos, facilmente interconvertíveis com a matriz de projecção e, por essa razão, podem ser utilizados para projectar

a popula76o. T6m tamb6m a vantagem de poderem ser utilizados para lidar com ciclos de vida complexos, como 6 o caso das esp6cies que combinam formas de reprodu76o sexuada com reprodu76o vegetativa.

### 10.1 Constru76o do gr6fico do ciclo de vida

A Figura 10.1 apresenta exemplos de GVC's e, seguidamente, passo a enumerar as regras para a sua constru76o. Uma vez que, para al6m de representarem uma sucess6o de est6dios fisiol6gicos, os GCV s6o instrumentos para projectar o futuro da popula76o, 6 necess6rio essas regras terem em aten76o tamb6m a dura76o do intervalo de projec76o na constru76o do GCV.

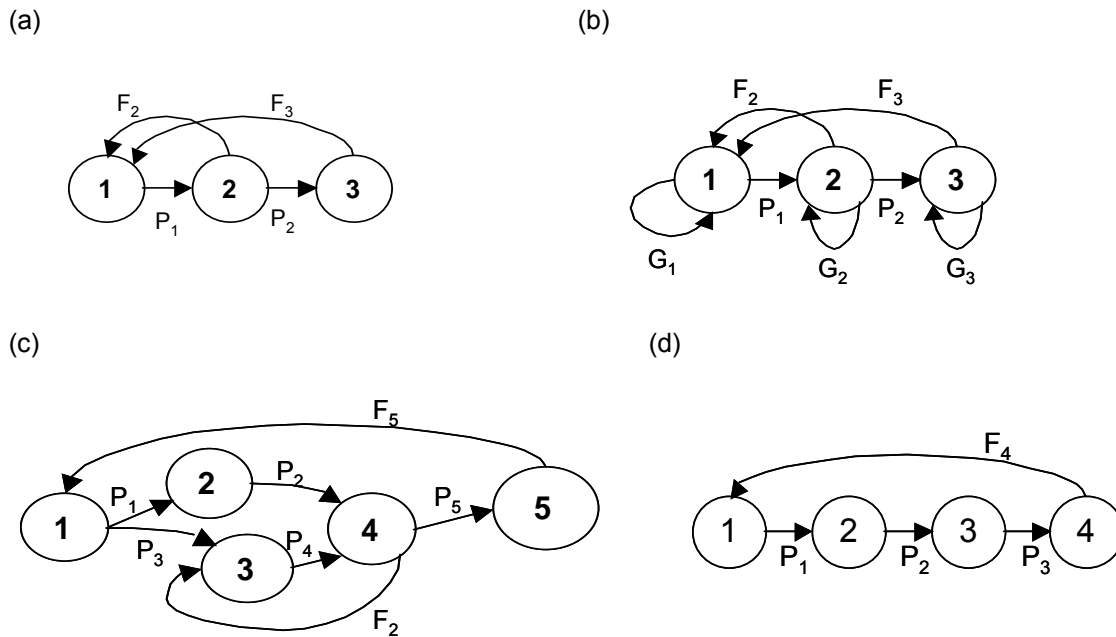


Figura 10.1 Exemplos de gr6ficos do ciclo de vida. (a) Uma esp6cie com 3 est6dios, dois dos quais s6o reprodutores ( $F_i > 0$ ). (b) O mesmo que em (a), mas aqui o intervalo de projec76o 6 inferior 6 dura76o dos est6dios. Assim, quando se avança um intervalo ( $t, t+1$ ), alguns indiv6duos permanecem no mesmo est6dio com taxa  $G_i$ . (c) Um ciclo de vida mais complexo com 5 est6dios, 2 dos quais s6o reprodutores (o 4 e o 5). A reprodu76o no est6dio 4 6 assexuada, dando origem ao est6dio interm6dio 3. No est6dio 5, a reprodu76o 6 sexuada com taxa  $F_5$ . (d) Ciclo de um reprodutor sazonal com gera76es separadas. Os indiv6duos chegam ao est6dio terminal, reproduzem-se e morrem. Nestas esp6cies, os indiv6duos da popula76o no instante  $t$  t6m todos aproximadamente a mesma idade, pais e filhos n6o atravessam os intervalos de projec76o juntos.

Etapas para a constru76o do gr6fico do ciclo de vida:

1º Associar um **n6dulo** a cada est6dio do ciclo de vida e numerar os n6dulos de 1 a  $s$ . Os est6dios podem corresponder a idades ou a qualquer outro est6dio fisiol6gico. Em geral atribui-se o n6mero 1 ao est6dio onde est6o os recém-nascidos e numeram-se os outros sequencialmente. O simbolo  $N_i$  6 usado tanto para representar o n6mero de indiv6duos no est6dio  $i$  como o pr6prio n6dulo  $i$ .

2º Desenhar uma seta, ou **arco**, a unir o nóculo  $N_i$  ao nóculo  $N_j$  se os indivíduos no estágio  $i$  podem contribuir com indivíduos (por crescimento ou reprodução) para o estágio  $j$  no intervalo de projecção  $(t, t+1)$ . Designa-se por **trajectória** de  $N_i$  para  $N_j$  uma *sequência de arcos*, seguindo a direcção das setas, que começa em  $N_i$  e acaba em  $N_j$  e não passa por um nóculo mais do que uma vez. Um **loop** é uma trajetória que se inicia num nóculo e acaba nele próprio. O **comprimento** de uma trajetória é o número de arcos que ela contém. Um **auto-loop** é um loop de comprimento 1, ligando um nóculo a ele próprio. A existência de auto-loops significa em geral que há estádios em que os indivíduos podem permanecer quando se atravessa o intervalo  $(t, t+1)$ .

3º Cada arco é identificado por um coeficiente. O coeficiente  $a_{ij}$  identifica o arco que vai de  $N_j$  para  $N_i$  ( $j$  é o estágio dador e  $i$  o receptor). *Representa o número de indivíduos que passa de  $N_j$  para  $N_i$ , por indivíduo do nóculo  $N_j$ , durante o intervalo  $(t, t+1)$* . Estes coeficientes são uma forma mais geral de representar os parâmetros de projecção  $P_i$  e  $F_i$ . Têm a vantagem de tornar muito fácil a construção da matriz de projecção **A**, a partir do gráfico do ciclo de vida.

4º Seleccionar o intervalo de projecção  $(t, t+1)$ , que se pretende usar. *A duração deste intervalo não pode ser superior à do estágio do ciclo de vida com menor duração*. Pode, no entanto, ter duração inferior à de um ou mais estádios. Se isso acontecer, alguns indivíduos permanecem nesses estádios quando se avança de  $t$  para  $t+1$ . Portanto, os estádios do ciclo de vida com duração superior à do intervalo de projecção têm auto-loops (ver Fig. 10.1b). Note-se que a mesma população pode ter um gráfico com ou sem auto-loops, dependendo da escolha do intervalo  $(t, t+1)$ .

Exemplos No gráfico da Fig. 10.1a, a trajetória que vai de  $N_1$  a  $N_3$  tem o comprimento de dois arcos ( $P_1$  e  $P_2$ ). Por outro lado, a trajetória que se inicia em  $N_1$  e termina no mesmo  $N_1$  com passagem por  $N_3$  (arcos  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_3$ ) é um loop com três arcos. O único ciclo de vida com auto-loops na Fig. 10.1 é o do gráfico (b). Todos os estádios têm duração inferior ao intervalo de projecção  $(t, t+1)$ , definido para esta população e, por isso, o indivíduo médio tem uma probabilidade não-nula, igual a  $G_i$ , de permanecer no mesmo estágio durante  $(t, t+1)$ .

A definição dada para  $a_{ij}$  inclui como casos particulares os coeficientes  $P_i$  e  $F_i$  da Matriz de Leslie. Para verificar que existe esta equivalência, é necessário, contudo, ter em consideração que umas vezes  $a_{ij}$  refere-se à sobrevivência dos indivíduos do estágio  $j$  e sua transição (ou permanência) em  $i$ , enquanto outras vezes  $a_{ij}$  refere-se a reprodução.

Quando  $a_{ij}$  se refere a sobrevivência, a definição admite que os estádios  $i$  e  $j$  não sejam consecutivos no ciclo de vida, enquanto  $P_i$  pressupõe a passagem pelos estádios consecutivos  $i$  e  $i+1$ . De resto, ambos os coeficientes se referem ao mesmo, i.e., indivíduos por indivíduo.

Quando  $a_{ij}$  se refere a reprodução, inclui como caso particular os  $F_i$ , desde que se opte por trabalhar apenas com a população de fêmeas e que se assuma que todos os recém-nascidos vão ser recrutados ao estágio 1. Mas ao contrário de  $F_i$ , os  $a_{ij}$  admitem situações muito mais complexas de sexos múltiplos (e.g. em fungos), reprodução assexuada, ou recrutamento de recém-nascidos a qualquer estágio.

## 10.2 Constru7o da matriz generalizada de projec7o (MGP)

Qualquer GVC pode ser convertido numa matriz de projec7o da popula7o. Uma vez que o GVC tem a caracter7stica muito geral de poder representar qualquer ciclo de vida, designo a matriz que se obt6m a partir de um GVC por **matriz generalizada de projec7o (MGP)** e represento-a por **A**. A Matriz de Leslie 6 um caso particular da MGP. H duas regras importantes que condicionam a posterior utiliza7o da matriz **A** para projectar o futuro, e que j foram enunciadas a prop6sito da Matriz de Leslie. A primeira 6 que os intervalos de projec7o t6m sempre a mesma dura7o. A segunda regra 6 que a dura7o do intervalo de projec7o no pode ser maior do que a dura7o de qualquer dos estdios biol6gicos.

Para construir a MGP a partir do GCV, h apenas uma regra a seguir. Designe-se por  $a_{ij}$  o elemento da matriz **A** na linha  $i$ , coluna  $j$ . A regra consiste em substituir  $a_{ij}$  pelo coeficiente do arco que vai do n6dulo  $N_j$  ao n6dulo  $N_i$  no grfico do ciclo de vida. De acordo com a 3<sup>a</sup> regra da sec7o anterior, este arco tem exactamente a designa7o,  $a_{ij}$ . Sempre que este arco no existir, o elemento  $a_{ij}$  de **A** 6 igual a zero. O resultado disto 6 que:

- 1) Na linha  $i$  da MGP ficam posicionadas as contribui7es de todos os estdios para o estdio  $i$ .
- 2) Na coluna  $j$  da MGP ficam posicionadas as contribui7es do estdio  $j$  para todos os estdios.

Vou exemplificar com os grficos da Fig. 10.1. No grfico (a) h 3 estdios, portanto **A** tem 3 linhas e 3 colunas. Os arcos presentes so:  $a_{12}=F_2$ ,  $a_{13}=F_3$ ,  $a_{21}=P_1$ ,  $a_{32}=P_2$ . Colocando o arco  $a_{ij}$  na linha  $i$ , coluna  $j$ , e colocando zero em todos os outros elementos de **A**, temos uma matriz de Leslie,

$$\mathbf{A}_{(a)} = \begin{bmatrix} 0 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}$$

O grfico (b) tem todos os arcos do grfico (a) mais um auto-loop em cada estdio. Os auto-loops so elementos  $a_{ij}$  em que  $i=j$ . Ocupam a diagonal principal de **A**. Se se designar por  $G_i$  a probabilidade de um indiv6duo permanecer no estdio  $i$  durante o intervalo  $(t, t+1)$ , tem-se

$$\mathbf{A}_{(b)} = \begin{bmatrix} G_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & G_2 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 \end{bmatrix}$$

Os arcos do grfico (c) da Fig. 10.1 so:  $a_{15}=F_1$ ,  $a_{21}=P_1$ ,  $a_{31}=P_3$ ,  $a_{34}=F_2$ ,  $a_{42}=P_2$ ,  $a_{43}=P_4$ ,  $a_{54}=P_5$ . Os arcos do grfico (d) so  $a_{14}=F_4$ ,  $a_{21}=P_1$ ,  $a_{32}=P_2$ ,  $a_{43}=P_3$ . As respectivas matrizes de projec7o so,

$$\mathbf{A}_{(c)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_1 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_3 & 0 & 0 & F_2 & 0 \\ 0 & P_2 & P_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_5 & 0 \end{bmatrix} \quad \mathbf{A}_{(d)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix}$$

Tome-se agora, por exemplo, o gráfico (c):

- a) A soma dos elementos da linha 1 ( $= F_1$ ) é a contribuição total para o estádio 1
- b) A soma dos elementos da linha 2 ( $= P_1$ ) é a contribuição total para o estádio 2
- c) A soma dos elementos da linha 3 ( $= P_3+F_2$ ) é a contribuição total para o estádio 3
- d) Etc.
- ...
- e) A soma dos elementos da coluna 1 ( $= P_1+P_3$ ) é a contribuição total do estádio 1 para outros estádios.
- f) A soma dos elementos da coluna 2 ( $= P_1$ ) é a contribuição total do estádio 2 para outros estádios.
- g) Etc.

Esta metodologia é aplicável a populações estruturadas por idades, comprimentos, estádios de desenvolvimento, ou qualquer outro critério fisiológico. A forma exacta como são numerados os nódulos do gráfico do ciclo de vida não influencia as propriedades de  $\mathbf{A}$ . Por exemplo, trocar na Figura 10.1 a numeração de dois nódulos entre si, não altera o resultado das projecções, desde que se mantenha sempre a mesma associação entre  $i$  e o estádio do ciclo de vida que lhe corresponde.

A MGP,  $\mathbf{A}$ , construída desta forma, não tem necessariamente de ser uma matriz de Leslie. Quando o intervalo de projecção é inferior à duração de alguns estádios do ciclo de vida, a diagonal principal de  $\mathbf{A}$  tem elementos não-nulos (Fig. 10.1b). Ciclos de vida mais complexos (Fig. 10.1c), posicionam elementos não-nulos fora da primeira linha e da sub-diagonal. Apesar desta generalização da matriz de projecção, as regras de projecção descritas para a Matriz de Leslie mantêm-se válidas para  $\mathbf{A}$ .

Na maioria dos gráficos do ciclo de vida, os recém-nascidos são colocados no primeiro estádio do gráfico. Na MGP, isto significa que as fertilidades ficam todas posicionadas ao longo da primeira linha da matriz (contribuições para o estádio 1), tal como acontece na Matriz de Leslie. As fertilidades podem tomar valores superiores a 1 ( $a_{1j} > 1$ ), coisa que não acontece com as outras transições do GCV. Na Matriz de Leslie, os elementos fora da primeira linha não tomam valores superiores a 1, mas na MGP isso pode acontecer. De facto, em espécies com reprodução assexuada, certos estádios do ciclo de vida originam descendentes por reprodução vegetativa que dão entrada em estádios que não são necessariamente o estádio 1. É o caso do GCV da Fig. 10.1c, onde o estádio 4 origina assexuadamente indivíduos do estádio 3. Nestes casos, pode acontecer que os elementos da matriz correspondentes a estas transições tenham valor superior a 1. Por exemplo, na Fig. 10.1c, pode acontecer que  $a_{34} > 1$ . Ciclos de vida mais complexos podem, portanto, originar elementos superiores a 1 fora da primeira linha da matriz.

### 10.3 O tempo médio de estadia em cada estádio e os elementos da matriz de projecção

Os elementos da diagonal principal da matriz generalizada,  $a_{jj}$ , estão relacionados com o tempo média de estadia de um organismo dentro de cada estádio, como veremos em seguida.

Por definição,  $a_{jj}$  = número de indivíduos que permanecem e/ou nascem em  $j$ , por indivíduo de  $j$  presente no instante  $t$ , quando se avança um intervalo de projecção ( $t, t+1$ ). Se o termo  $a_{jj}$  não incluir descendentes gerados assexuadamente por indivíduos parentais de  $j$ , então  $a_{jj}$  é a probabilidade de permanecer em  $j$  e  $(1-a_{jj})$  representa a probabilidade de sair, isto é, o número de indivíduos que saem de  $j$ , por indivíduo de  $j$  presente no instante  $t$ , no intervalo de projecção ( $t, t+1$ ). Esta saída inclui não só as transições de  $j$  para outros estádios, mas também as saídas de  $j$  devidas à mortalidade.

Há mais de uma forma de estimar  $a_{jj}$ . A mais simples consiste em assumir que esta probabilidade é constante, independente do tempo já passado dentro do estádio  $j$ . Designe-se por  $T_j$  o tempo de estadia de um indivíduo no estádio  $j$  e contemos  $T_j$  em unidades discretas de tempo, cada uma delas com duração igual a 1 intervalo de projecção ( $T_j = n$ , sendo  $n=1, 2, 3, \dots$  intervalos de projecção). Dizemos que um indivíduo esteve  $T_j = n$  tempo no estádio  $j$ , se ele saiu do estádio  $j$  no  $n^{\text{ésimo}}$  intervalo de projecção.

Qual é a probabilidade de um indivíduo que é visto pela primeira vez em  $j$  no instante  $t$ , sair de  $j$  durante 1 intervalo de projecção ? por definição é  $(1-a_{jj})$ , ou seja,

$$\text{Prob}(T_j=1) = (1-a_{jj}) \quad [10.1]$$

Qual é a probabilidade do mesmo indivíduo sair no segundo intervalo de projecção ? Se a probabilidade de sair é a mesma, independentemente de já ter estado em  $j$  durante um intervalo de projecção, a probabilidade de sair no 2º intervalo é,

$$\text{Prob}(T_j=2) = a_{jj} (1-a_{jj}) \quad [10.2]$$

ou seja, o produto das probabilidades de ficar no primeiro e sair no segundo. A probabilidade de sair no terceiro intervalo é,

$$\text{Prob}(T_j=3) = a_{jj}^2 (1-a_{jj})$$

Em geral, a probabilidade de sair no  $n^{\text{ésimo}}$  intervalo de tempo é

$$\text{Prob}(T_j=n) = a_{jj}^{n-1} (1-a_{jj}), \quad n = 1, 2, 3, \dots \quad [10.3]$$

Alguns estudantes mais recordados do cálculo de probabilidades, reconhecerão aqui que  $T_j$ , o tempo de estadia em  $j$ , tem distribuição geométrica com parâmetro  $(1-a_{jj})$ . Esta distribuição de probabilidades dá-nos o número de “provas” que é necessário realizar numa extracção de Bernoulli até ocorrer um “sucesso” pela primeira vez (Pestana e Velosa 2006, secção 4.5). No nosso caso, as “provas” são os intervalos de projecção e um “sucesso” é um indivíduo sair do estádio  $j$ . A média de uma distribuição geométrica é igual inverso do seu parâmetro ou, no nosso caso,

$$\overline{T_j} = \frac{1}{1-a_{jj}} = \text{tempo médio de estadia em } j. \quad [10.4]$$

Onde  $\overline{T_j}$  é o tempo médio de estadia dentro do estádio  $j$ .

Este resultado fornece-nos uma forma de estimar  $a_{jj}$ . Na verdade, um biólogo familiarizado com o ciclo de vida de uma espécie do seu interesse, sabe em geral qual o tempo médio de

duração de cada estágio do ciclo de vida. Fazendo o inverso desse tempo, obtém-se a probabilidade  $(1-a_{ij})$  e, portanto,  $a_{ij}$ .

Uma vez conhecida a probabilidade de sair de um estágio durante um intervalo de projecção,  $(1-a_{ij})$ , pode também ser estimada a probabilidade de transitar para o estágio seguinte,  $i$ ,  $a_{ij}$  (com  $j \neq i$ ). Bastará para isso multiplicar  $(1-a_{ij})$  pela probabilidade de um indivíduo do estágio  $j$  sobreviver durante um intervalo de projecção:

$$a_{ij} = (1-a_{ij}) S_j \quad [10.5]$$

sendo  $S_j$  a probabilidade de sobrevivência por unidade de tempo característica do estágio  $j$ .

Esta metodologia permite eventualmente estimar todos os elementos da matriz de projecção que têm a ver com sobrevivência, porém, tem um inconveniente. A equação [10.3] foi deduzida assumindo que a probabilidade de sair do estágio  $j$  no  $n$ -ésimo intervalo de projecção não tem memória de há quanto tempo um indivíduo está nesse estágio. Contudo, não é biologicamente razoável assumir que, por exemplo, a probabilidade de uma larva transitar para o estágio de pupa é a mesma, quer a larva seja larva há 15 dias ou tenha acabado de eclodir do ovo. A tomada em consideração do tempo de estadia num determinado estágio, pode ser feita de forma mais ou menos realista, mais ou menos complexa. Na secção seguinte, apresento uma técnica que me parece combinar realismo biológico com simplicidade.

#### 10.4 Estimação dos $a_{ij}$ com “memória” do tempo de estadia no estágio $j$ .

Considere-se o estágio  $j$  do ciclo de vida dividido em  $n$  unidades de tempo todas iguais. É biologicamente aceitável requerer que um indivíduo tenha de permanecer no estágio  $j$  um número mínimo de unidades de tempo, antes de estar pronto para transitar para o estágio seguinte,  $i$ . Suponhamos então que  $n$  foi escolhido de tal forma que um indivíduo tem de “cumprir” dentro de  $j$  a quantidade  $(n-1)$  de unidades de tempo, antes de estar pronto para transitar. Nos parágrafos seguintes procura-se calcular a probabilidade de que um indivíduo do estágio  $j$ , tomado aleatoriamente, esteja (e não esteja) pronto para transitar para  $i$ .

Designa-se por  $S$  a taxa de sobrevivência dentro de uma unidade de tempo em que o estágio  $j$  foi dividido e suponhamos que  $S$  se mantém constante ao longo de todo o estágio. Acompanhemos uma coorte ao longo da sua vida dentro do estágio, exactamente como fazemos para construir a life table horizontal. Designando por  $N_0$  o número de indivíduos que dá entrada no estágio  $j$ , o número de indivíduos no fim da primeira unidade de tempo dentro do estágio é  $N_0S$ , no fim da segunda unidade de tempo é  $N_0S^2$ , e assim sucessivamente. Se a população estiver estacionária, a soma de todos os indivíduos no estágio  $j$  que ainda não estão prontos para transitar, em qualquer instante, é aproximadamente dada por:

$$N_0 + N_0S + N_0S^2 + N_0S^3 + \dots + N_0S^{n-1} \quad [10.6]$$

No decorrer de um intervalo de projecção, os  $N_0S^{n-1}$  indivíduos que já cumpriram  $n-1$  unidades de tempo dentro de  $j$ , irão transitar para o estágio  $i$ , desde que sobrevivam. Os outros indivíduos permanecem no estágio  $j$ , desde que sobrevivam. A proporção que permanece viva dentro do estágio pode então ser estimada por,

$$\frac{N_0 + N_0S + N_0S^2 + N_0S^3 + \dots + N_0S^{n-2}}{N_0 + N_0S + N_0S^2 + N_0S^3 + \dots + N_0S^{n-1}} S_{ip} = \frac{1 + S + S^2 + S^3 + \dots + S^{n-2}}{1 + S + S^2 + S^3 + \dots + S^{n-1}} S_{ip} \quad [10.7]$$

Sendo  $S_{ip}$  a taxa de sobreviv6ncia correspondente a um intervalo de projec77o que, por raz6es simplificativas, se assumir6 ser igual a  $S$  (isto acontecer6 se as  $n$  unidades de tempo em que se dividiu o est6dio forem iguais ao intervalo de projec77o). As parcelas que formam o denominador do lado direito de [10.7], formam uma progress7o geom6trica (cada termo obt6m-se do anterior multiplicando por  $S$ ), cuja soma 6 dada por:

$$1 + S + S^2 + S^3 + \dots + S^{n-1} = \frac{1 - S^n}{1 - S} \quad [10.8]$$

No numerador de [10.7] est6,

$$1 + S + S^2 + S^3 + \dots + S^{n-2} = \frac{1 - S^{n-1}}{1 - S} \quad [10.9]$$

Substituindo [10.8] e [10.9] no denominador e numerador, respectivamente, de [10.7], 6 f6cil verificar que a propor77o de indiv6duos que permanece no est6dio  $j$  durante o intervalo de projec77o e sobrevive, 6 dada por,

$$\frac{1 - S^{n-1}}{1 - S^n} S \quad [10.10]$$

Subtraindo a propor77o que permanece em  $j$  6 unidade e multiplicando pela probabilidade de sobreviver, obt6m-se a propor77o de indiv6duos que transita para o est6dio seguinte e sobrevive,

$$\left(1 - \frac{1 - S^{n-1}}{1 - S^n}\right) S = \frac{(1 - S)S^{n-1}}{1 - S^n} S \quad [10.11]$$

As equa77es [10.10] e [10.11] identificam-se, respectivamente, com os elementos  $a_{jj}$  e  $a_{ij}$ , da matriz de projec77o,

$$a_{jj} = \frac{S(1 - S^{n-1})}{1 - S^n} \quad a_{ij} = \frac{(1 - S)S^n}{1 - S^n} \quad [10.12]$$

O m6todo sugere portanto um algoritmo simples para estimar os elementos da matriz de projec77o que representam sobreviv6ncia:

1. Estimar a taxa de sobreviv6ncia global de cada est6dio:  $S_j$
2. Dividir cada est6dio em  $n$  unidades de tempo iguais a um intervalo de projec77o e determinar a taxa de sobreviv6ncia,  $S$ , em cada unidade. No caso simples em que se assume sobreviv6ncia constante ao longo do est6dio,  $S = S_j^{1/n}$



3. Usar [10.12] para estimar os elementos da matriz de projecção que representam sobrevivência.

### 10.5 Da Life Table ao GCV

Na secção 10.1 apresentei a metodologia de construção do GCV e, na 10.2, a metodologia de passagem do GCV para a matriz de projecção generalizada. Como se viu, a construção do GCV não requer a existência de uma Life Table (LT). Pode ser feito apenas com base na divisão do ciclo de vida em estádios e, a *quantificação* do valor dos arcos (e elementos da MGP), pode basear-se no conhecimento do tempo médio de estadia em cada estádio, nas taxas de sobrevivência de cada estádio e nas fertilidades dos estádios.

Mas pode também acontecer que o ecologista disponha da LT da população em causa e pretenda, com base nas funções  $l_x$  e  $m_x$ , quantificar os arcos do GCV. Como vimos, esta quantificação equivale a construir uma MGP. Equivale portanto, também, a tomar decisões sobre a projecção da população. Uma das decisões diz respeito a se a população futura é visualizada em situação de pré- ou de pós-reprodução nas projecções. Esta decisão influencia os elementos da MGP e, portanto, deve também influenciar o GCV. Assim, a conversão das funções  $l_x$  e  $m_x$  da LT em GCV requer algum cuidado. Para exemplificar, vou considerar um exemplo simples de uma população com três idades com a LT da Tabela 10.1.

Tabela 10.1. Life Table (LT) de uma população hipotética, com 3 idades

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

É necessário converter os  $l_x$  e  $m_x$  em parâmetros da Matriz de Leslie ( $P_i$  e  $F_i$ ) e desenhar o GCV de forma adequada. Apesar da população ter três idades ( $x=0, 1, 2$ ) e, portanto, 3 estádios ( $i=1, 2, 3$ ), a visualização que o ecologista tem da população não é a mesma, caso esta seja visualizada como recenseada logo antes da reprodução ( $p=1$ ) ou logo após a reprodução ( $p=0$ ). Estas diferentes visualizações traduzem-se em GCV's diferentes.

Suponhamos, para começar, que  $p=1$ . O gráfico da Figura 10.3 ilustra a situação. Apesar de haver 3 estádios no ciclo de vida, na prática o ecologista só “vê” 2 estádios, o primeiro correspondente à idade  $x=1$  e o segundo correspondente à idade  $x=2$ . Na verdade, a fase inicial do ciclo de vida correspondente a  $x=0$  anos de idade, não é “vista” senão quando os indivíduos vão fazer 1 ano de idade. A Figura 10.4 ilustra o GCV correspondente.

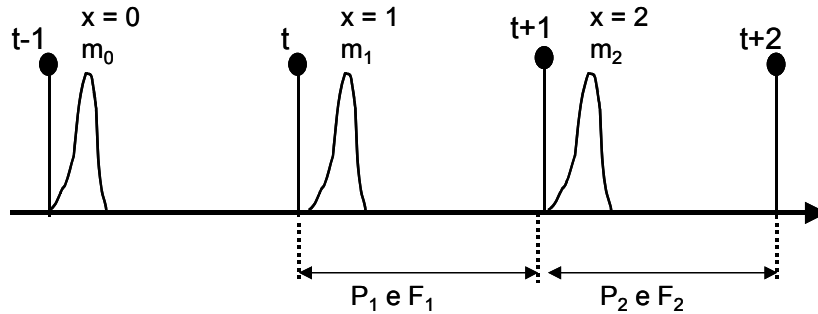
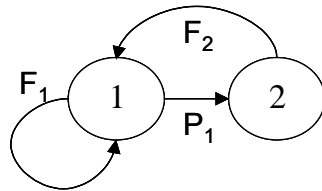


Figura 10.3. Recenseamento pré-reprodução. Uma coorte nascida no intervalo (t-1, t), só é contabilizada pelo recenseamento ocorrido em t, quando os indivíduos têm quase 1 ano de idade. Estes indivíduos são contabilizados de novo em t+1, calculando-se nessa altura o parâmetro de sobrevivência  $P_1$ , que de facto se aplica quase exclusivamente à sobrevivência da idade  $x=1$ . Em t+2 já não há indivíduos da coorte na sondagem, pois nenhum chega a fazer 3 anos de idade (cf. Tabela 10.1).

a)



b)

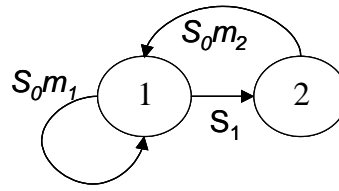


Figura 10.4a,b. O GCV correspondente à LT da Tabela 10.1, quando o recenseamento é visualizado imediatamente antes da reprodução. O estágio 1 corresponde à idade  $x=1$  e o estágio 2 à idade  $x=2$ . a) Arcos identificados pelos elementos da matriz de Leslie. b) Arcos identificados pelas taxas da LT.

Usando as regras para calcular os parâmetros da Matriz de Leslie (ML) a partir da LT, tendo em atenção que  $p=1$ , obtêm-se  $P_i = l_{i+1}/l_i$ , o que significa que  $P_1=S_1$ ,  $P_2=S_2=0$  e  $P_3=0$ . No que respeita à fertilidade, tem-se  $F_i=l_i m_i$ , mas como  $l_i=S_0$ , fica  $F_i=S_0 m_i$ . A Figura 10.4 apresenta os arcos definidos, quer em termos dos elementos da ML, quer em termos das taxas vitais da LT. Nesta situação pré-reprodução, o estágio 1 (idade  $x=1$ ) tem um autoloop, pois contribui com descendência para si próprio, uma vez que a fertilidade deste estágio é maior que zero ( $m_1>0$ ).

Suponhamos agora que  $p=0$ . A Figura 10.5 ilustra a situação. Neste caso o ecologista acompanha os 3 estádios do ciclo de vida e deve representá-los no GCV. Os 3 estádios correspondem, sucessivamente, às idades  $x=0, 1, 2$ .

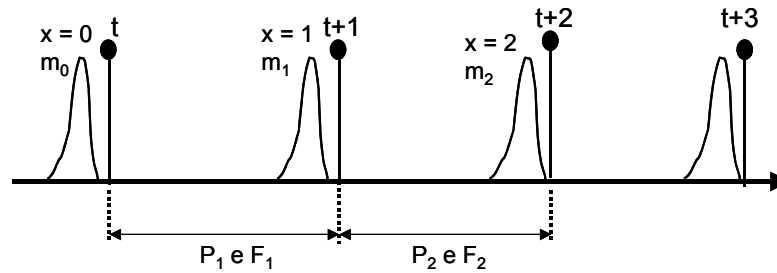


Figura 10.5. Recenseamento pós-reprodução. Uma coorte nascida imediatamente antes de  $t$ , é contabilizada no recenseamento de  $t$ , quando os indivíduos ainda têm praticamente 0 anos de idade. Estes indivíduos são contabilizados de novo em  $t+1$ , calculando-se nessa altura o parâmetro de sobrevivência  $P_1$ , que corresponde à sobrevivência da idade  $x=0$ . Em  $t+2$  estima-se  $P_2$ , que corresponde a  $S_1$ . Em  $t+3$  já não há sobreviventes da coorte.

A Figura 10.6 ilustra o GCV correspondente à situação  $p=0$ . Neste caso,  $P_i = l/l_{i-1}$  ou seja,  $P_1=S_0$ ,  $P_2=S_1$ . No que respeita à fertilidade, tem-se  $F_i = P_i m_i = S_{i-1} m_i$ , ou seja,  $F_1=S_0 m_1$ ,  $F_2=S_1 m_2$ . Notar que, no GCV, o 3º estágio (idade  $x=2$ ) não deixa descendentes para o 1º estágio. Olhando para a Figura 10.5, vê-se que a estes indivíduos corresponderia a fertilidade  $m_3$ , que é nula.

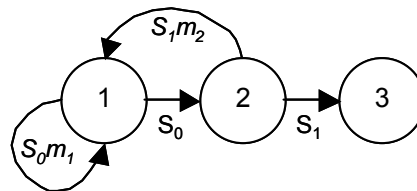


Figura 10.6. O GCV correspondente à LT da Tabela 7.1, quando o recenseamento é visualizado imediatamente após a reprodução. O estágio 1 corresponde à idade  $x=0$ , o estágio 2 à idade  $x=1$  e o estágio 3 à idade  $x=2$ . Os arcos estão identificados pelos elementos da LT.

## Literatura citada

Caswell, H. 2001 (2nd ed). *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer.

Pestana, DD e SF Velosa. 2006 (2ª ed). *Introdução à Probabilidade e à Estatística*, Vol I. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa.