

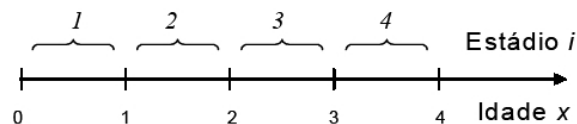
Módulo 8

Introdução aos modelos matriciais – A Matriz de Leslie

Os modelos matriciais de populações têm raízes em trabalhos de meados da década de 1940 e devem-se aos esforços de Leslie (1945), mais tarde refinados por Lefkovitch (1965). Tudo o que foi feito com a life table (LT), designadamente estudar o crescimento populacional, projectar a população, determinar a DEE e calcular o valor reprodutivo, pode também ser feito com os modelos matriciais. Estes, contudo, são um instrumento muito mais prático para lidar com ciclos de vida complexos e com populações que estão estruturadas segundo critérios fisiológicos diferentes da idade, como por exemplo classes de tamanho ou estádios de desenvolvimento (Módulo 10). Além disso, veremos mais adiante que existe uma relação estreita entre a matriz que reúne as taxas vitais da população e o gráfico do ciclo de vida da espécie, cuja utilização é biologicamente muito intuitiva. Antes de apresentar os modelos matriciais, porém, é necessário definir melhor as regras por que nos vamos pautar quando projectamos a população.

8.1 Tempo biológico e tempo de projecção.

Começo por dividir a variável contínua, que representa o tempo ao longo do ciclo de vida, em intervalos de **tempo biológico**, discretos, que se designam por **estádios** biológicos. Estes estádios podem ter todos a mesma duração e, portanto, ser coincidentes com as idades, x , mas poderiam também representar qualquer outra condição fisiológica. Para facilitar a compreensão, assumo-se para já que são coincidentes com as idades. As idades iniciam-se em $x=0$, mas os estádios, que designo por i , iniciam-se em $i=1$, de acordo com o seguinte esquema,



O estádio i ocupa portanto o intervalo de idades $i-1 < x < i$.

Quando se projecta o futuro da população, consideram-se instantes de tempo, t , $t+1$, $t+2$, ... nos quais o número de indivíduos presentes na população é contabilizado. O intervalo de tempo (t , $t+1$) é designado por **intervalo de projecção**. É um intervalo do calendário e, para evitar erros na projecção, é aconselhável que respeite duas regras. A primeira é que os intervalos de projecção têm sempre a mesma duração. A segunda regra é que a duração do intervalo de projecção não pode ser

maior do que a duração de qualquer dos estádios biológicos. A segunda regra é a mais importante. Faz com que *um indivíduo não possa saltar dois ou mais estádios biológicos em um só intervalo de projecção*. Por exemplo, se o tempo biológico foi dividido em intervalos de 1 ano, mas a população vai ser projectada de ano-e-meio em ano-e-meio, há organismos que podem saltar 2 idades na passagem de t para $t+1$, enquanto outros saltam só uma idade. A confusão que isto gera pode ser considerável. Quanto à primeira regra, serve para que não seja necessário mudar os valores dos parâmetros de projecção de cada vez que se avança um intervalo de projecção.

8.2 Os parâmetros de projecção: P_i e F_i

Nesta secção definem-se os parâmetros P_i e F_i , que passarei a utilizar para projectar a população. Numa primeira leitura, a compreensão destas definições é provavelmente facilitada se se assumir que os estádios biológicos têm todos a mesma duração, por exemplo 1 ano, e que esta, por sua vez, é também a duração dos intervalos de projecção. Ao longo da vida, um organismo transita sucessivamente do estádio i para o estádio $i+1$ e, dentro de cada estádio, origina descendentes. Os momentos em que a população é recenseada, entretanto, posicionam-se algures no meio dos estádios biológicos. Definam-se então P_i e F_i da seguinte forma,

P_i é a probabilidade de que um indivíduo do estado i , no instante de census t , sobreviva e esteja no estádio $i+1$ no próximo census $t+1$. Tratando-se de uma probabilidade, $0 \leq P_i \leq 1$. No caso de reprodutores sazonais, quando o census da população ocorre logo a seguir à reprodução, os estádios identificam-se com as idades e P_i é simplesmente a taxa de sobrevivência S_x .

F_i é o número de descendentes femininas *viáveis* de uma fêmea no estádio i , produzidas durante o intervalo de projecção $(t, t+1)$. “Viáveis” significa que estas descendentes ainda estão vivas no início do intervalo de projecção seguinte, i.e. no instante $t+1$. A restrição da definição às fêmeas já foi explicada a propósito da Life Table.

Os parâmetros P_i e F_i estão obviamente relacionados com l_x e m_x da LT mas, na prática, são em geral estimados *directamente*, sem passar pela construção de uma LT. Por exemplo, os animais do estádio i são contabilizados em t e a sua sobrevivência, P_i , é avaliada após contabilização de quantos sobreviveram em $t+1$. Isto pode ser feito independentemente da localização de t e $t+1$ relativamente à época de reprodução. O *periodo de tempo a que P_i e F_i se aplicam é definido pelo intervalo de tempo $(t, t+1)$ entre os dois census consecutivos* (Figura 8.2).

Para uma melhor compreensão do significado biológico de P_i e F_i , contudo, a sua relação com os parâmetros da LT necessita de ser esclarecida. Vou sistematizar o assunto, considerando separadamente reprodutores sazonais e contínuos. No fim, um exemplo numérico ilustra o cálculo de P_i e F_i a partir da LT.

Reprodutores sazonais

Nos reprodutores sazonais, os recém-nascidos entram na população por meio de impulsos periódicos que coincidem com as datas de aniversário (Fig 8.1). No momento da reprodução, a população é formada por indivíduos que têm exactamente x anos de idade (sendo $x= 0, 1, 2, \dots$). O

census da população, contudo, em geral não coincide com o pico da reprodução. Designe-se por p a fracção ($0 < p < 1$) que representa o tempo decorrido entre a reprodução e o census, relativamente ao intervalo de tempo biológico que estamos a considerar, por exemplo 1 ano - ver Figura 8.1. Assim sendo, na altura em que é estimada a abundância da população, esta é formada por um conjunto de idades que não são 0, 1, 2, 3, ... anos, mas sim $p, 1+p, 2+p, 3+p, \dots$ anos. Por exemplo, suponha-se que a reprodução é em Janeiro e a contabilização da população é feita 3 meses depois, em Abril. O intervalo de 3 meses relativamente ao ano, significa que $p=3/12=0.25$. Quando a população é recenseada em Abril, têm-se $N_{0.25}$ indivíduos com 3 meses, $N_{1.25}$ indivíduos com 1 ano e 3 meses, ..., N_{x+p} indivíduos com $x+p$ anos de idade. No caso particular em que os census são feitos imediatamente antes ou depois da reprodução, o valor de p tende para 1 e 0, respectivamente.

Vejamos agora o cálculo da probabilidade de sobrevivência P_i . Em reprodutores sazonais, os indivíduos de cada estágio têm todos aproximadamente a mesma idade. Recordando a equivalência entre estádios e idades ($x=i-1$), qualquer indivíduo no estágio i , tem exactamente $x = i-1+p$ anos (Figura 8.2). Assim sendo, a relação entre P_i e a função l_x da LT é,

$$P_i = \text{probabilidade de sobreviver desde a idade } i-1+p \text{ até à idade } i+p, \text{ isto é, entre dois census.}$$

$$= l_{i+p} / l_{i-1+p} \tag{8.1}$$

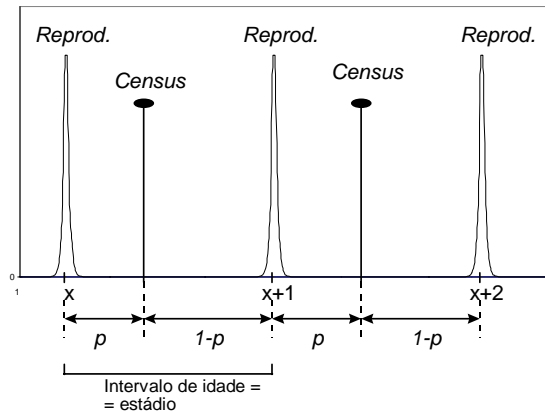


Figura 8.1 Alternância entre os picos de reprodução e o momento do census (=recenseamento) numa população de reprodutores sazonais. A fracção de tempo p é igual ao tempo que decorre entre um pico reprodutor e o census, a dividir pelo tempo total entre dois picos reprodutores.

A equação [8.1] é uma mera aplicação da fórmula $S_x = l_{x+1} / l_x$, mas tem em atenção a deslocação “para a frente” da fracção de tempo p . No caso particular em que o census é feito imediatamente a seguir à reprodução, $p \approx 0$, está-se na situação em que $P_i = S_x$.

Quanto à fertilidade. O parâmetro de projecção F_i é dado por,

$$F_i = l_p P_i^{1-p} m_i \tag{8.2}$$

A Figura 8.2 ilustra a lógica subjacente a [8.2]. A quantidade m_i , lida a partir da LT, é a produção de descendentes dum indivíduo do estágio i , na altura do ano em que celebra o seu i -ésimo

aniversário. P_i^{1-p} é a probabilidade de que um indivíduo sobreviva durante a fracção $1-p$, desde o census em t , até à idade de reprodução $x=i$. Esta probabilidade assume o pressuposto simplificador de que há uma força de mortalidade constante ao longo do tempo. (Se houver informação detalhada sobre a taxa de sobrevivência sazonal ao longo da fracção $1-p$ do ano, pode evidentemente ser usada em vez de P_i^{1-p}). Logo após o impulso de recém-nascidos, estes ainda vão ter de sobreviver durante a fracção p do ano, até poderem ser contados no census seguinte em $t+1$. Esta probabilidade de sobrevivência é l_p . Se l_p não for conhecida a partir da LT, terá de ser estimada aproximativamente por interpolação. No caso particular em que o census é feito imediatamente a seguir à reprodução, $p \approx 0$ e $l_0 = 1$. A equação [8.2] simplifica-se:

$$F_i = P_i m_i \tag{8.3}$$

No caso particular de census imediatamente antes da reprodução, $p \approx 1$, obtém-se:

$$F_i = l_1 m_i$$

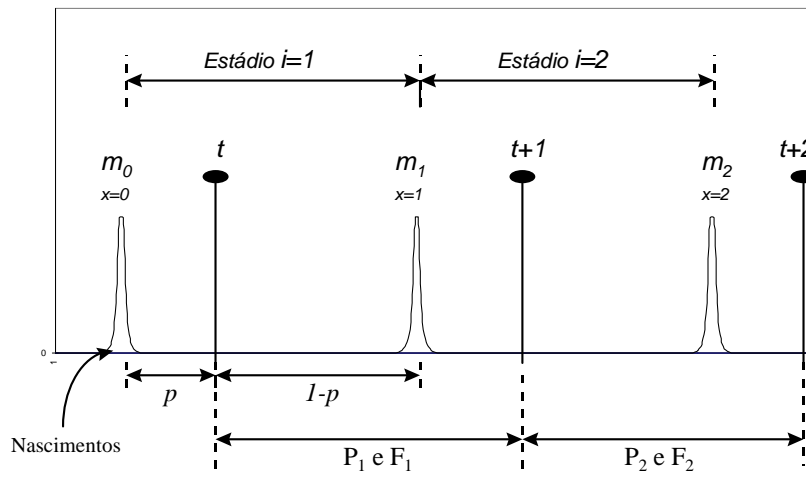
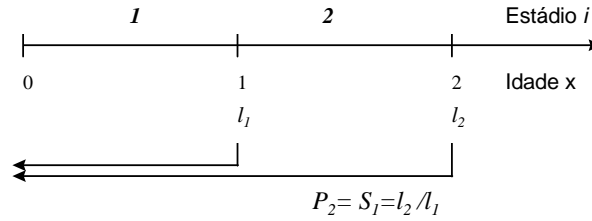


Figura 8.2. Evolução duma coorte de recém-nascidos e relação com os intervalos de projecção aos quais se aplica P_i e F_i . A coorte nasce em $x=0$ e inicia o estágio $i=1$. Convenciona-se que $m_0=0$, senão os recém-nascidos reproduzir-se-iam no dia em que nascem. No primeiro census, em t , as idades na população são p , $1+p$, $2+p$, A probabilidade de sobreviver até à próxima reprodução é P_1^{1-p} . A probabilidade de sobreviver até ao census seguinte, em $t+1$, é P_1 . No dia em que a coorte faz $x=1$ ano, a fertilidade por fêmea é m_1 e termina o estágio 1. A descendência, por fêmea do estágio 1, viva no instante t , durante o intervalo de projecção $(t, t+1)$, seria m_1 se nenhuma fêmea tivesse morrido na fracção de tempo $1-p$. Porém, na altura da reprodução, só está viva a proporção P_1^{1-p} das fêmeas que estavam em t . Assim, a contribuição por fêmea é $m_1 P_1^{1-p}$. Os seus descendentes têm probabilidade l_p de sobreviver até $t+1$. Logo, $F_1 = l_p m_1 P_1^{1-p}$ é a descendência que chega viva até $t+1$, por fêmea do estágio 1, durante o intervalo de projecção $(t, t+1)$.

Reprodutores contínuos

P_i é a probabilidade de um indivíduo do estágio i (idade $x=i-1$) sobreviver ao longo de todo o intervalo de projecção $(t, t+1)$. Esta probabilidade depende da idade exacta do indivíduo dentro do

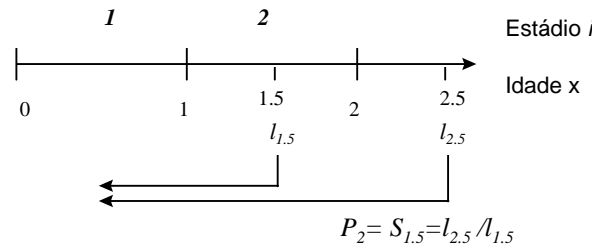
estádio i . Se o indivíduo tivesse exactamente $x=i-1$ anos, a probabilidade de sobreviver era $P_i = S_{i-1} = l_i / l_{i-1}$. Por exemplo, para o estágio $i=2$,



Contudo, em reprodutores contínuos, os indivíduos que dizemos terem x anos, na realidade têm qualquer idade compreendida entre x e $x+1$ anos, isto é entre $i-1$ e i anos. Para resolver este problema, vamos substituir S_{i-1} pela sobrevivência do ponto médio do intervalo $i-1 \leq x \leq i$. Esse ponto é $i-1+0.5$ e a sobrevivência deste ponto é,

$$P_i = S_{i-1+0.5} = \frac{l_{i+0.5}}{l_{i-1+0.5}} \quad [8.4]$$

Por exemplo, para o estágio $i=2$, tem-se agora,



Como a LT em geral não tem valores de l_x para idades fraccionárias, vamos aproximar $l_{i+0.5}$ pela média aritmética entre l_i e l_{i+1} e vamos aproximar $l_{i-1+0.5}$ pela média entre l_{i-1} e l_i . Partindo de [8.4], tem-se então,

$$P_i = S_{i-1+0.5} = \frac{l_{i+0.5}}{l_{i-1+0.5}} \approx \frac{\frac{l_i + l_{i+1}}{2}}{\frac{l_{i-1} + l_i}{2}}$$

finalmente,

$$P_i \approx \frac{l_i + l_{i+1}}{l_{i-1} + l_i} \quad [8.5]$$

Note-se que os valores de l_x em [8.5] podem ser lidos *directamente* na LT. Por exemplo, l_2 em [8.5] é mesmo $l_{x=2}$ da LT (e não l_{2-1}).

Vejamos agora F_i . Recorde-se que m_x se aplica a uma fêmea que acaba de entrar na idade $x=i-1$, porém, em reprodutores contínuos, há fêmeas com idade $x=i-1$ que estão quase a sair de $x=i-1$ e a entrar em $x+1=i$. Assim sendo, durante o intervalo de projecção $(t, t+1)$, um indivíduo médio do

estádio i , produz um número de descendentes que é a média entre m_{i-1} e m_i . Antes de calcular a média, porém, é preciso ponderar a fertilidade m_i pela probabilidade do indivíduo na idade $x=i-1$ sobreviver até $x+1=i$, isto é, P_i . Assim,

$$F_i = \frac{m_{i-1} + P_i m_i}{2}$$

Mas F_i só deve incluir os recém-nascidos que chegam vivos ao fim do intervalo $(t, t+1)$. Em reprodutores contínuos, alguns indivíduos nascem logo a seguir a t , outros nascem perto de $t+1$. Se os nascimentos são uniformes ao longo do ano, um recém-nascido tem, em média, de sobreviver durante meio intervalo de projecção. A probabilidade de isso acontecer é $l_{0.5}$. Assim, tem-se finalmente,

$$F_i = l_{0.5} \frac{m_{i-1} + P_i m_i}{2} \tag{8.6}$$

$l_{0.5}$ é a taxa de sobrevivência até à idade 0.5. Se não estiver explícita na LT, pode ser interpolada a partir de l_0 e l_1 pela média geométrica:

$$l_{0.5} = \sqrt{l_0 l_1} = \sqrt{l_1} \tag{8.7}$$

8.3 Exemplo numérico

Vou ilustrar o cálculo numérico dos parâmetros de projecção, utilizando para isso a seguinte LT:

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

Começo por assumir que se trata de um reprodutor sazonal e vou considerar as três situações possíveis de posicionamento dos census relativamente à época de reprodução ($p \approx 0$, $0 < p < 1$ e $p \approx 1$). As Figura 8.3 ilustra as três situações. Note-se desde já que o posicionamento do período de tempo a que se aplica P_1 (e F_1), relativamente às idades, muda à medida que p aumenta. Depois dos reprodutores sazonais, considero uma quarta situação, a dos reprodutores contínuos.

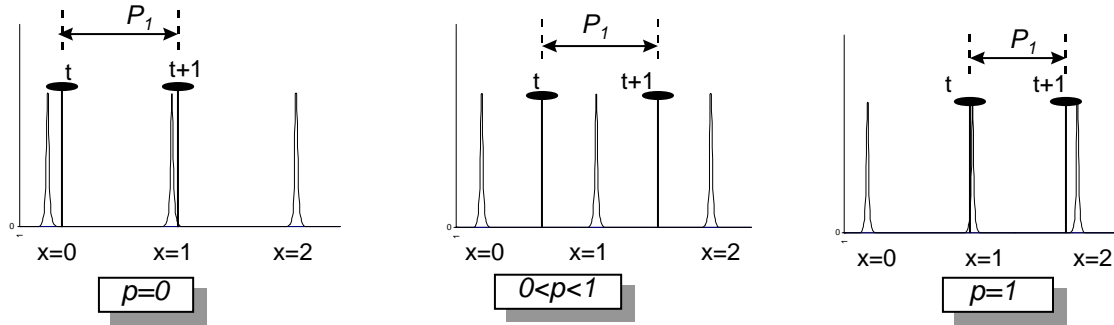


Figura 8.3 Posicionamento do periodo de tempo a que se aplica P_1 , relativamente às idades x , à medida que a fracção p aumenta de $p=0$ para $0 < p < 1$ e, finalmente, $p=1$. Os instantes dos censos estão assinalados por t e $t+1$; os picos de reprodução estão assinaladas como na Fig. 8.1. Notar que P_1 começa por ser sobrevivência da idade $x=0$ para passar a ser sobrevivência da idade $x=1$.

1. Caso $p \approx 0$

O cálculo da sobrevivência é directo, por aplicação de [8.1],

$$P_1 = \frac{l_1}{l_0} = \frac{0.24}{1} = 0.24, \quad P_2 = \frac{l_2}{l_1} = \frac{0.058}{0.24} = 0.242, \quad P_3 = \frac{l_3}{l_2} = \frac{0}{0.058} = 0$$

P_3 é nulo, pois nenhum indivíduo chega vivo ao estágio $i=4$ (idade $x=3$).

O cálculo de F_1 requer uma interpretação de m_0 . O valor de m_0 refere-se ao momento do nascimento da coorte (Fig. 8.2) e, por convenção, $m_0=0$ (Caswell 2001, Ebert 1999). Os indivíduos do estágio $i=1$ ($x=0$) reproduzem-se quando celebram o seu primeiro aniversário e, nessa altura, deixam m_1 descendentes *per capita*. Assim, por aplicação de [8.2],

$$F_1 = l_0 P_1 m_1 = 1 \times 0.24 \times 20 = 4.8 \quad F_2 = l_0 P_2 m_2 = 1 \times 0.242 \times 24 = 5.808 \quad F_3 = l_0 P_3 m_3 = 1 \times 0 = 0$$

Os indivíduos do estágio 3 já não têm sobreviventes no momento do seu 3º aniversário ($x=3$), quando se deviam reproduzir.

2. Caso $0 < p < 1$

Pretende-se calcular os parâmetros P_i e F_i para projectar a população em instantes de tempo que estão deslocados a fracção p para a frente da época de reprodução, a partir de uma LT construída seguindo uma coorte recenseada também p unidades de tempo para a frente da época de reprodução. Assim sendo, as idades na nossa LT não são de facto 0, 1, 2, ... mas sim $p, 1+p, 2+p, \dots$

Suponhamos que $p=0.5$. O cálculo dos valores de P_i decorre exactamente como no exemplo anterior em que $p \approx 0$, e os resultados numéricos são idênticos, mas há que ter em atenção que desta vez referem-se a intervalos de idades diferentes, todos 0.5 anos mais velhos:

$$P_1 = \frac{l_{1.5}}{l_{0.5}} = \frac{0.24}{1} = 0.24; \quad P_2 = \frac{l_{2.5}}{l_{1.5}} = \frac{0.058}{0.24} = 0.242; \quad P_3 = \frac{l_{3.5}}{l_{2.5}} = 0$$

No cálculo de F_i aplica-se [8.2], onde surge o termo $l_{0.5}$ que é também calculado pela média geométrica [8.7],

$$F_1 = l_{0.5} P_1^{1-0.5} m_1 = \sqrt{0.24} (0.24)^{0.5} (20) = 4.80$$

$$F_2 = l_{0.5} P_2^{1-0.5} m_2 = \sqrt{0.24} (0.242)^{0.5} (24) = 5.78$$

3. Caso $p \approx 1$

Pretende-se agora adaptar a LT à situação de census da população em pré-reprodução. Por aplicação de [8.1],

$$P_1 = \frac{l_2}{l_1} = \frac{0.058}{0.24} = 0.242, \quad P_2 = \frac{l_3}{l_2} = \frac{0}{0.058} = 0$$

Pode parecer confuso que P_1 se coloque entre as idades $x=1$ e $x=2$. A Fig. 8.3 ilustra o deslocamento da posição do parâmetro de projecção P_1 com o aumento de p . Recorde-se que P_i e F_i se aplicam aos intervalos entre census e não aos estádios do ciclo de vida *sensu stricto*.

Quanto a F_i , por aplicação de [8.2],

$$F_1 = l_1 m_1 = 0.24 \times 20 = 4.8 \quad F_2 = l_1 m_2 = 0.24 \times 24 = 5.76$$

4. Reprodutores contínuos

Por aplicação de [8.5] a [8.7],

$$P_1 = \frac{l_1 + l_2}{l_0 + l_1} = \frac{0.24 + 0.058}{1 + 0.24} = 0.240 \quad P_2 = \frac{l_2 + l_3}{l_1 + l_2} = \frac{0.058 + 0}{0.24 + 0.058} = 0.195$$

$$F_1 = \sqrt{l_1} \frac{m_0 + P_1 m_1}{2} = \sqrt{0.24} \frac{0 + 0.24 \times 20}{2} = 1.176$$

$$F_2 = \sqrt{l_1} \frac{m_1 + P_2 m_2}{2} = \sqrt{0.24} \frac{20 + 0.195 \times 24}{2} = 6.045$$

O valor de F_1 é baixo, relativamente ao mesmo parâmetro calculado nos casos anteriores. Isto deve-se ao valor $m_0=0$, apropriado para reprodutores sazonais, mas que seria provavelmente superior no caso de reprodutores contínuos, atendendo a que $m_1=20$.

8.4 A matriz de Leslie

Considere-se a população em t , no início do intervalo de projecção ($t, t+1$), e designe-se por $N_{1,t}$ o número de indivíduos no estágio 1, $N_{2,t}$ o número de indivíduos no estágio 2, ..., $N_{i,t}$ o número de indivíduos no estágio i . Se não houver migração, no instante $t+1$ o número de indivíduos no estágio 1 é a soma da contribuição de todos os $N_{i,t}$'s:

$$N_{1,t+1} = F_1 N_{1,t} + F_2 N_{2,t} + F_3 N_{3,t} + \dots + F_k N_{k,t} = \sum_{i=1}^k F_i N_{i,t} \quad [8.8]$$

onde k é o último estágio. Os indivíduos no estágio 2, em $t+1$, são os que estavam no estágio 1 e transitaram de estágio,

$$N_{2,t+1} = P_1 N_{1,t}$$

De um modo geral,

$$N_{i+1,t+1} = P_i N_{i,t}, \quad i = 1, \dots, k-1 \quad [8.9]$$

Uma vez definidos os F_i 's e os P_i 's, como descrito na secção anterior, a projecção da população por [8.8] e [8.9] decorre pacificamente e pode ser repetida sucessivamente para vários intervalos de projecção. Leslie (1945) reconheceu que as operações [8.8] e [8.9] podiam ser representadas por meio de operações de álgebra de matrizes de forma simples. Para isso, é necessário primeiro construir a chamada **matriz de projecção**, **A**, também chamada matriz de transição da população. Os elementos de **A** são os F 's e P 's organizados da seguinte forma:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_k \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 \end{bmatrix} \quad [8.10]$$

A é uma **matriz quadrada**, por outras palavras, o número de linhas iguala o número de colunas. As contribuições reprodutivas de cada estágio ocupam a primeira linha de **A** e as probabilidades de transição de estágio ocupam a primeira sub-diagonal. Quando tem esta forma (8.10), **A** é designada por **matriz de Leslie**, em reconhecimento do trabalho de Patrick Leslie. Veremos mais adiante que, quando o intervalo de projecção ($t, t+1$) tem duração inferior à duração dos estádios biológicos, ou quando o ciclo de vida é relativamente complexo, **A** pode tomar outras formas.

Se a estrutura etária da população no instante t fôr representada pelo vector-coluna **N_t**:

$$\mathbf{N}_t = \begin{bmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ \dots \\ N_{k,t} \end{bmatrix} \quad [8.11]$$

É fácil verificar que as operações [8.8] e [8.9], para obter a estrutura etária em t+1, isto é \mathbf{N}_{t+1} , equivalem a multiplicar \mathbf{N}_t à esquerda por \mathbf{A} :

$$\mathbf{N}_{t+1} = \begin{bmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ \dots \\ N_{k,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^k F_i N_{i,t} \\ P_1 N_{1,t} \\ P_2 N_{2,t} \\ \dots \\ P_{k-1} N_{k-1,t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_k \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ \dots \\ N_{k,t} \end{bmatrix} \quad [5.12]$$

ou, mais simplesmente,

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A} \mathbf{N}_t \quad [8.12]$$

Recorde-se que o produto de matrizes é possível quando o número de linhas e colunas (m_1, n_1) da matriz à esquerda e da matriz à direita (m_2, n_2) são tais que $n_1=m_2$. O resultado é uma matriz com dimensão (m_1, n_2). Em [5.12], o vector \mathbf{N}_{t+1} de dimensão ($k, 1$) resulta do produto da matriz \mathbf{A} de dimensão (k, k) pelo vector \mathbf{N}_t de dimensão ($k, 1$).

Assumindo que os elementos de \mathbf{A} se mantêm constantes no intervalo (t+1, t+2), então a relação entre \mathbf{N}_{t+2} e \mathbf{N}_{t+1} deve ser,

$$\mathbf{N}_{t+2} = \mathbf{A} \mathbf{N}_{t+1}.$$

Mas como $\mathbf{N}_{t+1}=\mathbf{A}\mathbf{N}_t$, então,

$$\mathbf{N}_{t+2} = \mathbf{A} \mathbf{A} \mathbf{N}_t = \mathbf{A}^2 \mathbf{N}_t$$

Assumindo que \mathbf{A} se mantém constante, poder-se-ia obter \mathbf{N}_{t+3} , \mathbf{N}_{t+4} , etc. do mesmo modo. De um modo geral,

$$\mathbf{N}_{t+n} = \mathbf{A}^n \mathbf{N}_t \quad [8.13]$$

A equação [8.13] mostra que a estrutura da população, ao fim de n intervalos de projecção, pode ser obtida calculando a n -ésima potência de \mathbf{A} . Torna-se portanto interessante ter meios para avaliar as características da n -ésima potência de \mathbf{A} . Infelizmente, o assunto não é simples, por isso vou adiá-lo para mais tarde. Para já, o exemplo numérico a seguir vai permitir deduzir outra propriedade interessante de \mathbf{A} .

Considere-se a LT

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 obtidos na secção anterior. Pressupondo que se trata de um reprodutor sazonal e que os censos 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.

Exercício 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 \mathbf{A} (eq. 5.12),

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

onde $1152=(4.8 \times 240)+(5.76 \times 0)$ e $58.08=(0.242 \times 240)+(0 \times 0)$ 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 da secção 3.4, 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 DEE foi atingida em $t+3$.

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

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,

$$1152/240=4.8, 5864.14/1152=5.090, \dots, 150991.63/29753.64=5.075, 766234.01/150991.63=5.075$$

Esse valor é 5.075, que já anteriormente 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 \mathbf{A} . Vimos que \mathbf{N}_{t+5} tanto pode ser obtido multiplicando \mathbf{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 \mathbf{N} que é equivalente à transformação causada pela matriz \mathbf{A} :

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

Em álgebra, um escalar com esta propriedade é, por definição, designado por **autovalor** (ou valor próprio) da matriz \mathbf{A} . Já agora, também por definição, um vector \mathbf{N} que verifique a igualdade [8.14] designa-se por **autovector** (ou vector próprio) de \mathbf{A} correspondente a λ . Se \mathbf{N} é um autovector de \mathbf{A} que corresponde ao autovalor λ , então $c\mathbf{N}$ também o é, sendo c uma constante qualquer diferente de zero. Uma matriz quadrada de dimensão (n, n) tem, pelo menos, um autovalor diferente de zero e, no máximo, n autovalores diferentes, habitualmente designados por $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \dots, \lambda_n$. O *maior* dos autovalores, 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, $\lambda_1 = 5.075$ é um valor próprio de \mathbf{A} . Acontece que \mathbf{A} tem ainda um segundo valor próprio que é $\lambda_2 = -0.275$. O raio espectral é portanto $\lambda_1 = 5.075$.

De um modo geral, é possível demonstrar que *uma vez atingida a DEE, a taxa de incremento da população, λ , é o primeiro autovalor da matriz de projecção da população, λ_1 . Qualquer dos autovectores correspondentes a λ_1 permite determinar a DEE da população.*

Uma vez atingida a DEE, a matriz de projecção pode ser substituída por λ_1 na equação [5.12]:

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

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:

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

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 e que existem técnicas para os calcular directamente a partir de \mathbf{A} . Como estas técnicas são um pouco morosas, é hábito recorrer a programas computacionais para o fazer.

Sumarizando, dada a LT de uma população, podemos construir a sua matriz de projecção usando as equações [8.1] a [8.7]. A DEE da população e a sua taxa de incremento em DEE, podem ser obtidas por aplicação sucessiva de [5.12] ou por [8.13].

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,

$$\begin{bmatrix} 4.8 & 5.808 & 0 \\ 0.24 & 0 & 0 \\ 0 & 0.242 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 4.8 & 5.78 & 0 \\ 0.24 & 0 & 0 \\ 0 & 0.242 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1.176 & 6.045 & 0 \\ 0.24 & 0 & 0 \\ 0 & 0.195 & 0 \end{bmatrix}$$

Exercício Verificar se os elementos de **A** estão correctos em cada caso, usando [8.1] a [8.7].

Exercício Qual é o maior valor próprio 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 ajustar ligeiramente os valores de F_i . É de esperar portanto que λ_1 seja muito pouco diferente do caso $p \approx 1$. Os valores próprios de **A** para $0 < p < 1$ são, de facto, $\lambda_1 = 5.073$ e $\lambda_2 = -0.273$.

Finalmente, no caso de reprodução contínua, vimos (fim da secção 8.3) 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 o 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 maior valor próprio, $\lambda_1 = 1.928$, é significativamente inferior ao anterior 5.07.

Literatura Citada

Caswell, H. 2001 (2nd ed). *Matrix Population Models*. Sinauer, Sunderland, Mass.

Ebert, T.A. 1999. *Plant and Animal Populations. Methods in Demography*. Academic Press, San Diego, Calif.

Lefkovich, LP. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**:1-18.

Leslie, PH. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**:183-212.