

Ecologia Teórica

Uma Outra Explanação

I-Populações Isoladas

Luís Soares Barreto



Costa de Caparica
2013

2 © L. S. Barreto, 2013. Ecologia Teórica - I
Ecologia Teórica

Sem texto

Ecologia Teórica
Uma Outra Explicação
I-Populações Isoladas

Sem texto

Ecologia Teórica *Uma Outra Explicação*

I-Populações Isoladas

Luís Soares Barreto

*Professor Catedrático Jubilado
do Instituto Superior de Agronomia*

© Luís Soares Barreto, 2013

Ecologia Teórica. Uma Outra Explicação I-Populações Isoladas

Edição do autor

Prof. Doutor Luís Soares Barreto
Av. do Movimento das Forças Armadas, 41 – 3D
2825-372 Costa de Caparica
Portugal

Este “e-book” é freeware, mas não é do domínio público. Pode ser divulgado livremente, respeitada a sua autoria e direitos conexos, desde que o seja na sua totalidade, mas não pode ser comercializado. Quem o utilizar fá-lo totalmente por sua conta e risco, e não me pode ser imputada nenhuma responsabilidade, de nenhuma natureza e a qualquer título, por pretensos inconvenientes resultantes da sua utilização.

Com os melhores cumprimentos

Para a Sandra Isabel, Luísa Maria

*Para a Sandra Isabel, Luísa Maria
e todos aqueles que estudem e
praticuem Ecologia*

Imagem da capa Capa

Imagem da capa Capa

Imagem da capa

Cabeça de lince ibérico, obtida na internet, de autor/a que não consegui identificar, mas certamente espanhol/a, a quem estou grato. Diminui a largura da imagem inicial

Mensagem da capa

**Protejamos as espécies em perigo de extinção como o lince ibérico e a biodiversidade em geral.
Nesta tarefa, o contributo da ecologia é indispensável**

O autor

Luís Soares Barreto, engenheiro silvicultor, M.F. (ecologia florestal), Ph. D. (investigação operacional aplicada à silvicultura; Duke University, E.U.A.), é professor catedrático jubilado do Instituto Superior de Agronomia, da Universidade Técnica de Lisboa, tendo anteriormente exercido actividade na investigação e ensino superior, em Moçambique. É o único português que estabeleceu uma teoria científica. Começou por criar uma teoria, de carácter sintáctico, dedutivo-matemático, abrangendo de forma unificada povoamentos florestais puros e mistos, tanto regulares como irregulares, sendo a única disponível, com esta abrangência, neste domínio. Em 2005, apresentou uma construção do mesmo tipo no âmbito da ecologia teórica, de que a primeira passou a ser um caso particular, apresentado uma sua versão mais abrangente em 2011, como contribuição pessoal para o Ano Internacional da Floresta • 2011. É sócio honorário da Associação Portuguesa de Engenheiros do Ambiente por ter concebido, instalado, e consolidado a primeira licenciatura em engenharia do ambiente, em Portugal, na Faculdade de Ciências e Tecnologia, da Universidade Nova de Lisboa, em 1977, onde prestou colaboração graciosa durante cerca de oito anos. A sua lista de textos didáticos, científicos, técnicos e de comunicações a várias reuniões científicas ultrapassa as duas centenas. Exerceu atividade de consultoria no âmbito das engenharias do ambiente e florestal.

Trabalhos recentes do autor

Trabalhos recentes do autor

- Conceitos e Modelos da Dinâmica de uma Coorte de Árvores. Aplicação ao Pinhal.* “e-book”. 2ª edição. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa, 2004.
- Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão.* “e-book”. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa, 2004.
- Theoretical Ecology. A Unified Approach.* “e-book”. Edição do autor, Costa de Caparica, 2005.
- The Stochastic Dynamics of Self-Thinned-Pure Stands. A Simulative Quest. *Silva Lusitana*, 14(2):227-238, 2006.
- The Changing Geometry of Self-Thinned Mixed Stands. A Simulative Quest. *Silva Lusitana*, 15(1):119-132, 2007.
- The Reconciliation of r-K, and C-S-R Models for Life-History Strategies. *Silva Lusitana*, 16(1):97-103, 2008.
- O Algoritmo Barcor: Classificação de Cortiça para Rolhas Recorrendo a Quatro Atributos de Qualidade. *Silva Lusitana*, 16(2):207-227, 2008.
- Growth, Regeneration, and Survival Indices for Tree Species. *Silva Lusitana*, 17(1):83-95, 2009.
- Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209, 2009.
- Simulação do Carbono Retido no Pinhal Bravo e da sua Acreção. *Silva Lusitana*, 18(1):47-58, 2010.
- Simulator SB-IberiQu.* Simulador de povoamentos puros auto-desbastados regulares de *Quercus robur*, escrito em Scilab. setembro, 2010.
- Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica.* “e-book”. Edição do autor, Costa de Caparica, novembro, 2010.
- The Blended Geometry of Self-Thinned Uneven-Aged Mixed Stands. *Silva Lusitana*, 18(2):225-237, 2010.
- From Trees to Forests. A Unified Theory.* “e-book”. Edição do autor, Costa de Caparica, maio, 2011.
- Modelling and Simulating Omnivory. *Silva Lusitana*, 19(1):67-83, 2011.
- The Gobar Yield and Allometry of Self-Thinned Mixed Forests. A Theoretical and Simulative Inquiry.* *Silva Lusitana*, 20(1/2):83-103, 2012.

Trabalhos submetidos para publicação

- Gause's Competition Experiments with Paramecium sps. Revisited.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em setembro de 2007.
- Plant Growth and Kleiber's Law.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em março de 2009.
- A Unified Theory for Self-Thinned Pure Stands. A Synoptic Presentation.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em maio de 2009.
- A Unified Theory for Self-Thinned Mixed Stands. A Synoptic Presentation.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em maio de 2009.
- The Simulation of Thinning in Mixed Even-Aged Stands.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em outubro de 2009.
- An Ecological Approach to the Management of Mixed Uneven-Aged Forests.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em outubro de 2009.
- Breve Revisitação do Algoritmo BARCOR.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em novembro de 2009.
- The Total Biomass of Self-Thinned Mixed Forests. A Theoretical and Simulative Inquiry.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em fevereiro de 2010.
- Introducing Simulator SB-IberiQu, and Algorithm SB-AloThin.* Submetido à revista *Silva Lusitana*, em novembro de 2010.

Índice

Conteúdo

Ecologia Teórica	3
© Luís Soares Barreto, 2013	6
<i>Para a Sandra Isabel, Luísa Maria</i>	7
Imagem da capa Capa.....	8
Imagem da capa.....	8
<i>O autor</i>	9
Trabalhos recentes do autor	10
Índice	11
Elenco das caixas com listagens de programas. Número/M(axima), R ou S(cilab)	16
1.1 Enquadramento e Propósito deste Livro	18
1.2 A Orientação Básica Adotada	21
1.3 Sistemas e Modelos	22
1.4 Que Modelo Usar?	30
1.5 Acerca de Software e Programas.....	30
1.6 Fluxogramas e Equações.....	32
1.7 Algumas Definições sobre Equações Diferenciais e Discretas	35
1.8 Das Equações Discretas para as Contínuas.....	41
1.9 A Distribuição Etária Estável	42
1.10 O Livro.....	43
1.11 Os Pressupostos Básicos Subjacentes a este Livro	45
1.12 Bibliografia	46
POPULAÇÕES ISOLADAS	48
2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos.....	49
2.1 Introdução.....	49
2.2 Uma Breve Incursão pela Análise dimensional.....	49
2.3 As Variáveis de Estado dos Organismos e das Populações	51
2.4 Bibliografia	54
3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida.....	55
3.1 Introdução.....	55
3.2 Equações Alométricas.....	56
3.3 Auto Semelhança	61

Índice

3.4 Bibliografia	65
4 Crescimento Independente da Densidade	67
4.1 Introdução.....	67
4.2 O Modelo em Progressão Geométrica	67
Caixa 4.1.....	79
4.3 O Modelo Exponencial.....	80
4.4 Bibliografia	85
5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística.....	86
5.1 Introdução.....	86
5.2 Pressupostos.....	87
5.3 Modelo.....	87
5.4 Análise do Modelo	95
5.5 A Equação Logística com Desfasamento.....	98
5.6 A Equação Teta-logística	100
5.7 Formas Discretas da Equação Logística	102
5.8 Análise da Equação Logística Discreta	105
5.9 Comentário Conclusivo	113
5.10 Bibliografia	114
6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz	116
6.1 Introdução.....	116
6.2 Pressupostos.....	118
6.3 Modelo.....	118
6.4 Análise do Modelo	133
6.5 Modelos Discretos	135
6.6 A EGZ com Desfasamento.....	144
6.7 Um Padrão Único para o Crescimento Biológico	147
6.8 A Constância Específica dos Valores de c e R_i	149
6.9 Propriedades das Variáveis Gompertzianas	150
6.10 O Ajustamento da EGZ.....	150
6.11 O Ajustamento da EGZ no Software Scilab	158
6.12 O Ajustamento da EGZ Contínua no Software R.....	161
6.13 Ajustar o Método de Khilmi no wxMaxima	166
6.14 Procediemnto Geral par Caracterizar uma Espécie	166

Índice

6.15 Um Algoritmo <i>à la</i> Bartlett para a Simulação Estocástica da EGZ	169
6.16 Bibliografia	176
Apêndice I	177
Apêndice II	180
7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas	185
7.1 Introdução.....	185
7.2 As Leis Básicas.....	185
7.3 A Simetria Tempo-Espaço entre uma Coorte e uma População com Estrutura Etária	189
7.4 A Auto-Semelhança do Crescimento das Populações	190
7.5 Confirmação Empírica com uma Espécie Animal	195
7.6 As Dinâmicas de uma Coorte de Árvores e de outra de Peixes	200
7.7 A Produção Total de uma Coorte	209
7.8 Bibliografia	211
8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial	212
8.1 Introdução.....	212
8.2 Curvas de Sobrevivência	213
8.3 O Padrão de Fecundidade.....	217
8.4 A Tabela de Vida	218
8.5 A Equação de Euler-Lotka	223
8.6 Atributos das Populações	227
8.7 O Modelo Matricial de Leslie.....	231
8.8 Olhando as Matrizes de Perto	241
8.9 A Análise do Modelo Matricial de Leslie	242
8.10 A Sensibilidade e Elasticidade de λ_1	248
8.11 A Computação do Modelo Matricial de Leslie.....	251
8.12 Duas Variantes do Modelo de Leslie.....	257
8.13 Considerações Finais.....	260
8.14 Bibliografia	261
9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana.....	263
9.1 Introdução.....	263
9.2 Demografia Gompertziana	265
9.3 Estimar as Taxas Permanência, Transição e Mortalidade	270
9.4 Modelo de Equações Diferenciais.....	276
9.5 Usando a Biomassa em Vez do Número de Indivíduos	284

Índice

9.6 Modelação da Variação Intra Anual de uma Floresta Pura Estruturada	291
9.7 O Algoritmo SB-PRISM e a Estrutura Encoberta da Curva de Gompertz.....	295
9.8 Bibliografia	298
Apêndice	298
10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência.....	304
10.1 Introdução.....	304
10.2 Um Plano de Análise	304
10.3 As Matrizes de Leslie	306
10.4 Os Índices de Crescimento.....	307
10.5 Índices de Regeneração e Sobrevivência.....	308
10.6 Informação Superveniente	310
10.7 O Programa ICIRISPB.....	311
10.8 Bibliografia	312
11 As Estratégias Bionómicas das Espécies	314
11.1 Introdução.....	314
11.2 A Escolha do Modelo r-K.....	314
11.3 Uma Rememoração do Modelo r-K.....	315
11.4 Uma Escala para o Contínuo r-K	316
11.5 Uma Reinterpretação do Contínuo r-K	316
11.6 Uma Aplicação do Algoritmo COMPTO	318
11.7 Comparação entre Espécies com diferentes EB	323
11.8 Conclusões e Comentários	331
11.9 Bibliografia	333
12 A Lei de Kleiber	334
12.1 Introdução.....	334
12.2 A Formulação de uma Hipótese	335
12.3 Um Modelo para a Hipótese.....	335
12.4 A Interpretação do Modelo	336
12.5 Uma corroboração recorrendo a árvores	336
12.6 Bibliografia	340
13 Meta-populações	342
13.1 Introdução.....	342
13.2 A Abordagem Clássica.....	345

Índice

13.3 Modelação e Simulação de um Sistema Continente-Ilhas	355
13.4 Modelação e Simulação de uma Meta-população	361
13.5 Uma Anotação sobre Ecologia Espacial	372
13.6 Bibliografia	374
14 O Aproveitamento das Populações.....	376
14.1 Introdução.....	376
14.2 A Exploração de Populações de Crocodilos	381
14.3 A Fixação de Quotas	389
14.4 Colheita Proporcional ao Tamanho da População	398
14.5 O Modelo de Schaefer e Modelos Conexos.....	403
14.6 A Homeostasia das Populações Exploradas.....	412
14.7 A Vertente Espacial na Exploração de Populações	415
14.8 Uma Anotação sobre o Ordenamento Adaptativo	417
14.9 A Otimização da Exploração	418
14.6 Bibliografia	437
Apêndice	439
15 Conservação das Populações.....	450
15.1 Introdução.....	450
15.2 Contextuar e Caracterizar a PVA.....	452
15.3 Estimar a Estocacidade que Afeta uma População.....	455
15.4 PVA a Partir de Dados de Contagens	458
15.5 PVA de Populações Estruturadas	494
15.6 Uma Abordagem Expedita Usando Formulação em Espaço de Estados.....	516
15.7 Uma Simples Utilização da Biblioteca MARSS	523
15.8 Um Comentário Final sobre as PVA	532
15.9 A Seleção de Alternativas de Ocupação da Paisagem	534
15.10 Bibliografia	537

Elenco das caixas com listagens de programas. Número/M(axima), R ou S(cilab)

Elenco das caixas com listagens de programas. Número/M(axima), R ou S(cilab)

Número	Conteúdo
1.1/M	Solução de uma EDO com solução explícita
1.2/M	Solução numérica de uma EDO
4.1/M	Comandos utilizados na obtenção de diagrama em teia, de degraus ou de Lamerey
4.2/M	Solução da EDO do modelo exponencial
4.3/M	Programa para criar a figura 4.18
5.1/M	Integração da equação logística
5.2/M	Determinar quando ocorre e quanto é o acréscimo máximo da equação logística
5.3/M	Programa para integrar e representar graficamente a curva logística
5.4/M	Análise da estabilidade da equação logística
6.1/M	Integração da equação diferencial de Gompertz
6.2/M	Programa para integrar e representar graficamente a curva de Gompertz
6.3/M	Encontrar o valor do acréscimo máximo da equação de Gompertz
6.4/R	Ajustamentos das equações logística e de Gompertz aos dados de Ricker
6.5/S	Algoritmo SBFASTG
6.6/S	Uso do comando lsqrsolve
6.7/S	Ajustar a forma discreta exponencial da EGZ
6.8/S	Método de Khilmi
6.9/R	Ajustamento da EGZ no R
6.10/R	Ajustamento da EGZ no R, com dados obtidos com o algoritmo SSA
6.11/R	Método de Khilmi no R
6.11/R	Ajustamento da EGZ pelo método de Khilmi, no R
6.12/M	Ajustamento da EGZ pelo método de Khilmi, no Maxima
6.13/S	Listagem para obter a figura 6.34
6.14/S	Listagem para a simulação estocástica da biomassa total de um carvalhal
7.2/M	Ilustração da equação $R_i^{\exp(-c((t-t_0)+n)) - \exp(-c(t-t_0))}$
7.3/M	Verificação da coerência da equação $R_i^{\exp(-c((t-t_0)+n)) - \exp(-c(t-t_0))}$
7.4/R	Ajustamento da EGZ ao comprimento do arenque lacustre
7.5/R	Ajustamento da EGZ ao peso do arenque lacustre
7.6/S	Simulador BpplC
7.7/R	Simulador da dinâmica de uma coorte de arenques lacustres
8.2/S	Cálculo de uma tabela de vida
8.3/S	Solução numérica da equação Euler-Lotka
8.4/S	Listagem para o estabelecimento da matriz de Leslie da coorte do Quadro 8.2
8.5/S	Listagem para obter os vetores $\mathbf{w}_1$, $\mathbf{v}_1$ e a matriz das sensibilidades
8.6/S	Simulação de projeções estocásticas da população de fêmeas de lince ibérico, com a matriz de Leslie de quatro estádios
9.1/S	Listagem para comparar as equações (6.39) e (9.1)
9.2/S	Listagem para estabelecer a tabela de vida do lince ibérico
9.3/S	Simulador KUDO
9.4/S	Programa trimestre

Elenco das caixas com listagens de programas. Número/M(axima), R ou S(cilab)

9.1A/S	Exercício completo da criação de uma matriz de Leslie
10.1/S	Programa ICIRISPB
11.1/S	Programa compteor
13.1/S	Simulador para uma meta-população do tipo continente-ilhas
13.3/S	Listagem de um simulador de uma meta-população
14.1/S	Listagem do programa Crocfinanc
14.2/M	Listagem para solução e análise do sistema das equações (14.33) e (14.34)
14.3/S	Otimização da produção sustentada de um pinhal bravo jardinado
15.1/S	Listagem para calcular as variâncias total, demográfica e ambiental da sobrevivência
15.2/S	Listagem do simulador UrsasFPA
15.3/S	Simulador DensiGPZ
15.4/S	Simulador DensiRick
15.5/S	Simulador ProbextKapas
15.6/S	Simulador Lmatrizes
15.7/S	Ajustamento da lognormal a 1000 projeções estocásticas de populações de lince ibérico usando quatro matrizes
15.8/S	Listagem do programa Lambdas
15.9/R	Listagem para obter λ_s recorrendo à biblioteca <i>popbio</i>
15.10/S	Simulador Libraver
15.11/S	Simulador PrExtKNx
15.12/S	Programa LIDifEstr
15.13/R	Programa para prever o tamanho total de uma população estruturada de lince ibérico

1 Introdução

1 Introdução

1.1 Enquadramento e Propósito deste Livro

A utilização mais comum e familiar que temos do emprego de equações, ou modelos matemáticos, para descrever fenómenos naturais é no contexto da física. Nesta ciência, as equações pretendem descrever genericamente determinado tipo de fenómeno, abstraindo-se das particularidades de cada situação em que ocorre. As equações da cinemática aplicam-se à deslocação de uma pessoa, de um automóvel, ou de um avião, por exemplo. Expressam o que se chamam leis gerais ou universais.

A matematização da ecologia é um facto conspícuo e generalizado. Nas revistas deste domínio do conhecimento, hoje, são inúmeros os artigos que apresentam equações. A revista *Ecological Modelling* foi criada em 1975, publicando então, por ano, 20 artigos que preenchem 200 páginas. Presentemente, a mesma revista estende-se, anualmente, por 4000 páginas com 400 artigos (Jørgensen e DeAngelis, 2011). O mesmo se passa com a biologia (e.g. - **por exemplo** -, Fall, Marland, Wagner e Tyson, 2002) e os vocábulos bioinformática, ecoinformática e biologia computacional entraram já nos projectos de pesquisa e nos planos de estudos de algumas instituições portuguesas de ensino superior e investigação biológica.

A matemática é o melhor instrumento criado pelo homem para representar simbolicamente a realidade, pelo que a sua utilização pelas diversas ciências só lhes pode ser vantajosa. A matematização de um ramo do saber

- Facilita a sua teorização,
- Traz rigor ao pensamento e sua exposição,
- Fornece capacidade dedutiva,
- Facilita a deteção de inconsistências das assunções básicas de uma teoria e a verificação das hipóteses,
- Torna menos árdua a comparação entre teorias rivais (Bunge, 2005: cap. 8).

Estes benefícios da matematização fazem com que na História (disciplina académica) à semelhança do que se passou com a ecologia, há cerca de nove décadas atrás, esteja emergente um esforço de teorização e matematização, como é verificável acedendo ao sítio www.cliodynamics.info. Clio é a musa da História. De facto, a quantificação estende-se a quase todos os domínios do saber.

Para além de serem instrumentos de predição, os modelos matemáticos podem ter capacidade explanatória, facilitar a deteção de áreas a requererem investigação (lacunas de conhecimento), permitir realizar experiências virtuais (simulação), que muitas vezes são as únicas possíveis, contribuir para uma clara comunicação sobre um dado sistema e facilitar o ensino de determinados assuntos.

No âmbito da ecologia, Caswell (1988) destaca as seguintes valias dos modelos matemáticos:

- Explorar a amplitude da variação possível de sistemas naturais
- Controlar a verosimilitude de teorias expressas só verbalmente ou de conceitos ecológicos
- Servir de suporte à escolha de alternativas de planeamento experimental

1 Introdução

- Apoiar a escolha do modelo aceitável mais simples
- Avaliar a consistência de sistemas conceituais e lógicos sobre sistemas ecológicos reais

A proliferação dos modelos matemáticos em ciência, já levou alguns investigadores (e.g., Godfrey-Smith, 2006) a refletir sobre a emergência de uma nova forma de investigar e a falar numa “ciência baseada-em-modelos” (*model-based science*). Uma análise actual do papel dos modelos em ciência pode ser encontrada em Frigg e Hartmann (2006). A capacidade explanatória dos modelos também é um tema de inquirição e debate, na atual filosofia da ciência.

Hoje, podem-se discernir, esquematicamente, três grandes linhas de investigação matematizada, no âmbito da ecologia. Vamos sucintamente referi-las para, para mais claramente situarmos a temática deste livro, no contexto desta ciência. O surgimento dos computadores teve um papel determinante nesta diversificação de abordagens, onde predomina a modelação e simulação de sistemas ecológicos de características diversificadas.

Começamos pelo primeiro paradigma (**P1**). Na primeira metade do século passado, investigadores na Austrália, Estados Unidos da América, Itália e da então União Soviética iniciaram um esforço de descoberta de modelos matemáticos aplicáveis ao crescimento e interações entre populações biológicas com o mesmo propósito de estabelecer **leis gerais** para a sua dinâmica. Nesta perspetiva, a equação logística (a abordar adiante) seria a trajetória do crescimento de uma população de um qualquer espécie, quer, por exemplo, fosse ela de formigas quer de baleias. Registam-se aqui os esforços de Victor A. Bailey (18??-19??), Georgii P. Gause (1910-1986), Alfred Lotka (1880-1949), Alexander J. Nicholson (1895-1969), Raymond Pearl (1879-1940), William R. Thompson (1887-1972), Vito Volterra (1860-1940) e Charles P. Winsor (1895-1951). Sobre esta fase da história da ecologia veja-se Kingsland (1985). Um texto em português (tradução) sobre estes episódios da história da ecologia pode ser encontrado em Deléage (1993). Exemplos deste paradigma encontram-se em May e McLean (2007), e na bibliografia citada nesta obra. Esta abordagem é conhecida por *ecologia teórica*.

Outra linha de investigação (**P2**) recorre aos modelos simples criados em P1, para estabelecer teias complexas de inter-relações entre as populações, quer confinadas a um só local, quer ocorrendo em vários sítios separados, entre os quais ocorre migração das espécies. Tipicamente situa-se aqui a pesquisa sobre teias alimentares, comunidades e meta-comunidades. Exemplos deste paradigma encontram-se Holoyak, Leibold, Holt (2005), Pascual e Dunne (2006), Verhoef e Morin (2010), e na bibliografia citada nestas obras.

A terceira abordagem da matematização da ecologia (**P3**) caracteriza-se por começar por estudar um sistema ecológico complexo, efectuando várias medições nas suas individualizadas variáveis de estado e do ambiente físico em que se insere, durante mais de um ano, geralmente, para depois recorrer à modelação e simulação para, numa perspectiva mecanicista, clarificar, explicar o comportamento do sistema em estudo. Os investigadores que trabalham nesta área recorrem a vários métodos para a análise e modelação, descritos em Jopp, Reuter e Breckling (2011). Estes modelos podem ser extremamente complexos e interdisciplinares, mormente quando elaborados na perspectiva da sua utilização na gestão de recursos naturais

Modelos elaborados sob estas perspetivas são facilmente encontrados nas páginas da revista *Ecological Modelling*, como seria de esperar.

Admite-se que existem três estratégias fundamentais na modelação, assim epitomadas:

1. Empirista

Os dados condicionam todo o processo de modelação – caracterização das variáveis de estado, suas propriedades e conectividade

2. Mecanicista

1 Introdução

Os modelos são construídos considerando as propriedades dos componentes e as suas interações. Procuram explicar a dinâmica do sistema escalpelizando as suas conectividades interna e externa

3. *Fenomenológica ou da caixa preta*

Caracterização direta das propriedades globais do sistema, sem aprofundar os mecanismos subjacentes, recorrendo a assunções relativamente simples. Capacidade explanatória residual.

Como já se disse, a abordagem mecanicista hegemoniza P3, sendo a estratégia dominante na P1 a da caixa preta. Na realidade, são raros os esforços de modelação que usem exclusivamente uma só destas atitudes. Elas aparecem mescladas, embora uma seja geralmente dominante. Uma comparação entre as abordagens mecanicista e fenomenológica, no âmbito da ecologia das populações, pode ser encontrada em Turchin (2003:167-168).

Estas três linhas de abordagem não são completamente estanques e representam um contínuo onde se destacam situações de mais clara hegemonia de uma delas. O mesmo se passa com os paradigmas P1, P2 e P3. As classificações são convenções.

Este livro é o primeiro volume da obra *Ecologia Teórica. Uma Outra Explicação* e ocupa-se de populações isoladas. Planeio que seja seguido de um segundo volume, onde me ocuparei de interações entre populações, comunidades e ecossistemas. Por isso, nesta introdução a ênfase é posta na população.

Antes de prosseguir, lembremos que uma população é o conjunto de indivíduos da mesma espécie ocupando um dado local.

Podemos agora ser mais claros ao afirmar ter este livro como objetivo apresentar uma introdução à dinâmica das populações, num tratamento dominado por P1, mas onde não se exclui P2 e P3.

A ecologia das populações procura explicar e prever as estruturas e dinâmicas das populações que ocorrem na natureza. É o suporte da ecologia das comunidades, do ecossistema e da paisagem, por isso a sua aprendizagem e a investigação ao seu nível sistémico são da maior relevância em ecologia.

Ignorando as *restrições de natureza física e química* a que todos os fenómenos biológicos estão sujeitos, uma forma de muito resumidamente organizar o espaço conceptual da ecologia das populações ilustra-se na figura 1.1.

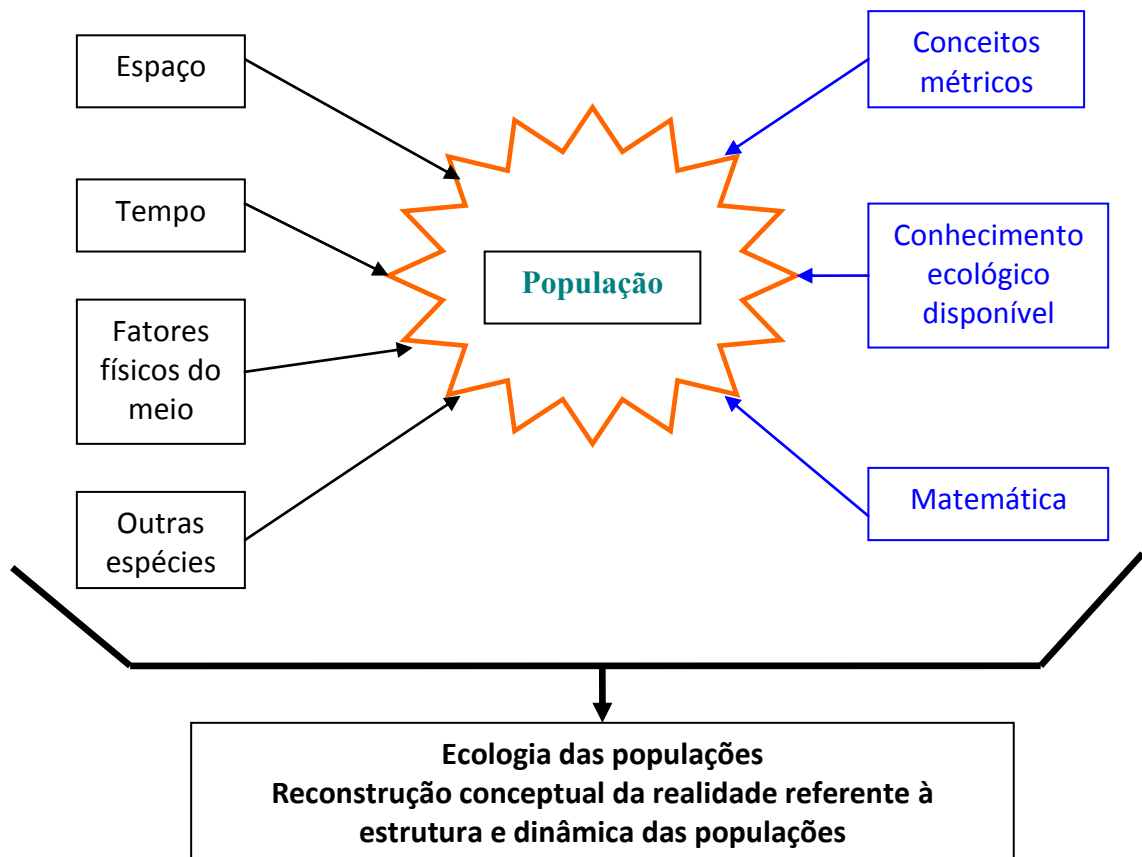


Figura 1.1. Espaço conceitual simplificado da elaboração da ecologia das populações

Na atualidade, com o processo de Bolonha, as licenciaturas passaram só a ocupar três anos lectivos de frequência universitária pelo que o texto é de nível intermédio a avançado. Assume assim que as leitoras/es tiveram já aproveitamento em matérias como:

- Álgebra linear, cálculo diferencial e integral. Um texto clássico sobre a matemática que a biologia e ecologia mais aplicam é Edelstein-Keshet (2005), outro mais recente é o de Otto e Day (2007). Se o leitor está familiarizado com a programação em R, merecem menção os livros de Matthiopolous (2011) e Soetaert, Cash e Mazzia (2012).
- Uma cadeira de estatística eventualmente apoiada no software R.
- Um curso de nível universitário de ecologia geral (vantajoso mas não indispensável).

No entanto, abordo alguns temas de matemática, fundamentais para a leitura do livro.

1.2 A Orientação Básica Adotada

É meu entendimento que, hoje, com a emergência dos computadores pessoais, do software de matemática e estatística e o acesso à internet, os livros de ecologia teórica não podem ser escritos como eram há quarenta anos atrás, sem prejuízo da clareza de exposição e do processo de aprendizagem.

1 Introdução

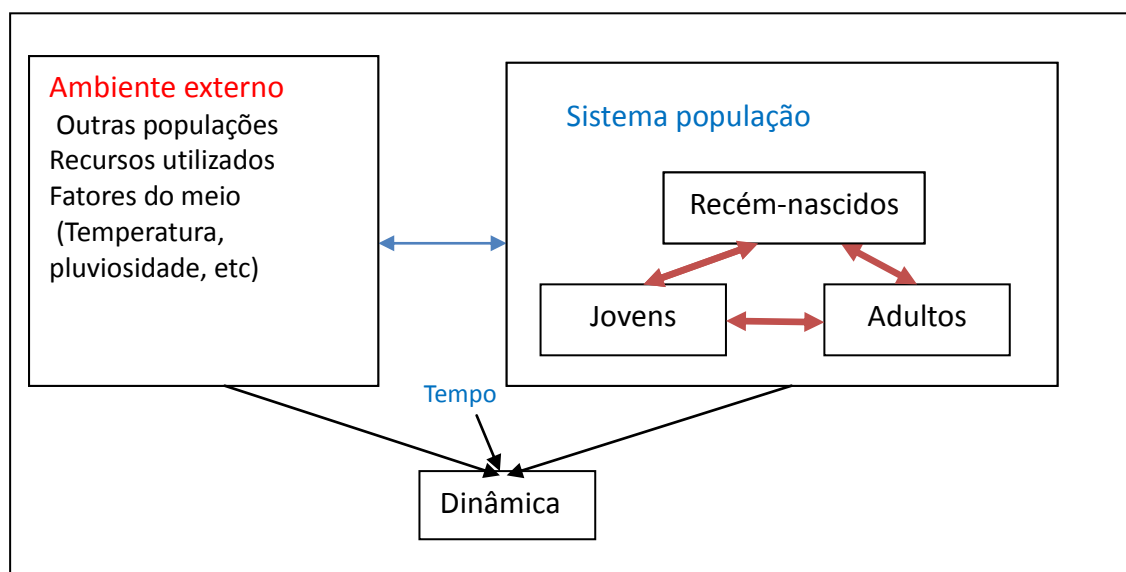
Por outro lado, se propomos uma teoria, com opções sobre os modelos matemáticos que temos como corretos, sugerir a resolução de problemas puramente de natureza matemática recorrendo a outras equações perde sentido ecológico e torna-se um exercício matemático a propósito de tentativas de formulação matemática de biosistemas. O conhecimento e o treino matemático devem ser adquiridos nas disciplinas desta área, lecionadas pelos respetivos docentes.

Assim, escolhi a opção que assume os leitores como pessoas que futuramente aplicarão a ecologia teórica. No contexto desta ciência, privilegiei orientá-los na direção de os tornar mais aptos a modelar, com curial fundamento teórico, biosistemas reais, escrever programas que simulem a dinâmica dos sistemas, correr os programas no computador e fazer a subsequente análise dos resultados obtidos. A prática da ecologia matematizada requiere a prévia familiarização com estes aspetos do exercício do *métier*. Pretendo somente **iniciá-la** aqui, simultaneamente com a aquisição de outro conhecimento, de natureza ecológica.

No entanto, como já afirmei, achei conveniente para comodidade de leitura do leitor menos familiarizado com a matemática ou há muito tempo distante dela, introduzir alguns conceitos desta disciplina, decisão que poderá não ser totalmente indiscutível.

1.3 Sistemas e Modelos

Em última análise, o propósito deste livro é transmitir pensamentos sobre populações biológicas. As peças com que se constroem pensamentos são os conceitos. Aqui, o conceito fulcral é o de população, definida como o conjunto dos indivíduos da mesma espécie, existindo num dado local, como já se lembrou. A população e grupos de populações interagindo são concebidos vertidos no conceito de sistema. Entendemos como sistema um conjunto limitado de entidades (**estrutura**) interligadas (**conectividade interna**), existindo num meio exterior com que mantém relações (**conectividade externa**). Uma representação gráfica possível (não é única) do sistema população insere-se na figura 1.2., onde as setas representam influências, que podem ser recíprocas.



1 Introdução

Figura 1.2. Representação gráfica do sistema população. A seta azul representa a conectividade externa, as setas castanhas a conectividade interna entre os elementos da estrutura (recém-nascidos, jovens e adultos)

Um modelo é uma representação simplificada de um trecho da realidade. Por exemplo, na figura 1.2 abstraem-se o sexo dos indivíduos e as suas idades. As simplificações implicam pressupostos que transformam o nosso objecto real num virtual, ou conceptual, mais simples, por isso mais tratável, sem eliminar o que consideramos essencial do ponto de vista dos objectivos do nosso esforço de modelação. Os modelos podem ser de várias naturezas: verbais, gráficos, materiais (e.g., maquetes) e matemáticos.

Nós estamos interessados em modelos matemáticos e não modelos gráficos, por isso a estrutura do sistema tem de ser representada por conceitos métricos (com expressão numérica). Falamos quer no número total de indivíduos da população (ou na sua biomassa) quer nas mesmas variáveis métricas de cada uma das componentes da estrutura do sistema. Representaremos genericamente estas *variáveis de estado* por y .

Convém anotar que os modelos gráficos podem ser instrumentos úteis na fase de criação de modelos matemáticos. Permitem visualizar as variáveis de estado, as suas interligações, e destacar os parâmetros envolvidos.

A nossa perspectiva é dinâmica. Desejamos saber como se alteram os valores das variáveis de estado dos sistemas. Estamos situados no âmbito da dinâmica dos sistemas, e os modelos matemáticos são os meios que dispomos para descrever e analisar essa dinâmica.

A relação conceptual fundamental é a seguinte: o tamanho da população (y) depende (é função) do tempo (t). Podemos escrever este conceito em simbologia matemática e obter a nossa equação básica:

$$\text{Variável dependente } y = f(t) \text{ Variável independente } t$$

Deste modo, os modelos, de que nos ocuparemos, pretendem estabelecer formulações matemáticas, do segundo membro da equação básica, capazes de reflectir a variação no tempo dos atributos métricos das populações. Recorrem, assim, aos conceitos e funções disponíveis na matemática e a *parâmetros* (constantes) para estabelecer as equações do modelo, que permitem recriar a variação das variáveis de estado (dinâmica do sistema). São pois uma construção abstrata, de grau de fidelidade variável (considerado adequado para o propósito da modelação) de um objecto concreto.

Uma simplificação que se faz na maioria dos modelos deste livro é considerar os *sistemas* que representam como *determinísticos*, isto é, onde não ocorrem variações imprevisíveis e aleatórias. Isto é possível porque as populações são consideradas na *globalidade* indistinta dos seus indivíduos. A chamada abordagem macroscópica (Hastings, 2011) por alguns autores.

O processo de modelação abarca várias fases que sucintamente se mencionam e ordenam na figura 1.3. Pormenorizações deste processo encontram-se tipicamente descritas em obras elaboradas sob a perspectiva P3 (por exemplo, Grant e Swannack, 2008; Soetaert e Herman, 2009).

Como acabámos de verificar, a dinâmica das populações tem a ver com a sua variação no tempo. Esta *variação*, nos vários modelos que se considerem, revela um conjunto de atributos

1 Introdução

relevantes que se podem resumir nas respostas a quatro questões:

- Quando ocorre?
- Como varia: o número de indivíduos cresce, diminui, ou mantem-se estacionário?
- Qual é a intensidade dessa variação?
- Existe um padrão repetitivo na variação?

Todos os modelos são perpassados por estas características, da sua dinâmica, por isso, convém esclarece-los de início, na perspectiva da sua futura interpretação e análise.

Consideremos **uma** dada população e a sua dinâmica. A sua variação pode verificar-se de uma maneira **discreta**, ocorrendo **saltos no tempo**, em eventos de **nascimento**, **morte**, inclusão de **imigrantes**, perda de **emigrantes**, ou eclosão de novo estágio (por exemplo, nas metamorfoses dos insetos) verificados em instantes claramente separados (discretos no tempo) ou estarem a ocorrer **continuamente no tempo**. Seja uma população no **instante t** e sua passagem para o instante $t+b$, de acordo com o exposto pode-se recorrer à seguinte sistematização:

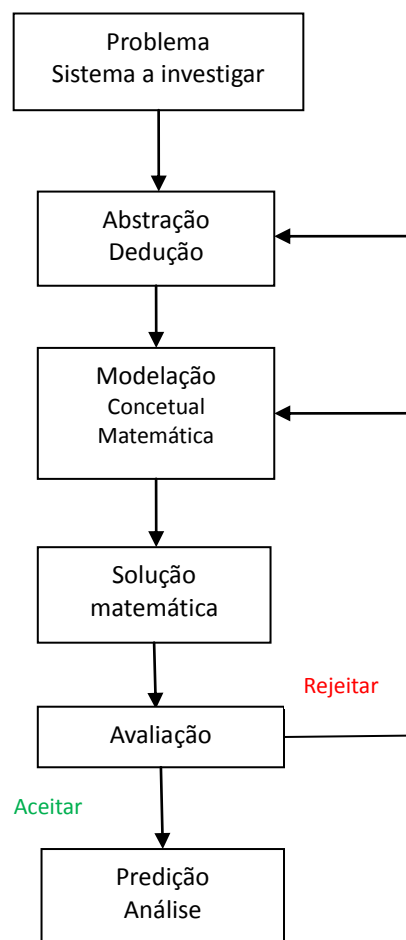
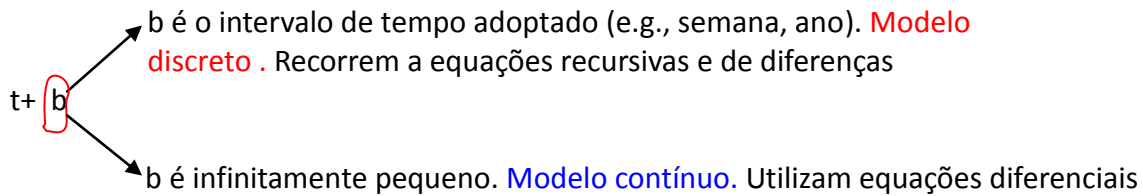


Figura 1.3. Os passos do processo de modelação



A dinâmica das variáveis ocorre porque elas sofrem aumentos e diminuições. A sua conta no banco altera-se por que faz depósitos (aumentos) e levantamentos (diminuições).

Consideremos três tipos de modelos da dinâmica:

Equações recursivas

$$y(t+1) = y(t) + \text{aumento de } y - \text{diminuição de } y$$

Equações de diferenças

$$\Delta y = \text{aumento de } y - \text{diminuição de } y$$

Equações diferenciais

$$\frac{dy}{dt} = \text{taxa de crescimento de } y - \text{taxa de decrescimento de } y$$

Uma equação diferencial, estabelece pois uma relação entre uma função e as suas derivadas. A solução de uma equação algébrica é um valor para uma variável, mas a solução de uma equação diferencial é uma função, se a solução existe.

Seja y_t o tamanho de uma população no instante t (número de indivíduos, ou sua biomassa total). A maneira mais simples de detectar a variação de uma população, é comparar o seu tamanho em dois instantes temporais diferentes, t e $t+b$. Esta variação pode caracterizar-se ou pela razão entre y_t e y_{t+b} (por exemplo, a população aumentou uma vez e meia) ou pela sua diferença (por exemplo, o acréscimo da população foi de 20 indivíduos). Numa primeira aproximação, a generalização do primeiro caso pode ser assim escrutinada:

$$\frac{y_{t+b}}{y_t} = \text{Taxa de crescimento per capita, } T_c$$

$\nearrow$ **Constante** ($\lambda \rightarrow$ taxa finita de crescimento). Crescimento independente da densidade
 $\searrow$ **Variável**. Crescimento dependente da densidade

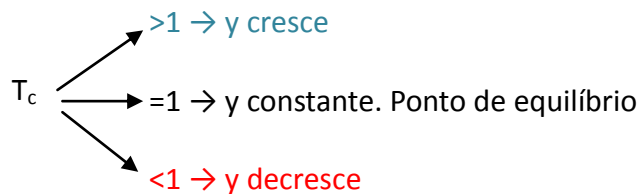
A segunda abordagem conduz-nos a:

$$y_{t+b} - y_t = \text{Acréscimo}$$

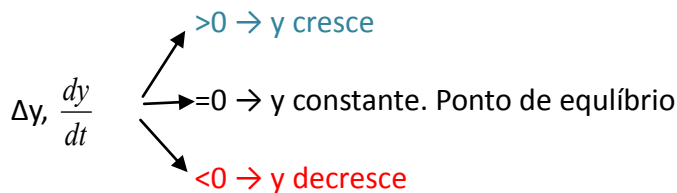
$\nearrow \Delta y$ - **Modelo discreto**; b geralmente igual a uma unidade de tempo adoptada
 $\searrow \frac{dy}{dt}$ **Modelo contínuo**

1 Introdução

O valor assumido pela taxa de crescimento per capita permite-nos detetar o tipo de variação da população, num dado instante:



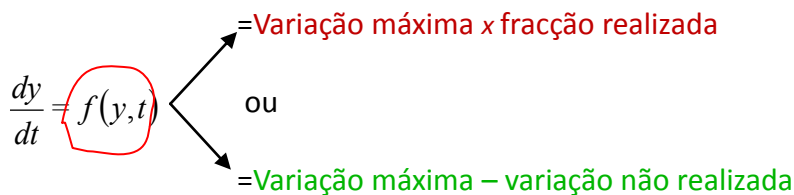
Analogamente, o valor assumido pelo acréscimo informa-nos como está a variar a população:



Neste contexto, outro conceito que merece ser mencionado é o da contribuição dada por cada indivíduo no instante t , para o **acrécimo** verificado no período de tempo b :

$\frac{\Delta y}{y}$, $\frac{dy}{ydt}$ → Taxa relativa de variação ou de crescimento; crescimento per capita

Os modelos em que a variável não ultrapassa um valor máximo assintótico, usados na ecologia das populações, podem ser manipulados algebricamente, de modo a evidenciar o papel das variáveis e parâmetros na dinâmica implícita neles. Destacamos as duas formulações seguintes:



Nalguns domínios, como a ciência florestal, e quando aplicável (por exemplo, o crescimento em altura de uma árvore), o acréscimo atrás definido é chamado **acrécimo corrente**, designando-se por **acrécimo médio** o valor atual da variável dividido pela idade, a que corresponde.

Vamos introduzir dois exemplos. Começemos por um modelo contínuo. A dinâmica do crescimento do peso de um lince ibérico (*Lynx pardina*) nascido e criado em cativeiro, bem alimentado e cuidado, que atinja a biomassa máxima de 12 kg (y_f), pode ser representado pelo modelo gráfico inicial que se insere na figura 1.4, e corresponde à equação diferencial da curva de Gompertz. A partir deste diagrama escrevemos a equação 1.1 (Barreto, 2009).

1 Introdução

$$\frac{dy}{dt} = 0,392 y \ln 12 - 0,392 y \ln y \quad (1.1)$$

Diagrama de anotações para a equação (1.1):

- Variação máxima**: aponta para o termo $0,392 y \ln 12$.
- variação não realizada**: aponta para o termo $- 0,392 y \ln y$.
- Parâmetros**: aponta para o coeficiente $0,392$.
- Variável de estado**: aponta para a variável y .

A dinâmica da biomassa do linco ilustra-se na figura 1.5.

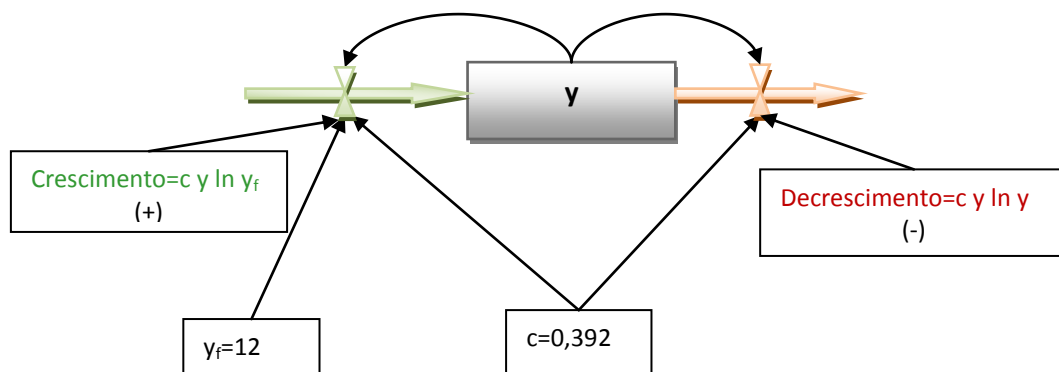


Figura 1.4. Representação gráfica da equação diferencial da curva de Gompertz, correspondente ao crescimento da biomassa de um linco ibérico. Representação gráfica associada à abordagem denominada “system dynamics”

O carvalho roble (*Quercus robur*) é uma espécie florestal com larga distribuição, na Europa. A dinâmica da biomassa total de uma pequena floresta de carvalho roble, que atinge o valor máximo de 350 Mg, com o crescimento ocorrendo numa restrita e propícia estação, pode ser simulado pelo modelo discreto recursivo (Barreto, 2011:Table 15.2):

$$y_{t+1} = 1,0624 y_t \frac{1}{1+0,00018 y_t} \quad (1.2)$$

Diagrama de anotações para a equação (1.2):

- Variação máxima**: aponta para o coeficiente $1,0624$.
- fração realizada**: aponta para o denominador $1+0,00018 y_t$.

1 Introdução

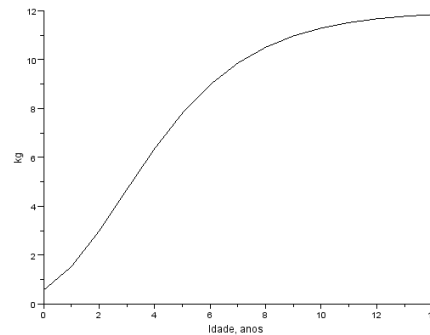


Figura 1.5. Modelo contínuo. Crescimento da biomassa de um lince ibérico, desde o nascimento até aos 14 anos

Este modelo pressupõe uma abstração e simplificação. Na equação (1.2), considera-se o crescimento do carvalhal pontual, comparando a duração da estação de crescimento com o período de tempo que decorre no resto do ano. Na breve estação de crescimento, ocorre um salto na biomassa da floresta, que depois se mantém constante, até novo período de crescimento, um ano depois. Esta dinâmica é representada na figura 1.6, por um gráfico em escada.

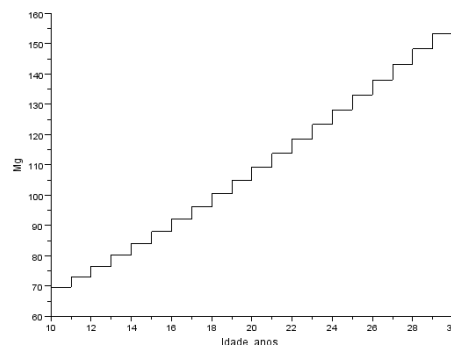


Figura 1.6. Modelo discreto. Crescimento sazonal da biomassa total de uma floresta de carvalho roble, dos 10 aos 30 anos

Numa equação recursiva, no segundo membro, os símbolos que não representam variáveis de estado, representam **números de eventos** (por exemplo, número de nascidos) por unidade discreta de tempo, mas em termos rigorosos **taxas de eventos** por unidade de tempo em tempo, no modelo contínuo. No fluxograma, no primeiro caso temos assim um **fluxo** associado a uma seta, mas uma **taxa de fluxo** se o modelo for de equações diferenciais. Isto deve-se à definição de derivada que é o limite de uma expressão a dividir por Δt , convergindo este para zero. É pois uma quantidade/tempo.

Estabelecido um modelo para um dado sistema populacional, interessa-nos obter dele a máxima informação, sobre as suas características, e dinâmicas que pode originar. Com este propósito, empreendem-se os seguintes tipos de análise:

- Gráfica
- Do equilíbrio e sua estabilidade

1 Introdução

- Obter soluções gerais das equações diferenciais
- Verificar a eventual ocorrência de comportamento periódico

A capacidade de cálculo dos atuais computadores também nos permite realizar simulações com os modelos matemáticos criados e perscrutar as dinâmicas obtidas. Os programas livres de cálculo numérico, tais como Euler, Maxima, Octave, R, e Scilab têm rotinas que utilizam algoritmos para obter rapidamente soluções precisas de equações de diferenças e de equações diferenciais ordinárias (EDO), ou de sistemas destas equações.

Os modelos contínuos e discretos podem também ser **determinísticos** ou **estocásticos**. Os modelos determinísticos predizem a evolução do sistema sem qualquer ambiguidade e toda a certeza. **Se um modelo determinístico permitir obter que o tamanho de uma população daqui a 50 anos é de 300 indivíduos, então assume-se que ela nessa altura terá de facto esse tamanho.**

Todos nós sabemos que a realidade não é tão cheia de certezas e a predição do tamanho de uma população daqui a cinquenta anos é perpassado de incerteza. Como os números da chave do euromilhões, que são **imprevisíveis** por serem aleatórios ou estocásticos. Os modelos estocásticos são aqueles em que se introduz uma modelação dessa imprevisibilidade, o que pode ser feito de várias maneiras e depende da natureza da situação real a modelar. **Usando o exemplo do parágrafo anterior, num modelo estocástico podemos obter a probabilidade de ocorrência de vários tamanhos possíveis da população, daqui a 50 anos.** Se nessa altura tamanhos muito pequenos da população tiverem elevada probabilidade de ocorrer, temos de nos preocupar com o seu **risco de extinção** (capítulo 15).

Os modelos aleatórios de populações podem exibir dois tipos de estocacidade. A variação imprevisível da população causada pela flutuação errática dos fatores do meio que a afetam denomina-se **estocacidade ambiental**. Esta estocacidade pode levar ao aniquilamento de uma população. Basta ver o exemplo da ocorrência dos fogos florestais. Os desvios do ambiente relativamente aos valores médios aferem-se pela **variância ambiental**.

Numa população, a sequência de nascimentos (N) e mortes de indivíduos (M) é imprevisível. Num dado intervalo de tempo, tanto pode ocorrer uma sequência **MMMMNNMNNNN** como **MNNNMMMMM**. Não só a ordem da sequência de nascimentos e mortes é imprevisível, como num dado instante nenhum deles pode não acontecer. Este tipo de incerteza que afeta o tamanho de uma população é denominada **estocacidade demográfica**. É sobretudo relevante quando as populações são muito pequenas e pode representar uma causa de extinção da população. Resumindo, a estocacidade demográfica são as flutuações do tamanho das populações que ocorrem por o nascimento e morte de cada indivíduo ser um acontecimento discreto e aleatório. A **heterogeneidade demográfica** é a variação dos atributos vitais (e.g., longevidade, fecundidade) dos indivíduos que contribui para a variância demográfica. A **variância demográfica** expressa os desvios do indivíduos da esperada adaptação (*fitness*) da população (Melbourne, 2012).

As séries temporais de valores estocásticos dos tamanhos de populações podem ser sujeitas a vários tipos de análise estatística. A caracterização mínima corresponde a estimar a sua média, variância, e verificar se obedecem a um padrão probabilístico conhecido.

Como já se deixou entender, os modelos estocásticos de populações são importantes na análise do risco de aniquilamento de populações ameaçadas de extinção e do tamanho mínimo que uma população tem de atingir para ser viável, isto é, no âmbito da conservação da biodiversidade.

1 Introdução

Para uma introdução aos modelos estocásticos em ecologia e biologia ver Otto e Day (2007: capítulos 12 a 15). A aplicação de modelos estocásticos em conservação da natureza é encontrada em Allen (2003), Lande, Engen e Sæther (2003) e Morris e Doak (2002).

A biblioteca *popbio* (<http://www.iostatsoft.org/v22/i11>) transcreve para a linguagem R vários programas de simulação estocástica e análise de viabilidade de populações, originalmente em Matlab e presentes em Caswell (2001) e Morris e Doak (2002), além de outras funções. Voltaremos a este assunto no capítulo final.

1.4 Que Modelo Usar?

Uma questão legítima é a seguinte: em que situações se devem aplicar modelos discretos e contínuos? **A escolha é condicionada pela biologia da espécie a ser modelada.**

Os modelos discretos devem ser usados se o nascimento de novos indivíduos ocorre em períodos de tempo restritos e que se repetem regularmente no tempo, as chamadas épocas de reprodução. A situação em que quando nascem os novos indivíduos os progenitores já morreram (não há sobreposição de gerações) são mais adequados à modelação com uma só equação, considerando todos os indivíduos globalmente. Por exemplo, esta biologia deteta-se em plantas e insetos anuais, salmão e enguia.

Se existe sobreposição de gerações os modelos mais adequados são os que consideram a estrutura etária das populações (modelos discretos de matrizes).

A utilização de modelos contínuos para modelar populações só é aceitável se, num pequeno intervalo de tempo, acontecimentos de nascimento e morte poderem ocorrer numa qualquer ordem e todos os indivíduos forem equivalentes, independentemente da sua idade (e.g., Otto e Day, 2007:120).

1.5 Acerca de Software e Programas

O software disponível para a modelação e simulação, não só em ecologia, pode ser caracterizado considerando-se três grandes grupos:

- A possibilidade de controlo do programa pelo investigador é limitada, mas ele é facilmente construído, recorrendo a uma interface gráfica e ao rato. A valia deste software depende da natureza do problema que se enfrenta. É largamente usado na gestão de empresas e gestão industrial. Em ecologia, numa fase exploratória, e não só, se criteriosamente utilizado, a sua potencial valia não pode ser ignorada. O software comercial disponível aqui é abundante (dezenas de produtos) sendo os mais conhecidos o **STELLA** e o **Vensim**. O software livre **NetLogo** permite também este tipo de programação ("Systems Dynamics"). A obtenção fácil de gráficos dos resultados é um dos seus atributos. Exemplos de aplicação do STELLA em biologia e ecologia encontram-se em Hannon e Ruth (1997).
- Softwares livres como o **Euler**, **Maxima**, **Octave**, **R** e **Scilab** permitem maior controlo do programa, fornecendo no entanto funções pré-programadas para o cálculo numérico rápido de certas operações como integração, álgebra linear, otimização, resolução de sistemas de equações e obtenção de gráficos de vários

1 Introdução

tipos e de alta definição. O Maxima permite também o cálculo simbólico, sendo por isso considerado um sistema de computação algébrica (“computer algebra system”). Podemos situar aqui as folhas de cálculo. Este é o tipo de software mais usado na elaboração deste livro. Stevens (2009) ilustra a utilização da linguagem R num texto de ecologia. Barreto (2005, 2010, 2011) utiliza o Scilab com o mesmo propósito. Se o leitor/a quer beneficiar da matematização da ecologia, no seu estudo e no seu trabalho, é conveniente que aprenda uma linguagem de programação deste grupo. Apesar da aprendizagem da língua R não ser muito fácil, uma sua vantagem é abrir o acesso à utilização dos inúmeros pacotes disponíveis, de funções de aplicação específica em ecologia. Marcas comerciais registadas de software deste grupo são, entre outras, [Maple](#), [Mathematica](#), [Matlab](#) que permitem tanto o cálculo numérico como algébrico. Roughgarden (1998) utiliza o Matlab no seu livro de ecologia.

- As linguagens de programação como o [Basic](#), [C](#), [Fortran](#), [Pascal](#) e [Python](#) permitem o controlo completo do programa final, mas requerem mais treino e prática para serem dominadas em toda a sua capacidade de realização. Se não for possível aproveitar módulos de programas anteriores, a criação de programas de complexidade média pode ser demorada. Dispõem também de rotinas pré-programadas. Os programas do grupo anterior recorrem a estas linguagens, na sua construção.

Por experiência pessoal, quando me dedico a estudar tópicos de matemática que domino mal, ou mesmo me são estranhos, por vezes temas matematizados de outras ciências, a aprendizagem apoiada em software de cálculo permite-me mais rápida familiarização, penetração e compreensão dos assuntos em estudo. Por outro lado, entendo que certo tipo de livros não podem continuar a ser escritos como se a revolução informática não tivesse ocorrido. Não sou especialista no impacto das novas tecnologias no ensino e na aprendizagem, mas a verdade é que estão a levar a mudanças, algumas vezes profundas, neste domínio. É disto exemplo a introdução recente da simulação de alta definição, no ensino da medicina.

Resolvi por isso acompanhar o texto de algumas listagens de programas que possam ser utilizados no processo de aprendizagem. Sugiro que sejam corridos, verificado o efeito da alteração dos parâmetros sobre o comportamento do sistema, construam-se conjecturas plausíveis sobre o assunto, e sejam testadas adaptando o programa em uso às novas conceções. Não se esqueça: mais importante que os números é a sua compreensão da estrutura do problema e da lógica da solução. As listagens propostas também podem ser utilizadas como matriz a adaptar a casos particulares com que o leitor se depare.

Depois de ter passado pelo Fortran, Basic, Visual Basic 6, há uma dúzia de anos atrás passei a utilizar Maple, [S-Plus](#)[®], episodicamente o Mathcad[®], para desde 2005 me embrenhar também no R, Scilab e Maxima, além de espreitadelas curiosas ao Octave, FreeMath, C e Euler, que me lembre.

Hoje, admite-se que a maioria dos problemas de computação científica pode ser efetuada recorrendo a programas abertos e livres, isto é, gratuitos. Neste livro, vou utilizar sobretudo o Maxima (<http://maxima.sourceforge.net/>) e o Scilab (www.scilab.org). O Maxima será sobretudo usado no cálculo simbólico, procurar soluções explícitas de equações diferenciais ordinárias (EDO) e para analisar equações discretas e sistemas de duas EDO, pois funções disponíveis nas suas bibliotecas [dynamics](#), [plotdf](#) e [drawdf](#) permitem-no fazer de modo mais expedito que no Scilab. Para a solução numérica de equações diferenciais a panóplia de recursos encontrada no Scilab,

1 Introdução

um poderoso software para cálculo numérico, é muito mais rica que a existente no Maxima. Recorri ao R (<http://r.project.org>) para alguma análise estatística e criação de gráficos associados a esta.

Velten (2009), no seu livro sobre modelação e simulação, também recorre a mais de um software aberto e gratuito, incluindo o Maxima e o R, para ilustrar e apoiar a exposição. Anote-se também o guia para o uso de software livre, elaborado por Connan e Grognet (2008). Allen (2003) insere listagens em Fortran, Matlab e Maple.

O Maxima é o melhor software livre para cálculo simbólico e assim para uso geral (simbólico e numérico). Tem uma interface gráfica ([wxMaxima](#)) que facilita bastante a sua utilização e que o leitor deve avaliar por si, além das já mencionadas bibliotecas de comandos para lidar com sistemas de EDO. Um texto, em inglês, bem ilustrado, de iniciação ao uso desta interface pode ser encontrado em <http://www.neng.usu.edu/cee/faculty/gurro/Maxima.html>, além de outro material sobre temas específicos, incluindo a solução de ED.

É fácil encontrar na internet textos em português de iniciação ao Maxima, Scilab e R. Neste CD, insiro a segunda edição do meu livro eletrónico *Iniciação ao Scilab*, que também pode ser encontrado na internet, em sítios de departamentos de matemática e engenharia de algumas universidades brasileiras. A primeira edição está disponível no sítio do Scilab (www.wiki.scilab.org/Tutorials).

O livro contém várias caixas com programas em Maxima, R e Scilab que se recolheram e apertam compiladas em pastas referentes a cada capítulo. Tanto as listagens das caixas como outros curtos grupos de comandos, numa das linguagens usadas, podem ser copiados do texto do livro para a janela adequada, do respetivo software. Vejamos agora a nomeação adotada dos ficheiros dos programas. Seja o programa da **caixa 7.1**, por exemplo. O seu ficheiro será denominado **C_7_1**. Os programas de cada capítulo guardam-se em pastas individualizadas. Certamente que os programas das caixas podem ser utilizados com outros dados e adaptados a outras situações afins, pelo leitor, e assim explorados de diversos modos.

Para mais fácil apreciação e localização apresento uma lista das caixas contendo programas, a seguir ao índice do livro.

1.6 Fluxogramas e Equações

Agora que já abordámos as equações que utilizaremos e introduzimos o fluxograma associado a uma equação, na figura 1.4, é altura de sistematizarmos estes assuntos, na perspetiva da sua futura utilização.

Os princípios gerais que ligam os fluxogramas e as equações são os seguintes:

- As variáveis de estado podem ser representadas por retângulos, quadrados, círculos, elipses, ou qualquer figura geométrica fechada.
- As setas que entram ou apontam para o símbolo da variável de estado representam fluxos a adicionar
- As setas que saem do símbolo da variável de estado mas voltam a entrar ou a apontar para o símbolo da variável de estado representam fluxos a adicionar
- As setas que só saem do símbolo da variável representam fluxos a subtrair

Vejamos alguns exemplos. Seja o fluxograma básico da dinâmica de uma população, não interagindo com populações de outras espécies, exibido na figura 1.7.

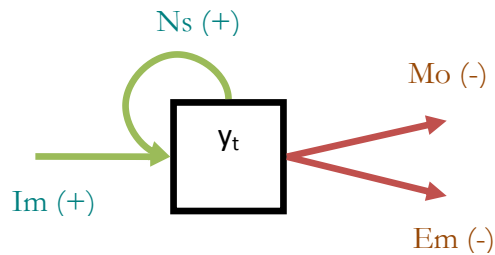


Figura 1.7. Fluxograma básico da dinâmica de uma população

Na perspectiva de uma equação recursiva, esclareçamos o significado dos símbolos:

y_t = Variável de estado. Número ou biomassa da população no instante t

Ns = Número de indivíduos nascidos na unidade de tempo

Im = Número imigrantes chegados na unidade de tempo

Mo = Número de indivíduos mortos na unidade de tempo

Em = Número emigrantes que saem da população na unidade de tempo

A equação recursiva que se obtém a partir da figura 1.7 é a seguinte:

$$y_{t+1} = y_t + Ns + Im - Mo - Em \quad (1.3)$$

Suponhamos que a figura se referia a um processo contínuo:

Ns = Taxa de natalidade

Im = Taxa de imigração

Mo = Taxa de mortalidade

Em = Taxa de emigração

A equação diferencial que agora se obtém a partir da figura 1.7 é a seguinte:

$$\frac{dy_t}{dt} = Ns + Im - Mo - Em \quad (1.4)$$

Vamos agora ilustrar um hipotético modelo de equações diferenciais para a situação em que a espécie y_1 e y_2 competem entre si, não existindo migração. Na figura 1.8, apresentamos o seu fluxograma. À figura 1.7 adicionamos uma segunda população, eliminamos os fluxos da migração e acrescentamos o fluxo de influência recíproca da competição (C_{12}).

1 Introdução

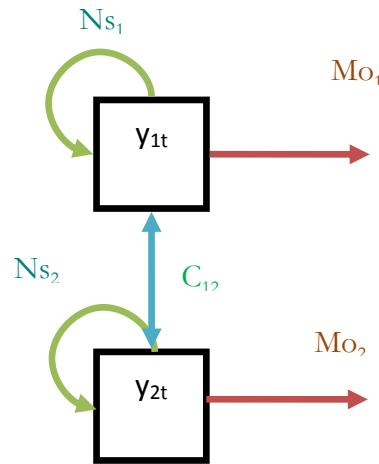


Figura 1.8. Fluxograma de um sistema de duas espécies competindo, na ausência de migração

Vamos introduzir a seguinte modelação:

$Ns_i = n_i y_i$, em que n_i é a taxa média de nascimento por indivíduo presente

$Mo_i = m_i y_i$, em que m_i é a taxa média de mortalidade por indivíduo presente

c_{12} é o efeito negativo da competição de um indivíduo da espécie 2 sobre a 1; analogamente c_{21} estima o efeito negativo da competição de um indivíduo da espécie 1 sobre a 2. De certo modo, c_{ij} é um fator de conversão do indivíduo da espécie j em um da espécie i . Este tipo de competição (ambos $c_{ij} < 0$) é denominado de **simétrica**.

Vamos agora adaptar a equação (1.4), fazendo as substituições definidas e acrescentando-lhe a competição:

$$\frac{dy_{1t}}{dt} = n_1 y_1 - m_1 y_1 - c_{12} y_2 \quad (1.5a)$$

$$\frac{dy_{2t}}{dt} = n_2 y_2 - m_2 y_2 - c_{21} y_1 \quad (1.5b)$$

O fluxograma da figura 1.8 pode representar ainda outros dois tipos de interação:

- Se um dos valores de c_{ij} for positivo, a competição é denominada de assimétrica
- Se os dois valores de c_{ij} forem positivos a situação é de mutualismo.

Numa situação em que uma espécie consome um recurso, a seta aponta **do recurso para o consumidor**, como se representa na figura 1.9.

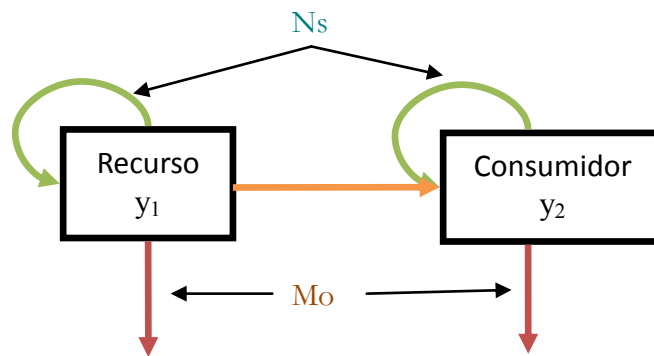


Figura 1.9. Fluxograma da relação entre recurso e consumidor, sem migração

Vamos agora criar um hipotético e simples modelo representável pela figura 1.9.

Primeiro fazemos uma conjectura sobre a predação. Cada predador consome a fração p das presas presentes. Por isso, um predador consome py_1 presas, e y_2 predadores matam e consomem py_1y_2 presas.

A taxa de nascimento dos predadores é proporcional ao número de presas consumidas por cada um deles, sendo a constante de proporcionalidade g , por isso teremos $n_2 = gpy_1$, pelo que a taxa total de nascimentos será gpy_1y_2 . Utilizando a formulação básica anterior, o modelo é escrito assim:

$$\frac{dy_{1t}}{dt} = n_1y_1 - m_1y_1 - py_1y_2 \quad (1.6a)$$

$$\frac{dy_{2t}}{dt} = gpy_1y_2 - m_2y_2 \quad (1.6b)$$

Esperamos que esta familiarização, com o procedimento de obter a estrutura básica de modelos a partir de fluxogramas, seja suficiente para o leitor lidar com as situações semelhantes que irão surgir ao longo do livro.

1.7 Algumas Definições sobre Equações Diferenciais e Discretas

Do exposto conclui-se que as equações diferenciais são um instrumento matemático utilizado para modelar sistemas dinâmicos, incluindo os biológicos e ecológicos. Estas equações, e sistemas com mais de uma delas, estão pois no cerne dos conceitos e modelos expostos neste livro. Para facilitar a leitura do que se apresenta adiante, para alguns leitores, convém relembrar algumas definições, sobre equações diferenciais.

Como já afirmámos, uma equação diferencial (ED) é uma relação entre uma função e as suas derivadas.

Consideram-se dois tipos de ED:

As equações diferenciais ordinárias (EDO), onde só surgem derivadas em ordem a uma única variável.

Equações de derivadas parciais (EDP) em que uma variável dependente está relacionada

1 Introdução

com várias outras variáveis independentes, e ocorrem derivadas em ordem a mais de uma variável.

Por exemplo:

$dy/dx + 4y = 0$ é uma EDO.

Já é uma EDP a seguinte equação:

$$\frac{\partial y}{\partial x} + 5 \frac{\partial^2 y}{\partial u^2} - \frac{\partial y}{\partial t} = 0$$

Por norma, as ED são escritas localizando no primeiro membro todos os termos envolvendo a variável dependente e escrevendo no segundo membro os termos envolvendo as variáveis independentes e constantes. Esta última equação também é **homogénea** por o seu segundo membro ser igual a zero.

A **ordem** de uma ED é ordem da derivada de ordem superior que apareça na ED. A EDO do exemplo é de primeira ordem, e a EDP de segunda ordem.

O **grau** de uma ED é o valor mais alto de expoente a que a derivada de maior ordem esteja elevada.

Por exemplo a EDO:


$$(d^4 y / dt^4)^3 + (d^3 y / dt^3)^6 + xy = e^x$$

É de quarta ordem e terceiro grau. É **não homogénea** por o segundo membro ser diferente de zero.

Uma ED em que a variável dependente e todas as suas derivadas são do primeiro grau é uma **equação diferencial linear**. Quando isto não ocorre deparamo-nos com uma **equação diferencial não linear**.

Numa caracterização simples, podemos dizer que os sistemas lineares respondem de maneira moderada a perturbações, enquanto os não lineares reagem de forma desproporcionada à intensidade da perturbação.

O sistema de EDO

$$dx_1/dt = 4x_1 + x_2$$

$$dx_2/dt = x_1 - x_2$$

é um sistema linear de equações diferenciais. Um sistema linear de equações diferenciais

$$dx_1/dt = ax_1 + bx_2$$

$$dx_2/dt = cx_1 + dx_2$$

pode ser escrito sob a forma matricial:

1 Introdução

$$\begin{bmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} \quad (1.7)$$

Ou, representando a tipo cheio vetores e matrizes, podemos escrever:

$$\frac{dx}{dt} = Ax \quad (1.8)$$

O vetor λ que satisfaça a equação:

$$Ax = \lambda x \quad (1.9)$$

é o vetor dos **valores próprios** (ou **autovalores**, para os autores brasileiros) da matriz **A**. Este vetor é a solução da equação ou polinómio característico da matriz A. Quando estudarmos a estabilidade das soluções dos sistemas lineares, este assunto será expandido e numericamente ilustrado.

Exemplo de um sistema não linear é o seguinte:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 4x^2 - xy \\ \frac{dy}{dt} &= 3x + 4y^3 \end{aligned}$$

O valor da variável dependente no instante inicial do período em que ocorre o processo dinâmico em estudo é o valor inicial no tempo zero, y_0 . A dinâmica dos sistemas não lineares revela grande sensibilidade aos valores iniciais. Duas trajetórias com valores de y_0 muito próximos divergem bastante com o tempo. É o chamado efeito borboleta determinístico.

Uma função das variáveis independentes que quando substituída na ED origina uma expressão que através de manipulação algébrica pode ser reduzida à forma $0=0$, é uma **solução da ED**.

Por exemplo, a função $y = \sin x$ é a solução da ED $d^2y/dx^2 + y = 0$, pois a segunda derivada de $\sin x$ é $-\sin x$, vindo depois da substituição $-\sin x + \sin x = 0$.

A maioria das ED dos modelos ecológicos não tem solução explícita como a que acabamos de mostrar. A única maneira de obter uma solução para eles é recorrendo a métodos numéricos. Vou introduzir uma ilustração sobre este ponto, recorrendo ao software Maxima.

Começo por procurar a solução da EDO $dy/dx = y + x$ e obtenho $((-x-1)e^{-x} + \text{constante})e^x$. Desta solução faço o respectivo gráfico. Este procedimento insere-se na Caixa 1.1.

Agora, pretendo a solução da EDO $dy/dx = \sin y + \cos x$ e, ao meu pedido, o Maxima responde **false**, porque não consegue encontrá-la.

Para obter informação sobre a dinâmica de y vou recorrer ao método numérico disponível no Maxima (Runge-Kutta de quarta ordem) e depois faço um gráfico com os valores estimados. Isto no software Maxima passa-se como se exibe na Caixa 1.2. O valor inicial de y é igual a 0.1.

Não tenho uma equação algébrica explícita para a dinâmica de y , mas passei a ter uma descrição numérica dessa variação.

Uma solução explícita é mais informativa que a solução numérica pois esta só diz respeito ao caso calculado. Uma solução explícita além de ser de aplicação geral, pode ser tratada

1 Introdução

analiticamente, por exemplo, ser submetida à análise da sensibilidade.

Para futura facilidade de escrita, introduzamos a seguinte simbologia:

$$x' = \frac{dx}{dt} \quad y' = \frac{dy}{dt} \quad x'' = \frac{d^2x}{dt^2}$$

Além dos livros referidos na secção 1.1, é possível encontrar, na internet, textos em português, de nível introdutório a avançado, sobre equações diferenciais.

Se é a primeira vez que o leitor se depara com uma listagem para correr no wxMaxima, deve ficar a saber que o sinal de igualdade “=” é substituído por dois pontos “:”. Por exemplo, para atribuir o valor 2 a B, em vez de se escrever B=2, escreve-se **B:2**.

Caixa 1.1. Solução de uma EDO no wxMaxima

1 EDO com solução explícita

1.1 Achar a solução

```
(%i1) eqy:ode2('diff(y,x)-y-x=0, y, x);
```

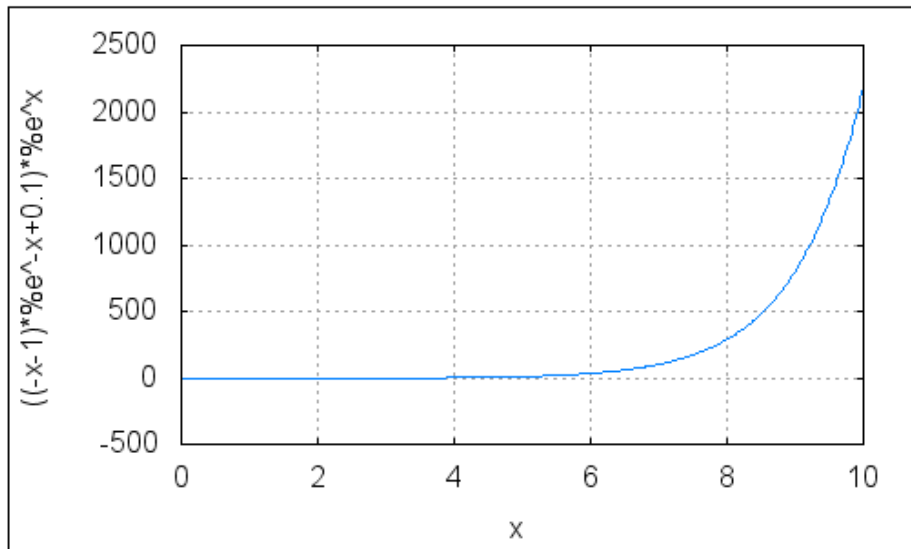
```
(%o1) y=((-x-1)%e-x+%c)%ex
```

1.2 Fazer o gráfico da solução

Fazendo a constante igual a 0.1 (%c=0.1) obtemos o gráfico da solução

```
(%i2) wxplot2d((-x-1)*%e-x+0.1)*%ex,[x,0,10],  
[gnuplot_preamble, "set grid;"]$
```

(%t2)



1 Introdução

Caixa 1.2. Solução numérica de uma EDO no wxMaxima

2 EDO sem solução explícita

2.1 Tentar obter solução

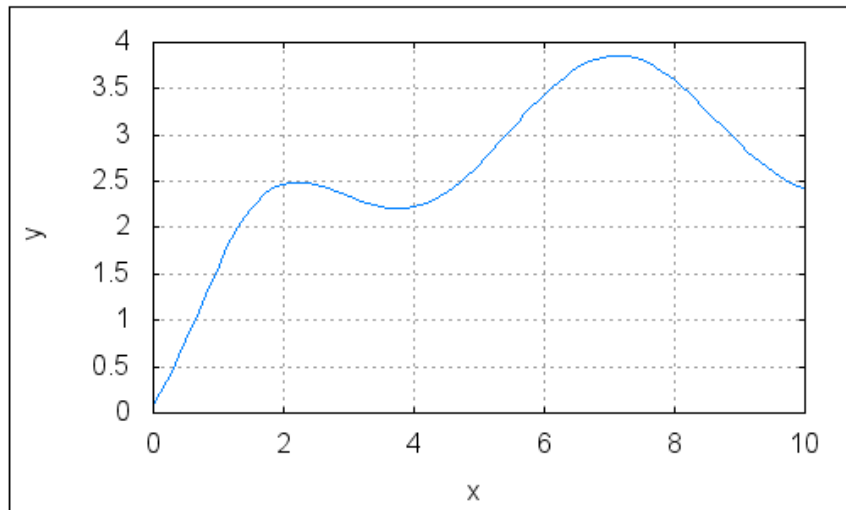
```
(%i3) ode2('diff(y,x)-sin(y)-cos(x)=0, y, x);
```

```
(%o3) false
```

2.2 Recorrer a um método numérico (Runge-Kutta) para obter a solução e fazer o respectivo gráfico

```
(%i4) sol:rk(sin(y)+cos(x),y,0.1, [x,0,10,0.1])$  
wxplot2d([discrete, sol],[x,0,10],  
[gnuplot_preamble, "set grid;"])$
```

```
(%t5)
```



```
(%i6) print( "Solução:");
```

Solução:

```
(%o6) Solução:
```

```
(%i7) for i:1 thru 101 step 10 do  
print(sol[i]);
```

```
[0, 0.1]  
[1.0, 1.591659064760705]  
[2.0, 2.469102944258175]  
[3.0, 2.34190904220974]  
[4.0, 2.223187477710179]  
[5.0, 2.686723666460508]  
[6.0, 3.438283805349458]  
[7.0, 3.854015799731696]  
[8.0, 3.591631264292831]  
[9.0, 2.903385447491112]  
[10.0, 2.434054543362108]
```

```
(%o7) done
```

A equação discreta

$$y_{t+1} = a(1 - y_t)$$

↑
ordem

é de primeira ordem e linear pois y_{t+1} só depende do valor imediatamente anterior e o maior expoente deste é 1. Por outro lado, a equação discreta

não linear

$$y_{t+1} = a(1 - y_t^3)$$

é de primeira ordem mas não linear, pois o expoente de y_t é 3.

A equação discreta

$$y_{t+1} = ay_t + by_{t-1} + cy_{t-2}$$

é de terceira ordem e linear, enquanto a equação

$$y_{t+1} = ay_t + (by_{t-1} + cy_{t-2})^2$$

também é de terceira ordem, mas não linear.

Do mesmo modo que se consideram sistemas de equações diferenciais, as equações discretas também constituem sistemas.

1.8 Das Equações Discretas para as Contínuas

Conceptualmente, os modelos discretos podem transitar para contínuos, se fizermos a unidade de tempo adotada convergir para um período de tempo infinitesimal. Ilustremos considerando a equação básica (1.3) que pode se escrita com mais detalhe com a forma:

$$y_{t+1} = y_t + n y_t - m y_t + mig \quad (1.7)$$

Onde

n é a taxa média de nascimento por indivíduo presente, na unidade de tempo;

m é a taxa média de mortalidade por indivíduo presente, na unidade de tempo, podendo além da mortalidade natural incluir a devido à predação;

mig é o saldo migratório (diferença número de indivíduos entrados menos número de indivíduos saídos) na unidade de tempo adoptada.

Consideremos um período de tempo $\Delta t < 1$. Se num unidade de tempo morrem 10 indivíduos em meia unidade de tempo devem morrer 5 ($10 \cdot 1/2$). Aplicando este tipo de raciocínio escrevemos:

$$y_{t+\Delta t} = y_t + n\Delta t y_t - m\Delta t y_t + mig\Delta t \quad (1.8)$$

1 Introdução

Por definição:

$$\frac{dy_t}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \left[\frac{y_{t+\Delta t} - y_t}{\Delta t} \right] \quad (1.9)$$

A aplicação das equações (1.8) e (1.9), conduz-nos a:

$$\frac{dy_t}{dt} = ny - my + mig \quad (1.10)$$

Convém inserir ainda algumas anotações. Se nos modelos discretos os eventos nele modelados não ocorrerem durante todo o período da unidade de tempo adotada, não podemos obter dele um modelo contínuo. Por exemplo se a unidade for o dia, os nascimentos ocorrerem enquanto se observar luz solar e as mortes à noite, dividir o dia em frações não faz sentido. Do mesmo modo, os parâmetros que representem proporções de uma variável de estado têm de variar entre 0 e 1 (não pode morrer um número de indivíduos superior aos vivos). Os modelos discretos e os contínuos, deles derivados, podem ter comportamentos numéricos muito diferentes. Pequenas variações, das variáveis de estado, na unidade de tempo adoptada no modelo discreto, favorecem comportamentos semelhantes das versões contínuas e discretas. Os parâmetros dos modelos discretos e contínuos podem também diferir em valor. Para complemento desta informação, consulte-se Otto e Day (2007 :44-47).

A teoria das equações recursivas (e.g., Godounov e Riabenki, 1977) é relevante por ser nela que se apoia o estabelecimento de métodos numéricos para encontrar a solução de equações diferenciais (e.g., Runge-Kutta, Adams).

1.9 A Distribuição Etária Estável

Um assunto de grande importância nas sociedades europeias é o envelhecimento da população. Este fenómeno reflete o aumento da proporção dos idosos na população e o conseqüente decréscimo da fração de jovens. Isto é, a estrutura etária (das idades) é variável e está deslocar-se no sentido descrito. A estrutura etária das populações é representada graficamente pela pirâmide etária, que se encontra em qualquer livro de ecologia.

Se uma população cresce durante muito tempo sem sofrer perturbações, converge para uma distribuição etária que depois se mantém no tempo. É a **distribuição etária estável**.

Por exemplo, em Barreto (2009), para as populações de lince ibérico estabeleci quatro grupos que têm a ver com a biologia da espécie, e determinei as suas proporções estáveis, de acordo com o quadro 1.1.

Quadro 1.1. Estrutura biológica e distribuição etária estável do lince ibérico

Intervalos de idade (anos)	Estádios	Proporção estável
Primeiro ano de vida	Recrutamento	0,3694
Segundo ano de vida	Juvenil	0,1424
Entre os dois e os 9	Reprodutivo	0,4403

1 Introdução

Maior do que 9	Pós reprodutivo	0,0479

Uma população de lince cresce num ambiente constante. Tem 10000 indivíduos e a estrutura etária do quadro 1.1. Terá 3694 indivíduos no primeiro ano de vida, 1424 no segundo ano de vida, 4403 reprodutores e 479 senis. Se a taxa de natalidade dos reprodutores for 0,45 (nem todos os indivíduos encontram território disponível), nascerão 1981 ($0,45 \times 4403$) indivíduos e a taxa de natalidade média por indivíduo, de toda a população, será 0,1981 ($1981/10000$).

Suponhamos que agora a mesma população tem 20000 animais, mantem a estrutura etária estável, e os reprodutores também são idênticos. Nascerão 3962 lincas ($20000 \times 0,4403 \times 0,45$). A taxa de natalidade média por indivíduo, de toda a população, será igualmente 0,1981 ($3962/20000$).

A constância do meio, a estrutura etária estável e a invariância da identidade genética dos indivíduos têm como consequência uma taxa de natalidade média para toda a população e por indivíduo constante.

Mais adiante, voltaremos ao tema da estrutura etária das populações.

1.10 O Livro

Este livro contém o que geralmente se encontra em textos sobre dinâmica das populações, a par da proposta de uma formulação integrada da ecologia matemática das populações, fundamentada, sobretudo, em Barreto (2005, 2011). Se o leitor preferir só iniciar-se na abordagem tradicional pode estudá-la aqui, sem qualquer inconveniente para a sua aprendizagem.

Preocupe-me em mostrar a utilidade da ecologia teórica, evidenciando como pode ser valorizada se não for tratada como um compartimento fechado, mas sim ligada a outros ramos do saber e instrumentos que podem reforçar a sua valia, como ocorre na prática real da gestão dos recursos naturais. Esta atitude, leva-me a referir assuntos que em regra não se encontram mencionados em textos, desta natureza. O benefício que se possa obter, desta decisão, poderá envolver o risco de desencorajar o leitor/a, face a um assunto inesperado ou diminuir a sua focalização no núcleo temático do livro. Estou convencido que a curiosidade e motivação que levaram à leitura deste livro permitem ultrapassar este eventual inconveniente, e incentivo-o vivamente a ler todo o livro (ver quadro 1.2).

Conforme a sua formação e os propósitos que o/a levaram a empreender esta leitura, as secções que despertarem menos o seu interesse, ou se lhe afigurarem de leitura menos fácil, guarde-as para uma segunda leitura. Procure ultrapassar as suas dificuldades recorrendo a leituras mais iniciáticas e propedêuticas, sobre o tem que está a bordar, que se encontram, sem dificuldade, na internet. **Nunca se dê por vencido.**

As espécies que hoje existem são como todos sabemos resultado de um processo evolutivo, condicionado pelo meio físico em que vivem e pelas suas interações com as outras espécies coexistentes nos habitats que ocupam. Uma teoria para os organismos e populações deve assim ser preferencialmente avaliada quando aplicada aos organismos e populações crescendo no seu habitat natural em ecossistemas pouco perturbados. Isto não impede que dela não se possam inferir as condições em que não é aplicável, mesmo predizer as suas falhas e o que de facto e de diferente será antecipável.

1 Introdução

O texto beneficia também de vários materiais de estudo que elaborei e proporcionava aos discentes de disciplinas que lecionei no Instituto Superior de Agronomia, da então Universidade Técnica de Lisboa, e na Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa.

Recapitulando. A macro estrutura do livro é a tradicional sendo, no entanto, introduzidos assuntos ignorados nos livros de ecologia das populações, cuja relevância crescente no discurso ecológico, no meu entendimento, não permite que sejam ignorados, como a alometria. A obra está organizada em duas partes, como é usual. A primeira dedicada às populações crescendo isoladamente (este volume), a segunda às inter-relações entre populações, comunidades e ecossistemas (próximo volume). No início de cada parte insiro um texto que estabelece o seu roteiro, digamos assim, por isso não me alongo mais agora.

Numa perspetiva didática, assinalo o seguinte:

- Os capítulos, dedicados a populações isoladas, que geralmente se encontram em textos desta natureza, o que chamo a abordagem tradicional, são os 4, 5, 8 e, por vezes, também o 13. Os temas dos capítulos 11, 14 e 15 podem estar presentes nalguns manuais, mas com um tratamento mais restrito.
- A minha teoria estende-se pelos capítulos 2, 3, 6, 7, 9, 10 e 11. O capítulo 12 é claramente de aplicação da teoria.
- A minha teoria permeia alguns aspetos dos capítulos 13, 14 e 15.
- Esta informação é complementada pelo quadro 1.2.

Quadro 1.2. Estrutura do livro

Capítulos			
Abordagem tradicional		Minha teoria	
Número	Assunto	Número	Assunto
4	Crescimento independente da densidade	2	Descritores das populações
5	Crescimento dependente da densidade Equação logística e afins	3	Alometria
8	Demografia. Populações estruturadas com abordagem exponencial	6	Crescimento dependente da densidade A equação de Gompertz
11	Estratégias bionómicas	7	Leis da estrutura e dinâmica das populações isoladas
13	Meta-populações	9	Abordagem gompertziana da demografia e estrutura das populações
14	Aproveitamento das populações	10	Índices de crescimento, regeneração e sobrevivência
15	Conservação das populações	11	Estratégias bionómicas
		12	A lei de Kleiber
		13	Meta-populações
		14	Aproveitamento das populações
		15	Conservação das populações

Uma aplicação detalhada às florestas, da minha teoria para as populações, encontra-se em Barreto (2010, 2011).

Obras de outros autores com escopo semelhante ao desta são, por exemplo, as de Berryman e Kindlman (2008), Hasting (1997), Rockwood (2006), Stevens (2009; Partes I e II) e

1 Introdução

Vandermeer e Goldberg (2003). Para um tratamento matemático mais avançado dos modelos da ecologia teórica ver Kot (2001).

Existem especialistas na elaboração de índices alfabéticos, analíticos ou remissivos, a que as grandes editoras recorrem (e. g., Haugland e Jones: 2003:335). Da mesma maneira que um bom índice remissivo pode valorizar bastante um livro, um mau índice alfabético pode tornar-se uma experiência frustrante e desencorajadora. Dada a minha pouca experiência nesta matéria, e como assumo que este livro será predominantemente lido no computador, ou outro equipamento adequado para leitura de livros electrónicos, utilizando uma das várias aplicações neles existentes para o efeito, o/a leitor/a pode recorrer ao seu procedimento para localizar palavras, quando pretender encontrar isoladamente um tópico do seu interesse. Nesta perspectiva de leitura, para o corpo do texto, escolhi um tipo de letra adequado - o calibre. Para dar destaque ao texto, usei duas cores (azul e castanho) para evitar criar habituação e o destaque perder impacte.

1.11 Os Pressupostos Básicos Subjacentes a este Livro

A ciência e a investigação científica têm implícita a aceitação de algumas assumções sobre a realidade que convém deixar claras e passo a enumerar (por exemplo, Bunge, 2005: secção 5.9; Psillos, 1999):

- A realidade externa à minha subjectividade existe de facto.
- O mundo real está organizado numa estrutura sistémica de níveis múltiplos, cada um caracterizado pelas suas próprias leis e propriedades. O leitor lembra-se certamente dos níveis mencionados na introdução dos textos de ecologia (por exemplo, Odum e Barrett (2005:6):

Átomos → moléculas → células → tecidos → órgãos → sistemas de órgãos → organismos → populações → comunidades → ecossistemas → paisagens → biomas → ecoesfera.

- O mundo real não é caótico e ininteligível mas possui determinismo no sentido mais lato do termo (determinismo ontológico).
- O mundo externo pode ser conhecido com objectividade variável (determinismo epistemológico de conhecimento limitado).
- A lógica e a matemática são formalismos autónomos.

Foi pois neste quadro que procurei **reconstruir os padrões objectivos** dos organismos e suas populações em **leis** e formar com elas um sistema coerente, isto é, uma teoria para a estrutura e dinâmica das populações e comunidades biológicas.

Para apresentar uma teoria integrada, a minha inquirição visa estabelecer relações matemáticas entre os descritores dos níveis **indivíduo→populações isoladas→populações interagindo entre si**. Nesta construção, as relações alométricas e a equação de Gompertz têm um papel preponderante, como se verá ao longo do livro.

1 Introdução

1.12 Bibliografia

- Allen, L. J. S., 2003. *An Introduction to Stochastic Processes with Applications to Biology*. Pearson Education Inc., Upper Saddle River, New Jersey, E. U. A.
- Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Berryman, A. A. e P. Kindlmann. *Population Systems. A General Introduction*. Springer, Berlin.
- Brown, J. H., V. K. Gupta, B.-L. Li, B. T. Milne, C. Restrepo, and G. B. West, 2002. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **357**:619–626
- Bunge, M., 2005. *Philosophy of Science. From Problem to Theory*. Volume I. Revised Edition. Transaction Publishers, New Brunswick, U. S. A..
- Caswell, H., 1988. Theory and Models in Ecology: a Different Perspective. *Ecological Modelling*, 43:33-44.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Second edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA
- Connan, G. e S. Grognet, 2008. *Guide du Calcul avec les Logiciels Libres*. Dunod, Paris.
- Deléage, J-P., 1993. *História da Ecologia. Uma Ciência do Homem e da Natureza*. Publicações D. Quixote, Lisboa.
- Edelstein-Keshet, L., 2005. *Mathematical Models in Biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, E.U.A.
- Fall, C. P., E. S. Marland, J. M. Wagner e J. T. Tyson, 2002. *Computational Cell Biology*. Springer, Berlin.
- Frigg, Roman, S. Hartmann, 2006. "Models in Science", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2009 Edition)*, Edward N. Zalta (ed.), URL = <<http://plato.stanford.edu/archives/sum2009/entries/models-science/>>.
- Godfrey-Smith, G., 2006. The strategy of model-based science. *Biol. Philos.* 21:725–740. DOI 10.1007/s10539-006-9054-6.
- Godounov, S. e V. Riabenki, 1977. *Schémas aux Différences. Introduction à la Théorie*. Éditions Mir, Moscou.
- Grant, W. E. e T. M. Swannack, 2009. *Ecological Modeling. A Common-Sense Approach to Theory and Practice*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Hannon, B e M. Ruth, 1997. *Modeling Dynamic Biological Systems*. Springer, Berlin.
- Hasting, A., 1997. *Population Ecology. Concepts and Models*. Springer, Berlin.
- Hasting, A., 2011. 6. Single Species Population Dynamics. Em Samuel M. Scheiner e Michael R. Willig (compiladores), *The Theory of Ecology*, The University of Chicago Press, Chicago. Páginas 109-123.
- Holoyak, M., M. A. Leibold e R. D. Holt, 2005, (compiladores). *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. Chicago University Press, Chicago.
- Jopp, F., H. Reuter e B. Breckling, 2011. *Modelling Complex Ecological Dynamics. An Introduction into Ecological Modelling for Students, Teachers & Scientists*, Springer, Berlin. Página vi.
- Jørgensen, S E. e D. L. DeAngelis, 2011. Foreword. Em F. Jopp, H. Reuter e B. Breckling, *Modelling Complex Ecological Dynamics. An Introduction into Ecological Modelling for Students, Teachers & Scientists*, Springer, Berlin. Página vi.
- Kingsland, S. E., 1985. *Modelling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Lande, R., S. Engen e B.-E. Sæther, 2003. *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Matthiopoulos, J., 2011. *How to Be a Quantitative Ecologist. The 'A to R' of Green Mathematics and Statistics*. Wiley, Chichester, United Kingdom.
- May, R. e A. McLean, 2007 (compiladores). *Theoretical Ecology. Principles and Applications*. Third edition. Oxford University Press, Oxford.
- Melbourne, B. A., 2012. Demographic Stochasticity. Em A. Hastings e L. J. Gross, Compiladores, *Encyclopedia of Theoretical Ecology*. University of California Press, Berkeley. Páginas 706-711.

1 Introdução

- Morris, W. F. e D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservation Biology. Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland Massachusetts, U. S. A.
- Odum, E. P. e G. W. Barrett, 2005. *Fundamentals of Ecology*. Quinta edição. Thompson Brooks/Cole, Belmont. Califórnia.
- Otto, S. P. e T. Day, 2007. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Pascual, M. e J. A. Dunne, 2006 (compiladores). *Ecological Networks. Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Santa Fe Institute, Santa Fe, Novo México.
- Psillos, S., 1999. *Scientific Realism. How Science Tracks Truth*. Routledge, London, UK.
- Rockwood, L. L., 2006. *Introduction to Population Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Roughgarden, J., 1998. *Primer of Ecological Theory*. Prentice-Hall, Inc., Upper-SaddleRiver, New Jersey.
- Soetaert, K. e P. M. J. Herman, 2009. *A Practical Guide to Ecological Modelling. Using R as a Simulation Platform*. Springer, Berlin.
- Soetaert, K. J. Cash e F. Mazzia. *Solving Differential Equations in R*. Springer, Berlin.
- Stevens, M. H., 2009. *A Primer of Ecology with R*. Springer, Berlin.
- Turchin, P., 2003. *Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- Vandermeer, J. H. e D. E. Goldberg, 2003. *Population Ecology. First Principles*. Princeton University Press, Princeton.
- Velten, K., 2009. *Mathematical Modeling and Simulation. Introduction for Scientists and Engineers*. Wiley-VHC, Weinheim.
- Verhoef, H. A. e P. J. Morin, 2010 (compiladores). *Community Ecology. Processes, Models and Applications*. Oxford University Press, Oxford.
- West, G.B. E J.H. Brown. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology*. 208:1575-1592.

POPULAÇÕES ISOLADAS

Nesta parte do livro vamos apresentar diversos assuntos relativos a populações biológicas:

- Identificação das variáveis biológicas a modelar
- As propriedades da dinâmica destas variáveis: auto semelhança (alometria)
- Modelos do seu crescimento e seleção de um paradigma do crescimento biológico tanto para indivíduos como populações
- As leis que regem a dinâmica das populações isoladas
- Modelação de populações estruturadas
- Atributos demográficos
- As estratégias biológicas
- A lei de Kleiber
- As meta-populações
- Aplicações da teoria exposta na exploração sustentada de populações e na conservação biológica

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

2.1 Introdução

A construção teórica que vamos propor tem um nível de refinamento que requer uma caracterização precisa das variáveis de estado dos sistemas populacionais (VESP), incluindo as do subsistema indivíduo ou organismo. Esta tipificação vai permitir:

- Estabelecer a relação entre as dinâmicas das VESP do mesmo subsistema (indivíduo e população)
- Estabelecer a relação entre as dinâmicas das VESP dos subsistemas indivíduo e população
- Aplicar de modo imediato a análise dimensional às relações entre as VESP
- Destacar a auto semelhança da geometria destes subsistemas, estabelecendo as relações alométricas pertinentes

A dinâmica das VESP surgirá assim harmonizada e integrada.

2.2 Uma Breve Incursão pela Análise dimensional

Na situação de o leitor não estar familiarizado com a análise dimensional (AD), vou apresentar aqui alguns conceitos básicos que nos serão úteis.

A AD assume:

- As leis físicas serem independentes das unidades utilizadas.
- A definição de quantidades primárias, ou grandezas fundamentais, como o tempo (T), a massa (M) e o comprimento (L). As grandezas do Sistema Internacional de Unidades (SI) podem ser encontradas, por exemplo, em Almeida (1997).
- A possibilidade de relacionar as grandezas físicas derivadas (por exemplo, os conceitos de força, trabalho) com as grandezas fundamentais. A dimensão de uma grandeza física é assim sua expressão recorrendo às grandezas fundamentais, como ilustraremos abaixo.

O suporte teórico da AD é o teorema π de Buckingham. A análise dimensional pode ser entendida como o processo de eliminação de informação espúria, de modo a obter grupos dimensionais, sendo usada em física e engenharia para planejar experiências e estabelecer equações.

No contexto deste livro, a perspectiva que mais nos interessa é a associada ao princípio da **homogeneidade dimensional**: numa equação física correta os seus dois membros devem ter a mesma dimensão ou a equação ser dimensionalmente homogênea. A razão entre os dois membros é assim adimensional, de dimensão zero ou sem dimensão.

Vejamos alguns exemplos, usando uma notação que será formalizada adiante.

A dimensão do comprimento (extensão linear) de um organismo é representada pelo símbolo da variável y_1 , entre parêntesis rectos:

$$[y_1] = L^1 = L \quad (2.1)$$

em que L representa a dimensão linear.

Um quadrado de lado y tem a área $A = y \times y = y^2$. A dimensão da área vem:

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

$$[A]=L^1 \times L^1 = L^{1+1} = L^2 \quad (2.2)$$

O volume de um cubo de aresta y , V , virá:

$$[V]=L \times L \times L = L^3 \quad (2.3)$$

O volume por unidade de área, VA , tem a dimensão:

$$[VA]=L^3 / L^2 = L^{3-2} = L \quad (2.4)$$

Variáveis com expoente igual a dois, como a área foliar de uma planta, referidas à unidade de área, o chamado índice área foliar, IAF , serão constantes, pois são adimensionais:

$$[IAF]=L^2 / L^2 = L^{2-2} = L^0 \quad (2.5)$$

Se consideramos o número de indivíduos (N) adimensional, a dimensão da densidade, número de organismos por unidade de área, será:

$$[Densidade]=L^0 L^{-2} = L^{-2} \quad (2.6)$$

Semelhantemente, a concentração ou o número de organismos por unidade de volume terá a dimensão L^{-3} ($[Concentração]=L^0 L^{-3} = L^{-3}$).

A velocidade com que um animal se desloca é dada pelo espaço percorrido dividido pelo tempo gasto a percorrê-lo:

$$[Velocidade]=\text{espaço tempo}^{-1} = L T^{-1} \quad (2.7)$$

A AD ser-nos-á útil para estabelecer relações alométricas e outras afins. É também empregue na secção 4.4.

Existe uma aplicação para AD para o Matlab (Brückner, 2002) de uso académico gratuito. O único software gratuito para AD que conheço é o *Dimensions* da autoria do Dr. John Kummallil (2009), e a biblioteca *dimension.mac*, no software Maxima.

Sobre o tema desta secção e do capítulo seguinte, ver Pennycuick (1992). Em Burton (2001), pode ser encontrado um tratamento introdutório da análise dimensional, assim como abordagens quantitativas do mesmo nível a várias questões biológicas e ecológicas, numa exposição clara e acessível.

Hastings(1997: 94) lamenta o facto de em ecologia frequentemente se ignorar o espectro dimensional das variáveis e constantes utilizadas.

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

2.3 As Variáveis de Estado dos Organismos e das Populações

Quando a vida apareceu na Terra, já se verificava a vigência de leis físicas e químicas. Existe pois um contínuo da física para a vida, através da química, exibindo cada um destes níveis de organização da matéria propriedades emergentes próprias e leis específicas (figura 2.1).

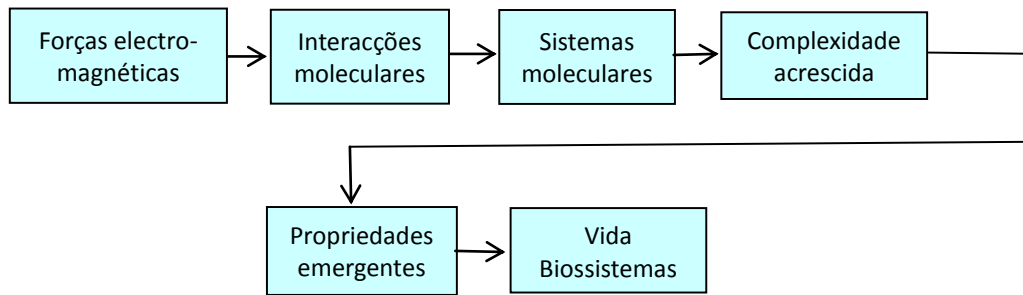


Figura 2.1. Representação esquemática do contínuo físico-químico-biológico

Os organismos estão intimamente relacionados com as dimensões físicas do espaço e do tempo. A ecologia tem prestado pouca atenção as relações físicas básicas dos seres vivos com o espaço-tempo. Na minha concepção da ecologia, elas são muito importantes e tento introduzi-las através das VESP. Para este desiderato, vou considerar o expoente da dimensão linear (EL) das VESP associadas aos indivíduos e às populações. Como já mencionei, esta formulação facilita o uso da análise dimensional e da alometria (figura 2.2)

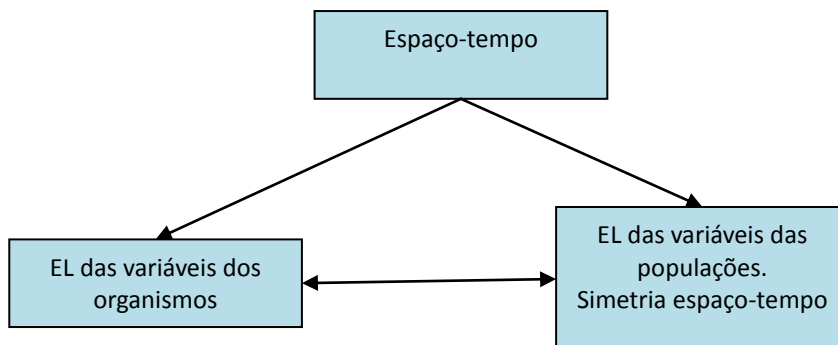


Figura 2.2. O triângulo básico da presença e crescimento dos organismos e populações no espaço físico

Para descrever a dinâmica das populações temos que recorrer a conceitos métricos que os caracterizem e descrevam. Neste contexto, além de outros, os principais conceitos de que nos serviremos são as VESP. Estas dizem respeito quer só aos indivíduos, quer às suas populações. Vou considerar as VESP classificadas de acordo com o expoente da dimensão linear que lhe está associado. Uma VESP será genericamente representada pela notação:

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

$$Y_{i,j,t}$$

i = expoente da dimensão linear

j = identifica a variável entre todas com a mesma dimensão linear

t = idade a que se reporta o valor da variável. Quando não necessário pode ser omissa

Identifiquemos os valores possíveis de i . na Caixa 2.1.

Caixa 2.1. Expoentes da dimensão linear das variáveis de estado dos sistemas populacionais

$i=-3$. Associado a uma população que ocupa o espaço a três dimensões (concentração). Por exemplo, fitoplâncton.

$i=-2$. Associado a organismos que ocupa o espaço a duas dimensões (densidade). Por exemplo, organismos sésseis

$i=0$. Associado a variáveis que não variam no tempo. Já mencionámos a área foliar por unidade de área.

$i=0,666666...$. Relacionada à biomassa ou volume total por unidade de área de uma população sésil. Por exemplo, plantas ($2,666666+(-2)=0,666666$).

$i=1$. Associada a variáveis de dimensão linear como comprimentos, diâmetros e alturas.

$i=2$. Associada ao crescimento do número de organismos que utilizam os recursos de um espaço bidimensional e à biomassa das componentes da copa das árvores. Variáveis de organismos cujas magnitudes são constantes quando referidas à unidade de área ($2-2=0$).

$i=2,666666...$. Refere a biomassas ou volumes totais de organismos. Indica geometria fractal.

$i=3$. Associada ao crescimento do número de organismos que utilizam os recursos de um espaço tridimensional. Variáveis de organismos cujas magnitudes são constantes quando referidas à unidade de volume ($3-3=0$).

$i=4,666666...$. Relacionada com a biomassa ou volume total de uma população com mobilidade, por unidade de área. E.g., animais terrestres. ($2,666666+2=4,666666$).

$i=5,666666...$. Relacionada com a biomassa ou volume total de uma população com mobilidade, por unidade de volume. E.g., peixes. ($2,666666+3=5,666666$).

A título ilustrativo, nos quadros 2.1 e 2.2 insiro as variáveis descritoras da árvore e da floresta, agrupadas de acordo com este critério.

Além destes conceitos métricos, recorreremos a conceitos ecológicos puramente descritivos e comparativos, que sempre que possível nos esforçamos por quantificar, numa busca de rigor.

Como o leitor verifica, o valor de i de uma VESP referida ao povoamento é igual ao correspondente à árvore menos 2. Genericamente,

$$i_{\text{povoamento}} = i_{\text{árvore}} - 2,$$

como se mostrou na secção anterior.

O expoente associado à raiz é a minha melhor estimativa no actual momento, requer confirmação, mas supomos que é a correcta. A estimativa da biomassa da raiz é uma tarefa difícil e sujeita a erros por defeito.

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

Quadro 2.1. Variáveis florestais descritoras da árvore.

i=1		i=2		i=2,6666		i=3	
j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável
1	Diâmetro à altura do peito (dap)	1	Biomassa das folhas ou agulhas	1	Biomassa total da árvore	1	Volume do tronco
2	Altura	2	Biomassa dos ramos vivos	2		Biomassa da madeira do tronco	
3	Altura dominante	3	Biomassa dos ramos mortos	3		Biomassa da casca do tronco	
		4	Biomassa total da copa	4		Biomassa total do tronco	
		5	Área foliar	5		Biomassa total da raiz	
		6	Área basal				
		7	Área ocupada pela árvore				

Quadro 2.2. Variáveis descritoras do povoamento. Hectare=ha, ignorando valores médios de variáveis do organismo

i=-2		i=0		i=0,6666		i=1	
j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável
1	Densidade, árvores ha ⁻¹	1	Biomassa das folhas ou agulhas ha ⁻¹	1	Biomassa total da árvore ha ⁻¹	3	Volume do tronco ha ⁻¹
		2	Biomassa dos ramos vivos ha ⁻¹	2	Biomassa total do auto-desbaste anual	4	Biomassa da madeira do tronco ha ⁻¹
		3	Biomassa dos ramos mortos ha ⁻¹			5	Biomassa da casca do tronco ha ⁻¹
		4	Biomassa total da copa ha ⁻¹			6	Biomassa total do tronco ha ⁻¹
		5	Área foliar ha ⁻¹			7	Biomassa da raiz ha ⁻¹
		6	Área basal ha ⁻¹			8	Espaçamento entre as árvores
						9	Volume do auto-desbaste anual
						10	Altura dominante

Os valores fraccionários de i (0,6666, 2,6666) permitem presumir que as árvores e as florestas têm geometria fractal.

Esta conclusão permite conjecturar as florestas como estruturas revelando auto similitude e formadas por módulos. Estes são entendidos como o menor conjunto de árvores em que se verificam todas as leis a que obedece a dinâmica do tipo de floresta em questão. Para as populações de plantas em geral, assumo que a densidade final de um módulo é uma planta, no nosso caso uma árvore. Em Barreto (1995), apresento equações para calcular o número de

2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

árvores em cada módulo, área de cada módulo e número de módulos por hectare, em florestas tanto regulares como etariamente estruturadas.

Duas questões podem aqui ser formuladas agora:

Questão 1. No seu crescimento as VESP seguem um padrão básico?

Questão 2. Como estão as dinâmicas das diversas VESP relacionadas durante o crescimento da população?

A resposta a estas questões é a minha teoria, inserida na Parte I do livro. As suas implicações nas interações entre populações diferentes permeiam a Parte II.

Ao longo deste livro, recorrerei várias vezes a exemplos envolvendo populações de árvores. Isto não se deve exclusivamente ao facto de eu ser um florestal, pois as árvores são fáceis de contar, de medir, não mudam de lugar e as suas populações estão sujeitas a intensíssima competição intra e interespecífica, pelo que em vários livros de ecologia servem para ilustrar relações alométricas (e.g., Begon, Towsend e Harper, 2006), e não só, como também há quem recorra a populações arbóreas para criar teorias sobre a colonização de espaços por espécies e a biodiversidade das comunidades (Hubbell, 2001). As árvores são um excelente universo para indagação ecológica.

2.4 Bibliografia

- Almeida, G. de, 1997. *Sistema Internacional de Unidades (SI). Grandezas e Unidades Físicas. Terminologia, Símbolos e Recomendações*. Segunda edição. Plátano Editora, S. A., Lisboa.
- Barreto, L. S., 1995. The fractal nature of the geometry of self-thinned pure stands. *Silva Lusitana*, 3(1):37-52.
- Barreto, L. S., 2003. *A Unified Theory for Self-Thinned Pure Stands. A Synoptic Presentation*. Research Paper SB-03/03. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Begon, M., C. R. Towsend e J. Harper, 2006. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Fourth edition. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Brückner, S., 2002. *Dimensional Analysis Toolbox for Matlab*, Version 1.01, <http://www.sbrs.net/>
- Burton, R. F., 2001. *A Biologia Através dos Números. Um Encorajamento ao Pensamento Quantitativo*. Editora Replicação, Lda., Lisboa.
- Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Natural Theory of Biodiversity end Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, E.U.A.
- Kumailil, J., 2009. *Dimensions*. Disponível na internet, por exemplo, em www.baixaqui.com.br.
- Pennycuik, C. J., 1992. *Newton Rules Biology. A Physical Approach to Biological Problems*. Oxford University Press, Oxford.

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

3.1 Introdução

Atendendo tanto ao importante papel que a alometria desempenha na minha construção teórica como à importância crescente que vem ganhando na teorização ecológica (Brown, West e Enquist, 2000; Anderson-Teixeira, Savage, Allen e Gillooly, 2009), destaco-a dedicando-lhe um capítulo, [onde também avaliarei a correção da informação da Caixa 2.1](#).

Ao caminharmos na rua, por vezes, algumas pessoas chamam a nossa atenção pela falta do que entendemos ser a proporcionalidade que afecta uma ou outra parte do seu corpo. Por exemplo, ou têm as pernas curtas para o tamanho do tronco, ou uma cabeça grande demais relativamente ao tamanho do tronco. De facto, durante o crescimento dos seres vivos, as partes do seu corpo seguem um padrão de dimensões relativas, que é a emergência da acção simultânea de restrições de natureza física, química e biológica.

A [alometria](#) estabelece relações entre:

- Os tamanhos de componentes do corpo
- Entre funções fisiológicas e tamanho de componentes do corpo
- Entre tamanhos da componente do corpo e atributos da população em que os organismos estão inseridos.

As equações alométricas têm uma longa história em biologia. Já no século XIX, Rubner (1883) detetou que a taxa de metabolismo dos organismos variava com o tamanho do corpo. Na primeira metade do século XX, vários autores se ocuparam de relações alométricas (para referências ver *Savege et al.*, 2004). Destaca-se aqui a contribuição em 1917 de D'Arcy Thompson (Thompson, 1994), que recorreu ao princípio da *semelhança geométrica*. Este princípio justifica-se pelo facto da maioria dos [organismos serem incompressíveis](#), e a sua massa por unidade de volume ser aproximadamente a da água do mar. Isto permite, *nesta particular situação*, usar indistintamente a biomassa ou o volume do corpo, ou duma sua parte, nas equações alométricas.

Nos anos oitenta do século passado, McMahon e Bonner (1983), Petters (1983), Calder (1984), Schmidt-Nielsen (1984) publicaram quatro obras sobre as relações alométricas onde acumulam imenso material sobre o assunto, que tiveram grande impacto na teoria e investigação em biologia, *senso lato*. Por exemplo, o livro de Petters, nos apêndices, descreve cerca de um milhar de equações alométricas, respigadas de cerca de meio milhar de referências bibliográficas. Posteriormente, a obra coletiva *Scaling in Biology* (Brown e West, 2000) contribuiu para reforçar o interesse pela alometria no âmbito da biologia e ecologia.

Durante anos, a alometria foi considerada pouco mais do que uma curiosidade numérica, de pouco valor teórico e explicativo, mas desde a última década do século passado, que se tem vindo a verificar um interesse crescente e constante pelas relações alométricas e prevalência da geometria fractal em biologia e ecologia. Hoje, admite-se que as relações alométricas permitem aprofundar o conhecimento em diversos ramos da biologia, e estabelecer sínteses frutuosas e unificadoras entre elas.

As relações alométricas (West, Brown, e Enquist, 2000:91):

- Permitem pôr em evidência uma simplicidade sistemática no mais complexo de todos os sistemas – os seres vivos.

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

- Constituem as poucas leis quantitativas de carácter universal disponíveis, e têm subjacente a existência de um conjunto de princípios fundamentais para toda a forma de vida.
- As suas clarificações e interpretações abrem um campo vasto e fecundo à investigação em biologia e ecologia.
- Equações alométricas têm papel relevante também no contexto de outras ciências como a física, hidráulica, geologia e economia.

O leitor interessado no aprofundamento deste tema (alometria), e à sua exploração em vários domínios da biologia, pode recorrer à obra colectiva organizada por Brown e West (2000). Em Niklas (1994), além de aspectos teóricos, pode encontrar-se uma vasta compilação sobre informação empírica relativa à alometria das plantas. Ginzburg e Colyvan (2004:cap. 2) apresentam várias relações alométricas do domínio das populações animais, a que atribuem o estatuto de candidatas a leis ecológicas. Brose (2010) mostra que as relações alométricas são fundamentais no esclarecimento da estrutura e dinâmica das teias alimentares.

A alometria insere-se no domínio mais vasto dos modelos de escala (*scaling*; e.g., Barenblatt, 2003).

3.2 Equações Alométricas

A equação alométrica mais simples assume a forma:

$$y_{a,j} = \beta_0 y_{b,h}^{\beta_1} \quad (3.1)$$

que pode ser linearizada do seguinte modo:

$$\log(y_{a,j}) = \log(\beta_0) + \beta_1 \log(y_{b,h}) \quad (3.2)$$

Alguns autores designam β_0 de *coeficiente alométrico* e β_1 de *expoente alométrico*.

A maneira como a variação de y_{aj} é afetada pela variação de y_{bj} é determinada pelo valor de β_1 . Consideremos 4 situações:

1. $\beta_1 < 0 \rightarrow y_{aj}$ diminui à medida que y_{bj} aumenta
2. $0 < \beta_1 < 1 \rightarrow y_{aj}$ aumenta à medida que y_{bj} aumenta, mas mais devagar que y_{bj}
3. $\beta_1 = 1 \rightarrow y_{aj}$ é proporcional a y_{bj} (isometria)
4. $\beta_1 > 1 \rightarrow y_{aj}$ aumenta à medida que y_{bj} aumenta, mas mais rapidamente que y_{bj}

Estas situações ilustram-se na figura 3.1.

Para a eq. (3.1) ter *homogeneidade dimensional*, é preciso que o expoente da dimensão linear associada ao primeiro membro da igualdade seja igual ao do segundo, isto é, $a = \beta_1 b$, do que resulta:

$$\beta_1 = a/b \quad (3.3)$$

Esta relação permite estabelecer as equações alométricas que desejarmos. Vou introduzir algumas ilustrações recorrendo a duas quaisquer variáveis dos quadros 2.1 e 2.2.

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

Uma relação alométrica muito famosa é a chamada *lei dos 3/2* (figura 3.1), que relaciona as dinâmicas do crescimento do volume ou biomassa médios do tronco com a densidade. Escreve-se:

$$y_{31} = \beta_0 y_{-21}^{-3/2} \quad (3.4)$$

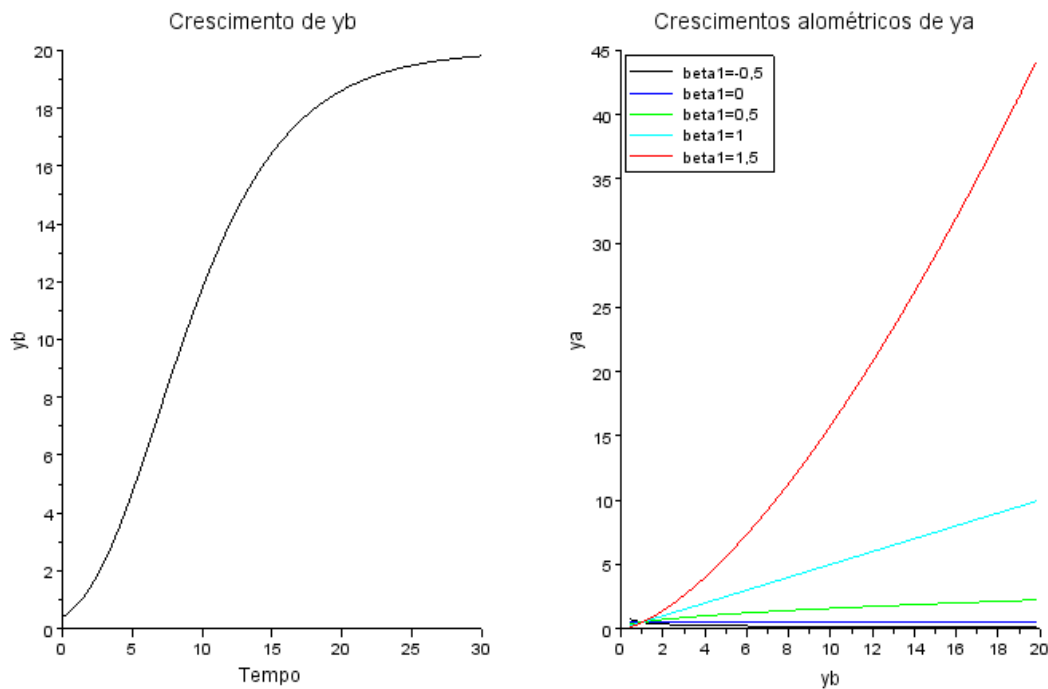


Figura 3.1. Ilustrações de variações alométricas dadas pela equação (3.1). $\beta_0=0,5$

O expoente de valor absoluto maior de que 1 ($3/2=1,5>1$) assegura que o volume do povoamento cresce com a idade, por o crescimento da árvore sobre compensar a perda de volume provocado pelo auto desbaste. Se o mesmo valor fosse igual a 1, o volume seria constante. Decresceria se fosse inferior a 1.

As equações alométricas podem ser escritas sinteticamente, recorrendo ao símbolo de proporcionalidade. Desta forma a eq. (3.4) pode escrever-se:

$$y_3 \propto y_{-2}^{-3/2} \quad (3.5)$$

Introduzamos ainda mais duas equações alométricas, recorrendo à análise dimensional, a saber:

$$y_{2.7} \propto y_{11}^{2.7} \quad (3.6)$$

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

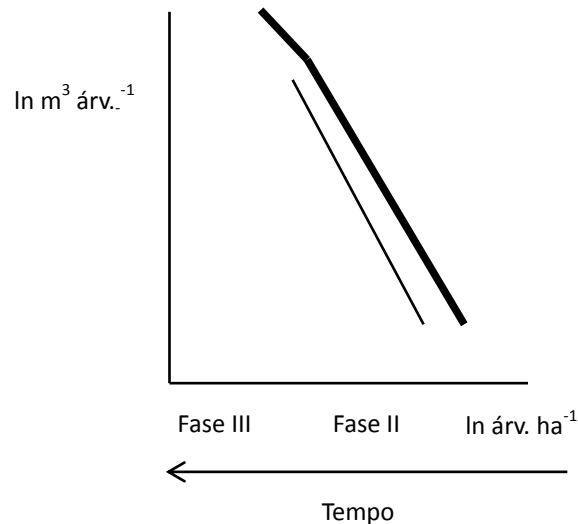


Figura 3.2. A linha contínua representa graficamente a forma logarítmica da lei da potência dos 3/2 (eq. (3.4)). Durante o seu crescimento, a floresta pura auto-desbatada e regular (FPAR) não está sempre sobre a linha dos 3/2, mas move-se no espaço entre ela e a recta a tracejado (amplitude). A FPAR move-se da direita para a esquerda (das maiores densidades e menores árvores para as menores densidades e maiores árvores). A fase II corresponde às idades em que a competição entre as árvores é mais intensa. A fase III á de decrepitude e senilidade dos indivíduos. Na fase I, omissa, as árvores de pequeno porte competem tambe com a outra vegetação

$$y_2 \propto y_{11}^2 \quad (3.7)$$

Estas equações são um exemplo de restrições de natureza física sobre o crescimento das árvores, pois podem ser provadas recorrendo a conceitos da engenharia (e.g., Niklas e Enquist, 2001:2926), o que prova a correção da forma como definimos as variáveis dos quadros 2.1 e 2.2.

Uma equação alométrica que tem sido objeto de intensa investigação, e controvérsia, é a que estabelece a relação entre o número de indivíduos de uma espécie (N) e a biomassa média dos seus indivíduos (W , de *weight*, peso em inglês):

$$N \propto W^{\beta_1} \quad (3.8)$$

Como esta equação está escrita, dado o facto de termos considerado N adimensional, a análise dimensional não nos pode ajudar a estimar o valor de β_1 . Temos duas alternativas para escrever esta equação, recorrendo aos conceitos de densidade e concentração (Caixa 2.1):

$$y_{-2} \propto y_{2.7}^{-2/2.7} \quad (3.9)$$

Nesta equação o expoente pode ser aproximado por $-3/4$ ($-2/2.66667$), valor defendido por muitos autores e que no nosso entender só é aplicável a plantas e animais explorando o espaço a duas dimensões. Esta relação alométrica é conhecida por **alometria ou lei de Damuth** (1987).

No caso de uma espécie ocupando um volume virá:

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

$$y_{-3} \propto y_{2.7}^{-3/2.7} \quad (3.10)$$

Nesta equação o expoente pode ser escrito -1,125 (-3/2.66667).

Mencionemos algum suporte empírico para as equações (3.9) e (3.10).

A equação (3.9) foi primeiro proposta por John Damuth (Damuth, 1981, 1987, 1991) cujo estudo incidiu sobretudo sobre populações de mamíferos. Outra corroboração pode-se encontrar em Dobson, Bertram e Silva (2003), por exemplo.

Cyr (2000) analisou 240 populações de fitoplâncton, zooplâncton e peixes de comunidades de 18 lagos bem estudados, naturais e artificiais, e obteve um valor global de $\beta_1=0,93\pm0,02$. Só para as populações de algas encontrou $\beta_1=0,95\pm0,10$ e para as de peixes ajustou $\beta_1=1,24\pm0,20$. Em meu entender, os ajustamentos deviam ter sido feitos para cada comunidade, para não obliterar os efeitos das suas histórias. Valores entre -0,97 e -1,29 foram encontrados para fitoplâncton de águas tropicais e subtropicais do oceano Atlântico (Huete-Ortega, Cermeño, Calvo-Díaz e Maraño, 2011). Este exemplo ilustra uma relação alométrica entre um atributo do organismo e um parâmetro da população.

Anderson-Teixeira, Savage, Allen e Gillooly (2009) propõem relações alométricas, relacionadas com o tamanho do corpo dos organismos, não só aos níveis de indivíduo e população, mas também da comunidade e ecossistema.

As relações alométricas teóricas aqui estabelecidas referem-se à dinâmica de uma população isolada. Interações com outras populações (e.g., competição, predação) alteram em grau variável os valores de β_1 , como já foi detetado empiricamente em inúmeros estudos (e.g., Cyr, 2000), e será ilustrado para o caso de misturas de populações de árvores. Os desvios de β_1 , relativamente ao valor teórico, serão menores nas comunidades de espécies que já tenham passado por um longo processo de coevolução.

A equação (3.3) e os valores dos quadros 2.1 e 2.2 conduzem a relações alométricas para as quais se dispões de corroboração empírica. Por exemplo, Sprugel (1984) em FPAR de *Abies balsamea* verificou a constância da área basal e referindo-nos à equação alométrica $y_{ij} = \beta_0 y_{-21}^b$ verificou $b=-1,04$ para a biomassa da folhagem da árvore média (teoricamente $b=-1$), o que sustenta $i=2$ para as biomassas da copa. Para a biomassa do fuste obteve $b=-1,43$ e para toda a biomassa aérea da árvore $b=-1,24$, valores que não levam à rejeição do quadro 2.1. Osawa e Allen (1993) em FPAR de *Pinus densiflora* e *Nothofagus solandri* verificaram a constância da biomassa da folhagem.

A verificação da equação (3.6) nos animais é dificultada pela singela razão de que os animais podem emagrecer temporariamente e voltara a engordar em ciclos que se podem repetir ou não, sem afetarem o seu comprimento ou altura, conforme a variação de fatores abióticos e bióticos do meio, sem variarem algumas das suas variáveis lineares. Nós engordamos e emagrecemos sem nos tornarmos simultaneamente mais altos ou mais baixos. Todos já vimos, na televisão, os efeitos da seca na vegetação e a magreza dos herbívoros que vagueiam na paisagem. Mesmo sem se chegar a estas situações extremas, por exemplo, verificam-se em ecossistemas terrestres variações sazonais da quantidade e da qualidade alimentar da vegetação que afetam o peso dos herbívoros (e.g., Owen-Smith, 2007:cap. 12).

Na ecologia das pescas, a equação que relaciona o peso de um peixe com o seu comprimento total (equação (3.6)) é muito estudada e está estabelecida para as principais espécies piscícolas de inúmeros países. É utilizada para vários fins, onde se destacam: a) estimar expedita-

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

mente a biomassa a partir do comprimento do peixe; b) avaliar o fator do estado da população; c) comparar o comportamento da mesma espécie em locais diferentes (e. g., Binohlan e Pauly, 2000). Os valores de β_1 ajustados variam bastante. Por exemplo, Karachle e Stergiou (2012) referem um estudo em que para 3929 ajustamentos da equação, referentes a 1773 espécies foram encontrados valores entre 1,96 e 3,94, situando-se 90% no intervalo 2,7-3,4. Na situação em análise, β_0 reflete a forma do peixe.

Este desvio do valor teórico é justificado por três razões principais:

- a) A alometria das espécies é alterada quando em coexistência com outras, como já foi mencionado.
- b) Os valores não são estabelecidos a partir de uma série temporal de uma só coorte, mas sim de uma mistura de coortes amostradas simultaneamente.
- c) O expoente β_1 variar ao longo ano para uma mesma população, no mesmo local (e.g., Lima-Junior, Cardone e Goitein, 2002). Estes autores, para uma espécie do rio Corumbataí (São Paulo, Brasil), encontraram os seguintes valores de β_1 : 3,040 (outono), 2,653 (inverno), 2,596 (primavera) e 2,515 (verão). O valor do expoente que se estabeleça é condicionado pela estação do ano da amostragem.

Em condições tidas como normais do meio físico, à luz da teoria exposta, $\beta_1 < 2,6667$ significa que a população é prejudicada no seu crescimento normal pela presença das outras espécies; $\beta_1 = 2,6667$ sugere a população comportar-se como teoricamente fosse uma coorte isolada ou a existir numa comunidade onde o processo coevolutivo tivesse minimizado as interações negativas; $\beta_1 > 2,6667$ a população beneficia da presença das outras espécies ou de uma meio que lhe é particularmente favorável.

Karachle e Stergiou (2012: figura 1), ajustaram a equação (3.6) a 60 espécies de peixes do norte do Mar Egeu, e agruparam-nas segundo três critérios (grandeza do expoente, funcionalidade trófica e tipo de habitat), o que levou ao ajustamento de 11 equações alométricas. Encontraram três valores de $\beta_1 < 2$, um igual a 2,307, **seis valores entre 2,592 e 2,743** e um valor igual a 3,034.

Estes mesmos dois autores, na esteira de outros que mencionam, verificaram que as equações alométricas são os melhores modelos para descrever a morfometria dos peixes.

Ainda mais um exemplo: um caso de alometria entre partes do corpo de um organismo, estudado por Huxley (1932).

Nos machos do caranguejo cava-terra (*Uca pugnax*) uma das suas pinças (quelíceras) não cresce proporcionalmente ao corpo, mas mais rapidamente, chegando a atingir tamanho semelhante. A equação alométrica estabelecida para esta dinâmica é a seguinte:

$$\text{Massa da quelícera} = 0,007 [\text{massa do resto do corpo}]^{1,626} \quad (3.11)$$

O expoente alométrico maior do que 1 implica que o pequeno tamanho inicial da quelícera, com a idade, venha a atingir tamanho comparável ao do resto do corpo.

Uma relação alométrica de grande destaque é a chamada lei de Kleiber (estabelece a proporcionalidade entre a taxa de metabolismo basal dos animais e $y_{2.7}^{3/4}$) que adiante

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

abordaremos com mais pormenor e estabelece a relação entre aspectos da geometria do corpo com a fisiologia.

Outra equação alométrica relevante, situa-se no âmbito da ecologia das comunidades e relaciona o número de espécies presentes (S), de um determinado grupo taxonómico, com a área ocupada pela comunidade (A) :

$$S=cA^z \quad (3.12)$$

A constante c varia com o grupo taxonómico considerado, mas o valor do expoente z geralmente situa-se no intervalo 0,2 a 0,3 (May, Crawley, Sugihara, 2007:125).

Além da equação (3.9) e da lei de Kleiber, Ginzburg e Colyvan (2004:cap. 2) conferem o estatuto (discutível) de lei ecológica a outras relações alométricas, a saber:

- A que relaciona o tempo de maturação sexual (idade do início da capacidade reprodutiva) com $y_{2.7}^{1/4}$. Várias periodicidades fisiológicas e da vida dos organismos, como ritmo cardíaco, longevidade, revelam a mesma proporcionalidade.
- A chamada alometria de Fenchel que estabelece ser a taxa de reprodução proporcional a $y_{2.7}^{-1/4}$. Várias taxas da dinâmica de processos biológicos evidenciam a mesma proporcionalidade.
- A relação alométrica proposta por Calder em que relaciona o período dos ciclos da variação do tamanho de uma população com $y_{2.7}^{1/4}$.

Nos seus livros, já mencionados, McMahon e Bonner (1983), Calder (1984), Schmidt-Nielsen (1984) compilam e analisam inúmeras equações alométricas de expoente múltiplo de 1/4.

A encerrar esta secção anoto ser possível concluir que a informação da Caixa 2.1 sustenta as seguintes asserções:

- As relações alométricas entre as variáveis de cada nível ecológico (organismo ou população) garantem que os seus crescimentos obedecem a um padrão, não sendo desordenados ou caóticos.
- As relações alométricas entre as variáveis do subsistema organismo e do subsistema população trazem harmonização às dinâmicas destes dois níveis, a aprofundar adiante.

A alometria permitiu-nos responder afirmativamente à Questão II, formulada no capítulo 2. A Questão I terá resposta ao abordarmos a escolha de uma equação ou modelo para o crescimento biológico.

Numa perspetiva teórica, apresentámos equações alométricas gerais ou médias. Os aspetos numéricos destes conceitos básicos podem ser refinados para situações particulares, discriminando grupos de espécies caracterizadas pelo tipo de habitat (terrestre ou aquático), grupo taxonómico, tipo de alimentação (e.g., ver figura 3.5 em Ginzburg e Colyvan, 2004) e influência de outras espécies da comunidade.

3.3 Auto Semelhança

No contexto do tema principal deste capítulo, vou explicar o conceito de similitude ou semelhança geométrica.

No estudo de uma coorte de árvores ou FPAR, um conceito importante é o grau em que a população arbórea está a aproveitar os recursos localmente disponíveis.

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

Para esclarecer este assunto precisamos de uma avaliação dos recursos disponíveis ou fertilidade do local para a espécie arbórea em questão. Como indicador pode-se tomar a altura média das 200 árvores de maior diâmetro à altura do peito, a chamada altura dominante ($y_{1,3}$, quadro 2.1). Esta variável é pouco sensível à densidade da floresta, geralmente expressa pelo número de árvores por hectare (y_{-2}).

Podemos agora estabelecer um índice de densidade relativa à fertilidade do local, para as árvores da floresta. Vamos supor que o espaçamento das árvores é o quadrado. O índice pretendido é o chamado facto de Wilson (Fw) que é a razão entre o espaçamento entre as árvores (y_{18}) e a altura dominante (y_{110}) reportando-nos aos quadros 2.1 e 2.2.

$$Fw = \frac{y_{1,8}}{y_{1,3}} \quad (3.13)$$

Ou

$$y_{1,8} = Fw \ y_{1,3} \quad (3.14)$$

que é formalmente análoga à proposição "o espaçamento mede Fw alturas dominantes", ou ainda a:

$$\text{Altura dominante} = 20 \text{ metros} \quad (3.15)$$

A diferença reside no facto da minha unidade métrica $y_{1,3}$ variar com o tempo - cresce com a idade. Mas, concomitantemente, devido ao auto-desbaste, a variável medida $y_{1,8}$ também cresce de modo a manter o tamanho constante e igual a Fw. Por isso dizemos que a semelhança geométrica é mantida.

Genericamente, escrevemos:

$$y_{a,j} = k_{a,j,h} \ y_{a,h} \quad (3.16)$$

Esta relação diz-se isométrica pois as duas VESP têm o mesmo EL(=a), sendo por isso $\beta_1=1$. Nesta notação, a relação isométrica do Fw escrever-se-á:

$$k_{1,8,3} = \frac{y_{1,8}}{y_{1,3}} \quad (3.17)$$

Na relação alométrica da eq. (3.1), façamos $y_{b,h}^{\beta_1} = z$, podendo-se agora escrever a mesma equação com a forma:

$$y_{aj} = \beta_0 z \quad (3.18)$$

Ao longo do tempo, o tamanho da y_{aj} é constante quando medido com a métrica variável z . Esta constância traduz-se na similitude geométrica, relativamente às duas variáveis usadas. β_1 é designado por **factor de escala**.

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

Os resultados apresentados até agora podem ser resumidos da forma que se passa a descrever. Entre dois elementos de cada subconjunto Y_i existe uma relação binária de isometria. Dados dois conjuntos Y_a e Y_b (exemplo, colunas dos quadros 2.1 e 2.2) e dois elementos pertencentes a cada um dos subconjuntos, entre eles existe uma relação binária de alometria. As relações de alometria no interior de cada conjunto Y_a e Y_b asseguram a semelhança geométrica da árvore e do povoamento, ao longo dos seus crescimentos. As relações de alometria entre elementos de cada conjunto Y_a e Y_b garantem que as dinâmicas das variáveis da árvore e do povoamento estão intimamente ligadas. [As implicações destas inter-relações alométricas são a estrutura nomológica das suas dinâmicas.](#) Senão vejamos.

Considerem-se duas idades T1 e T2. Na idade T1 mediram-se as variáveis $y_{a,j,T1}$ e $y_{b,j,T1}$. Na idade T2 mediu-se a variável $y_{b,j,T2}$. A equação alométrica permite escrever:

$$\frac{y_{a,j,T2}}{y_{a,j,T1}} = \left(\frac{y_{b,j,T2}}{y_{b,j,T1}} \right)^{\frac{a}{b}} \quad (3.19)$$

donde:

$$y_{a,j,T2} = \left(\frac{y_{b,j,T2}}{y_{b,j,T1}} \right)^{\frac{a}{b}} y_{a,j,T1} \quad (3.20)$$

Se tomarmos $y_{b,j,T1}$ como a densidade, e na idade T1 medirmos todas as variáveis genericamente designadas por $y_{a,j,T1}$ que nos interessem, em qualquer outra idade do FPAR só precisamos de contar as árvores na unidade de área usada, avaliar a densidade, e aplicar a equação seguinte:

$$y_{a,j,T2} = \left(\frac{y_{-2,j,T2}}{y_{-2,j,T1}} \right)^{\frac{a}{-2}} y_{a,j,T1} \quad (3.21)$$

para obtermos uma estimativa de uma qualquer outra variável anteriormente medida. Isto na conjectura, inicialmente admitida, de estarmos a tratar só de florestas auto-desbastadas puras regulares e determinísticas.

[As populações isoladas são pois geometricamente semelhantes no tempo e no espaço, dada a simetria tempo-espaço. Populações interagindo com outras já não revelam auto-semelhança ou isomorfismo. Adiante, voltaremos com mais pormenor a esta temática.](#)

A relação que existe ao longo do tempo, entre as estruturas de uma população é a mesma que ocorre entre um protótipo de um automóvel e os seus modelos em escala reduzida que são feitos para submeter a certos ensaios, cujos resultados depois são transpostos para o tamanho real do protótipo, usando equações de escala.

O corpo da maioria das espécies também revela isomorfismo, conservando assim a mesma forma durante o crescimento.

Em suporte da tese que tenho estado a defender, permito-me citar o eminente académico Gregory I. Barenblatt (*Profwssor-in-Residence at the University of California at Berkeley, and Lawrence Berkeley National Laboratory, Emeritus G. I. Taylor Professor of Fluid Mechanics at the University of Cambridge, Adviser, Institute of Oceanology, Russian Academy of Science, Honorary Fellow, Gonville and Caius College, Cambridge*):

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

“One may ask, why is that scaling laws are of such distinguished importance? The answer is that *scaling laws never appear by accident*. They always manifest a property of a phenomenon of basic importance, “self-similar” intermediate asymptotic behaviour: the phenomenon, so to speak, repeats itself on changing scales. This behaviour should be discovered if it exists, and its absence should also be recognized. The discovered of scaling laws very often allows an increase, sometimes even a drastic change, in the understanding of not only a single phenomenon but a wide branch of science. The history of science of the last two centuries knows many such examples”.

(Barenblatt, 2003:xiii; texto em itálico existente no original).

Resumindo e enfatizando as principais asserções do Professor Barenblatt:

- Na natureza, os modelos matemáticos de escala (alometria) são importantes e a sua prevalência deve ser escrutinada.
- Indiciam a existência de auto-semelhança.
- Nos últimos dois séculos da história da Ciência, os modelos de escala têm tido um papel relevante nos processos de descoberta e renovação científica, em vários domínios do saber.

A escalabilidade (“scalability”), passe o neologismo, é pois uma característica muito relevante de fenómenos e entidades naturais.

Um tratamento a nível introdutório e mais pormenorizado da alometria pode ser encontrado em Schneider (1994: caps. 13 e 14). Os modelos de escala são hoje um tópico recorrente em artigos inseridos nas mais importantes revistas da área biológica e ecológica e tema de livros, como os já citados de Barenblatt (2003) e Brown e West (2000).

A descrição de um procedimento geral para estabelecer modelos de escala pode ser encontrada em Barenblatt (2003:91-93)

Ritchie (2010), recorrendo a um conceito afim de módulo (secção 2.4), que designa por *cluster*, e à alometria, apresentou uma abordagem integrada da heterogeneidade, estrutura, organização e diversidade biológica das comunidades ecológicas.

Encerro este capítulo com um destaque.

Caixa 3.1. A alometria, a auto-semelhança e o padrão de crescimento dos seres vivos

Brajzer (1999) mostrou que a auto semelhança e a alometria são características de dinâmicas de Gompertz. Isto é, se aceitarmos a alometria e a auto semelhança dos sistemas vivos, coerentemente, temos de acolher a possibilidade do seu crescimento se realizar de acordo com a equação de Gompertz, a introduzir no capítulo 6.

3.4 Bibliografia

- Anderson-Teixeira, K. J., V. M. Savage, A. P. Allen e J. F. Gillooly, (dezembro de 2009) Allometry and Metabolic Scaling in Ecology. Em *Encyclopedia of Life Sciences* (ELS). John Wiley & Sons, Ltd. Chichester.
DOI: 10.1002/9780470015902.a002122
- Bajzer, Z., 1999. Gompertzian Growth as a Self-Similar and Allometric Process. *Growth Dev Aging*, 63:3-11.
- Barenblatt, G. I., 2003. *Scaling*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barreto, L. S., 2007. The Changing Geometry of Self-Thinned Mixed Stands. A Simulative Quest. *Silva Lusitana*, 15(1):119-132.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrônico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Binohlan, C. & Pauly, D. (2000). The length-weight table, In: Fishbase 2000: Concepts, design and data sources, Froese R. & D. Pauly, (Eds), 121-123, ICLARM, ISBN 971-8709-99-1, Manila, Philippines.
- Brose, U. (2010). Body-Mass Constraints on Foraging Behaviour Determine Population and Food Web Dynamics. *Functional Ecology*, 24:28-34.
- Brown, J. H., G. B. West, (Compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown, J. H., G. B. West e B. J. Enquist, 2000. Scaling in Biology: Patterns, Processes, Causes and Consequences. Em J. H. Brown, and G. B. West, (compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 1-24.
- Burton, R. F., 2001. *A Biologia Através dos Números. Um Encorajamento ao Pensamento Quantitativo*. Editora Replicação, Lda., Lisboa.
- Calder, W.A., 1984. *Size, Function, and Life History*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- McMahon, T. A. e J. T. Bonner, 1983. *On Size and Life*. Scientific American Library, New York.
- Cyr, H., 2000. Individual Energy Use and the Allometry of Population Density. Em J. H. Brown e G. B. West, (compiladores), *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 267-295.
- Damuth, J., 1981. Population Density and Body Size in Mammals. *Nature* 290, 699-700.
- Damuth, J., 1987. Interspecific Allometry of Population Density in Mammals and other Animals: the Independence of Body Mass and Population Energy Use. *Biol. J. Linn. Soc.* 31, 193-246.
- Damuth, J., 1991. Of Size and Abundance. *Nature* 351, 268-269.
- Dobson, F. S., Z. Bertram e M. Silva, 2003. Testing Models of Biological Scaling with Mammalian Populations Densities. *Canadian Journal of Zoology* 81(5):844-851.
- Ginzburg, L. e M. Colyvan, 2004. *Ecological Orbits. How Planets Move and Populations Grow*. Oxford University Press, Oxford.
- Huete-Ortega, P. Cermeño, A. Calvo-Díaz e E. Maraño, 2011. Isometric Size-scaling of Metabolic Rate and the Size Abundance Distribution of Phytoplankton.
<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/early/2011/12/08/rspb.2011.2257.full>
- Huxley, J. S., 1932. *Problems of Relative Growth*. Methuen, London. Por citação em Burton (2001).
- Karachle, P. K. e K. I. Stergiou, 2012. Morphometrics and Allometry in Fishes, Morphometrics, Prof. Christina Wahl (Ed.), ISBN: 978-953-51-0172-7, InTech.
- Disponível em: <http://www.intechopen.com/books/morphometrics/morphometrics-and-allometry-in-fishes>
- Lima-Junior, S.E., I. Braz Cardone e R. Goitein, 2002. Determination of a Method for Calculation of Allometric Condition Factor of Fish. *Acta Scientiarum*, 24(2):397-400.
- May, R. M., M. J. Crawley e G. Sugihara, 2007. Communities: Patterns. Em R. May e A. McLean, (compiladores), *Theoretical Ecology. Principles and Applications*, Oxford University Press. Páginas 111-131.
- Niklas, K. J., 1994. *Plant Allometry. The Scaling of Form and Process*. The University of Chicago Press.
- Niklas K. J., B. J. Enquist, (2001) Invariant Scaling Relationships for Interspecific Plant Biomass Production Rates and Body Size. *Proc Nat Acad Sci U S A* 98: 2922-2927.
- Owen-Smith, N., 2007. *Introduction to Modeling Wildlife and Resource Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Osawa, A. e R. B. Allen, 1993. Allometric Theory Explains Self-thinning Relationships of Mountain Beech and Red Pine. *Ecology*, 74(4):1020-1032.
- Peters, R. H., 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K..
- Ritchie, M. E., 2010. *Scale, Heterogeneity, and the Structure and the Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.
- Rubner, M., 1883. Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff-und Kraftwechsel. *Zeitschrift für Biologie* 19, 535-562. Referência obtida em Savage et al. (2004).

3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

Savage, V.M., Gillooly, J.F., Woodruff, W.H., West, G.B., Allen, A.P., Enquist, B.J. & Brown, J.H., 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Functional Ecology*, 18, 257–282.

Schmidt-Nielsen, K., 1984. *Scaling: Why Is Animal Size So Important?* Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Sprugel, D. G., 1984. Density, Biomass Productivity, and Nutrient Cycling Changes During Stand Development in Wave Regenerated Balsam Fir Forests. *Ecological Monographs*, 54(2):165-186.

Anderson-Teixeira, K. J., V. M. Savage, A. P. Allen e J. F. Gillooly, (Dezembro de 2009) Allometry and Metabolic Scaling in Ecology. Em *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester.

DOI: 10.1002/9780470015902.a0021222

Thompson, D. A. W., 1994. *Forme et Croissance*. Éditions du Seuil/Éditions du CNRS. Tradução francesa do texto em língua inglesa.

Schneider, D. C., 1994. *Quantitative Ecology. Spatial and Temporal Scaling*. Academic Press.

West, G. B., J. H. Brown,, and B. J. Enquist, 2000. The Origin of Universal Scaling Laws in Biology. Em J. H. Brown, and G. B. West, (compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 87-112.

West, G.B., e J.H. Brown. 2004. Life's Universal Scaling Laws. *Physics Today* 57:36-42.

4 Crescimento Independente da Densidade

4.1 Introdução



Se o leitor/a, se interessa por questões ambientais e o impacto do homem no nosso planeta, está familiarizado com a tese do reverendo e economista **Thomas R. Malthus** (1766-1834; na imagem ao lado), que baseando-se em dados sobre os Estados Unidos, sustentava crescer a população humana em progressão geométrica, enquanto a produção agrícola o fazia em progressão aritmética, expressa no seu livro publicado anonimamente, em 1798, *An Essay on the Principle of Population*. Na sua opinião, este desequilíbrio teria penosas consequências para os humanos, com a criação de uma situação de onde emergiriam a degradação moral, o vício e a desgraça. Esta obra, que teve várias edições em vida do autor, sendo a sexta, de 1826, formada por dois volumes de mais de quinhentas páginas, sobretudo dedicados às duas

últimas consequências, causou grande interesse e despoletou intensa polémica. Trouxe mesmo ao terreiro da controvérsia o controlo da natalidade humana. A relevância da matéria não perdeu atualidade, como se sabe, e o último relatório do World Wild Fund, divulgado em Maio de 2012 (WWF, 2012), confirma-o plenamente.

Dois biólogos influenciados pela obra de Malthus foram Darwin e Wallace. O primeiro, na sua autobiografia, reconhece explicitamente a influência de Malthus na sua conceção da origem das espécies.

A conjectura de Malthus tinha implícita a assunção de que não existia nenhuma relação entre os recursos disponíveis e o tamanho da população e, por isso, ela cresceria sempre geometricamente. Por outras palavras, **Malthus assumia que o crescimento da população não dependia da sua densidade** (Hutchisson, 1978:3-18). A ser isto verdade, o crescimento será de facto em **progressão geométrica** ou, na sua versão contínua, **exponencial**.

Neste capítulo, abordaremos os modelos para populações crescendo nestas circunstâncias. Começarei por clarificar os pressupostos da modelação apresentada, após o que descreverei e analisarei os modelos de crescimento em progressão geométrica e exponencial.

Gravura de Thomas R. Malthus obtida na internet.

4.2 O Modelo em Progressão Geométrica

4.2.1 Pressupostos

As populações crescem em situações muito diversas de disponibilidade dos recursos necessários para as suas sobrevivências e crescimento. Neste modelo, assumem-se os seguintes pressupostos:

- A1.** Não existe migração, por isso a variação da população é só devida a nascimentos e mortes de indivíduos que são todos idênticos.
- A2.** Os recursos de que as populações carecem para se manterem e crescerem são imensos e desproporcionadamente grandes, comparados com as necessidades dos indivíduos inicialmente presentes. Dado isto, a dinâmica da população não é afetada pela sua densidade.
- A3.** O crescimento é discreto.
- A4.** O ambiente é constante.

4 Crescimento Independente da Densidade

A5. A distribuição etária é estável.

4.2.2 Modelo

Suponhamos uma população y crescendo nas condições anteriores. Como vimos na secção 1.5, a estabilidade da estrutura etária e a inexistência de diferenciação genética, aliadas à constância do meio, implicam a existência, para a toda a população, de uma taxa de mortalidade **média** constante (m) e do mesmo modo, uma taxa de natalidade **média** constante (n). Isto permite escrever o seguinte modelo:

$$y_{t+1} = y_t + n * y_t - m * y_t = y_t + (n-m) y_t = y_t + r y_t = (1+r) y_t \quad (4.1)$$

Tendo feito $r=n-m$, assumimos agora $\lambda=1+r$ para escrever a progressão geométrica de razão λ :

$$y_{t+1} = \lambda y_t \quad (4.2)$$

r é designado *taxa de crescimento individual ou per capita*, e λ é denominado *taxa finita de crescimento*.

O modelo da equação (4.2) é uma **equação recursiva linear** porque o valor seguinte só depende do imediatamente anterior.

No capítulo 1, discernimos três situações para $\lambda (<1, =1, >1)$. Vamos ilustrar as suas dinâmicas na figura 4.1.

Podemos considerar valores de $\lambda < 0$. Se ocorre $-1 < \lambda < 0$ verificam-se oscilações amortecidas de periodicidade 2. Por seu lado, $\lambda < -1$ provoca oscilações divergentes com a mesma periodicidade.

Como o crescimento da população implica $\lambda > 1$ e $\lambda = r+1 = n-m+1$, **para que a população cresça terá de ocorrer $n > m$** .

Podemos obter uma expressão alternativa para y_t escrevendo a seguinte sequência:

$$\begin{aligned} y_1 &= \lambda y_0 \\ y_2 &= \lambda y_1 = \lambda \lambda y_0 = \lambda^2 y_0 \\ &\dots\dots\dots \\ &\dots\dots\dots \\ y_t &= \lambda^t y_0 \end{aligned} \quad (4.3)$$

Na figura 4.2, ilustramos o efeito do tamanho inicial, para um mesmo valor de $\lambda=1,2$. Em qualquer idade, a razão entre os valores de duas populações é igual à razão dos valores iniciais, como se obtém facilmente da equação (4.3). A equação (4.3) diz-nos que se tivermos n valores de λ referentes a uma população real sujeita à estocacidade ambiental, o valor médio de λ deve ser estimado como a **média geométrica** $((\lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_n)^{1/n})$ e não a aritmética.

Voltemos à equação (4.1), $y_{t+1} = y_t + n * y_t - m * y_t$ (*** usado como simbolo de multiplicação**). Se **m for igual a 1**, e a mortalidade ocorrer um instante antes da eclosão dos nasciturnos, a partir de ovos deixados a incubar, **as gerações não se sobrepõem**. Nesta circunstância, se $n < 1$ a população decresce.

4 Crescimento Independente da Densidade

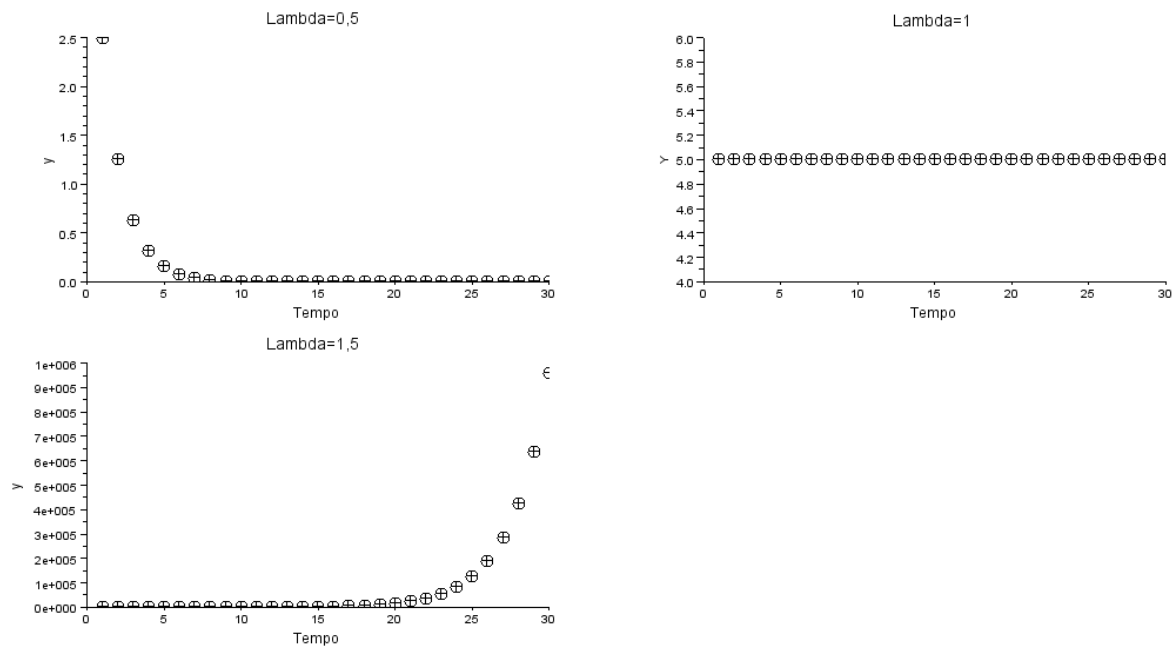


Figura 4.1. Três populações crescendo em progressão geométrica (equação 4.2), com tamanho inicial igual a 5 ($y_0=5$) e $\lambda=0,5$, 1 e 1,5

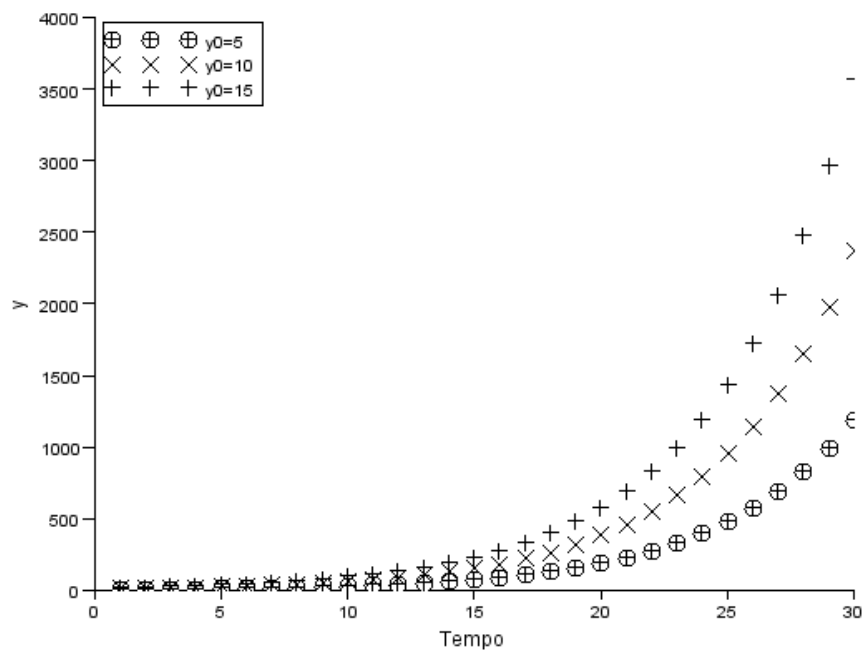


Figura 4.2. Efeito do tamanho inicial na dinâmica do crescimento em progressão geométrica

Outros comportamentos das populações podem estar associadas à equação 4.1. Uma população podem ter nascimentos pontuais de intervalo igual a um ano (nalguns insectos seis

4 Crescimento Independente da Densidade

meses), e entre as pulsações dos nascimentos a mortalidade atuar continuamente sobre os indivíduos existentes. Suponhamos uma população nestas condições em que $\lambda=1,2$. Na ocasião dos nascimentos ocorrerem :

$$y_{t+1}=1,2 y_t \quad (4.4)$$

no intervalo entre as pulsações de nascimento, a população varia de acordo com a equação :

$$y_{t+\Delta t}=y_t*(1-m) \quad (4.5)$$

onde $\Delta t= 1$ dia. Conforme o valor da [taxa de mortalidade diária m](#), a população pode crescer, manter-se estacionária ou decrescer, como ilustramos na figura 4.3.

Suponhamos agora que:

- Deixamos cair a assunção **A6**, isto é o ambiente onde a população cresce deixou de ser constante.
- O ambiente varia aleatoriamente, de ano para ano.
- A taxa de mortalidade diária pode assumir os três valores anteriores, mas a sua prevalência depende do estado do ambiente. Isto implica que em cada ano só ocorre o mesmo valor de m.
- O ambiente não afeta λ , para não tornarmos a situação muito complicada.

Uma variação aleatória da população, entre as inúmeras possíveis, é ilustrada na figura 4.4. [Como se pode verificar, o relaxamento de um dos seis pressupostos que enquadram o modelo da progressão geométrica pode ter efeitos profundos sobre a dinâmica da população.](#)

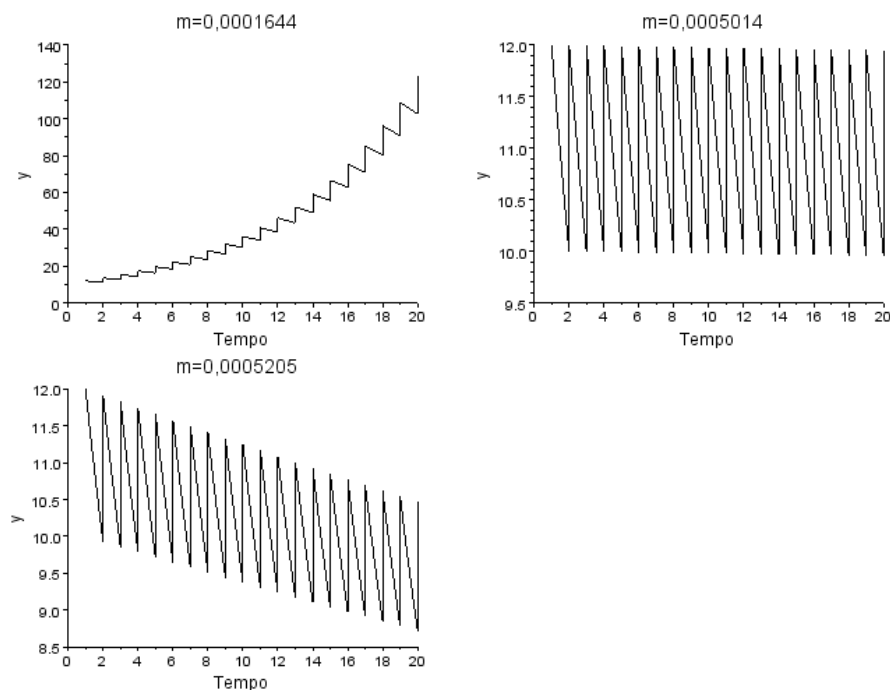


Figura 4.3. Três casos de dinâmicas possíveis, associadas às equações(4.4) e (4.5)

4 Crescimento Independente da Densidade

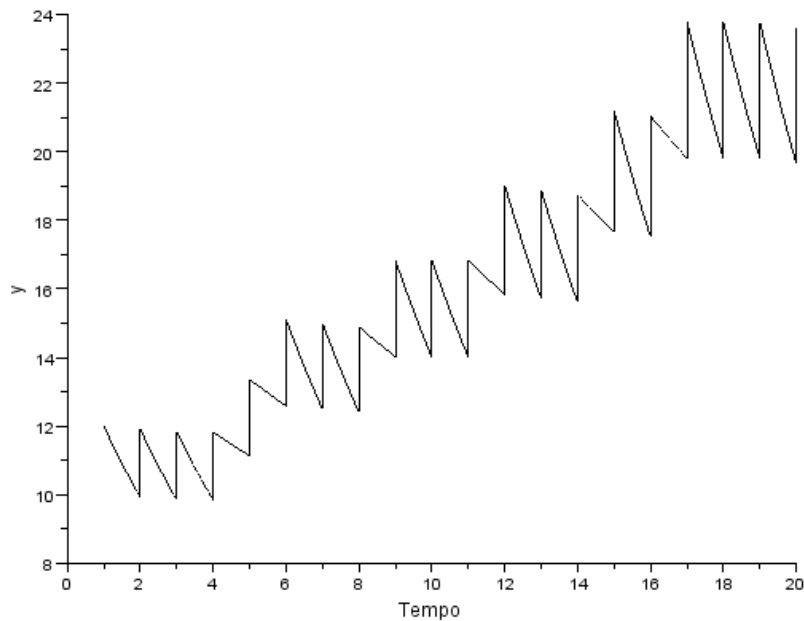


Figura 4.4. Crescimento da população associada às equações (4.4) e (4.5), quando m varia aleatoriamente com o ambiente, nas condições descritas no texto

4.2.3 Análise do Modelo

Embora tenhamos já expresso a condição de equilíbrio para os modelos discreto, de diferenças e contínuo, na secção 1.2, vamos lembrar as definições de equilíbrio e estabilidade, pois elas perpassam todas as análises dos modelos que estudaremos, ao longo do livro.

Começemos pelo conceito de equilíbrio ou de ponto fixo.

Um sistema está em equilíbrio quando as suas variáveis de estado se mantêm constantes. Verifica-se $y_t = y_{t+1} = y_{t+2} = \dots$ para todas as suas variáveis.

Num sistema discreto, isto implica serem todas as taxas finitas de crescimento igual a um ($\lambda=1$).

Num sistema de diferenças terá de ocorrer $\Delta y=0$.

No caso de um modelo de equações diferenciais deverá ocorrer $dy/dt=0$.

O valor equilíbrio da variável y será representado por $\hat{y}$.

Passemos ao conceito de estabilidade de um ponto de equilíbrio.

Um equilíbrio é *localmente estável* se um sistema quando na sua vizinhança deslocar-se para o equilíbrio, ou é localmente atraído.

Se um sistema qualquer que seja a sua posição é atraído para o equilíbrio, este é *globalmente estável*.

Se o sistema próximo do equilíbrio se afasta deste, o equilíbrio é *instável*.

Uma analogia recorrendo à ação da gravidade sobre um berlinde assente numa superfície

4 Crescimento Independente da Densidade

de irregularidade variável, permite-nos tornar estas definições de estabilidade mais claras. O berlinde poderá ser visto como o sistema no espaço dos valores possíveis das suas variáveis de estado. É o que fazemos na figura 4.5. Cada ponto mais baixo das linhas é um ponto de equilíbrio para onde convergem os berlindes localizados nos pontos mais altos, em seu redor. O conjunto dos pontos que convergem para um mesmo ponto de equilíbrio ou ponto fixo é a sua *bacia de atração*.

O que se acabou de expor não esgota as possibilidades da dinâmica dos sistemas, pois podem ocorrer situações de *múltiplas bacias de atração* o que confere aos sistemas um dinâmica muito complexa. Em vez de um gráfico a 2 dimensões pense-se num relevo a 3 dimensões, com vales, por exemplo circulares, alternando com colinas. O equilíbrio do sistema pode deslocar-se ao longo destes vales, saltar para o topo da colina, voltar ao mesmo vale, ou cair no outro vale adjacente. Ilustramos uma destas analogias na figura 4.6. Esta configuração das bacias de atração pode refletir dinâmicas periódicas ou cíclicas.

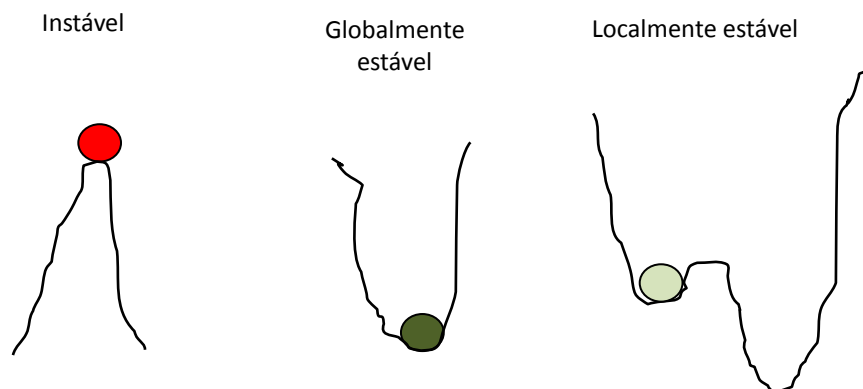


Figura 4.5. Analogia entre o equilíbrio de um sistema e a ação da gravidade sobre um círculo numa linha de relevo irregular

Suponhamos que intercecionamos um gráfico semelhante ao da figura 4.6, com um plano, como se ilustra na figura 4.7. Na figura 4.8, desenho uma possível linha de interceção de duas superfícies deste tipo, para nela melhor clarificar a estabilidade resultante, e conceitos associados. Além do macro relevo evidente na figura, as superfícies dos vales podem ter micro relevo que torna a dinâmica da população imprevisível.

A superfície pode não ser simétrica e com padrão de relevo repetido, sendo este completamente irregular, como se mostra na figura 4.9. Um berlinde nesta superfície pode saltar para inesperada depressão, quando sujeito a uma força de direção e intensidade imprevisíveis. Sobre este assunto ver Stevens (2009: capítulo 8) e Vandermeer e Goldberg (2003: capítulo 4). Um caso empírico de ocorrência de múltiplas bacias de atração é descrito em Vandermeer *et al.* (2004). No capítulo de Stevens, atrás citado, podem ser encontradas referências de outras ocorrências

A condição de equilíbrio para o modelo da progressão geométrica é conhecido por um caso especial dos parâmetros, pois só excepcionalmente se terá $\lambda=1$. Um ponto de equilíbrio existente é $\hat{y}=0$. Fora destas duas situações, o modelo não tem equilíbrio e vai crescendo até eventualmente colapsar.

4 Crescimento Independente da Densidade

Na teoria clássica da dinâmica de sistemas consideravam-se **pontos de equilíbrio** e **trajetórias cíclicas de equilíbrio**. A moderna teoria da dinâmica dos sistemas não lineares introduziu o conceito de **atractor estranho**. Estes atractores são complexos, por vezes autossemelhantes, a dinâmica do sistema é fortemente dependente do seu estado inicial, e quando o sistema entra numa região de atração estranha, não ocorrem trajetórias repetidas, o que torna a previsibilidade da sua dinâmica altamente problemática, mesmo inatingível.

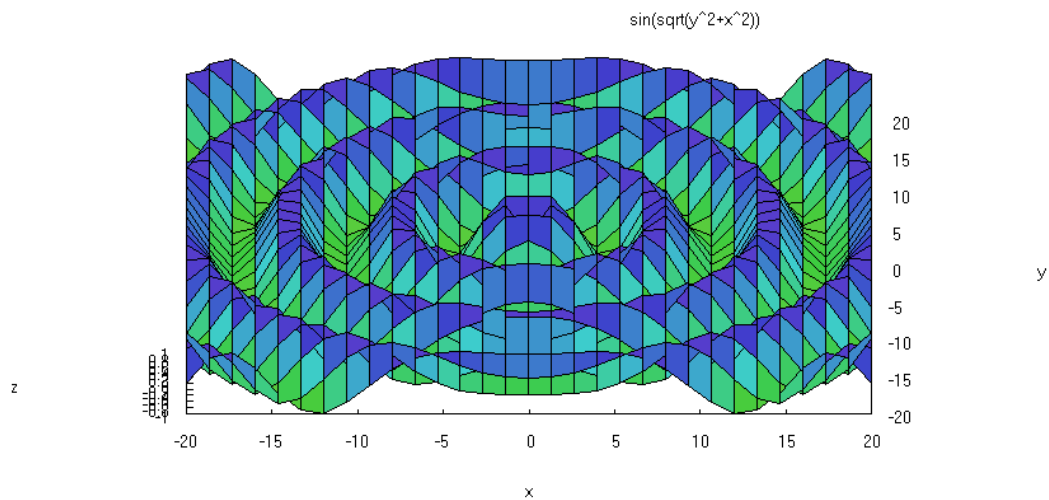


Figura 4.6. Situação de múltiplas bacias de atração. Analogia entre o equilíbrio de um sistema e a ação da gravidade sobre uma bola numa superfície de relevo irregular, representada a três dimensões. Figura obtida no software wxMaxima com a função $z = \sin((x^2 + y^2)^{1/2})$. É um *sombrero* mexicano com uma aba ondulada, e uma pequena depressão no alto da cabeça. Esta depressão desaparece se usarmos a função cosseno em vez de seno

Os conceitos ultimamente explanados serão ilustrados, ao longo do livro, a-propósito da apresentação e análise de outros modelos da dinâmica das populações.

Voltemos pois à equação (4.2). Na figura 4.10 inserimos quatro casos da sua dinâmica. É fácil depreender que para uma população voltar ao equilíbrio depois de dele ser desviado é preciso ocorrer $|\lambda| < 1$ (**equilíbrio estável**). Se isto não acontecer o equilíbrio é **instável** e a população afasta-se do equilíbrio.

Mais formalmente, seja o modelo discreto de primeira ordem:

$$y_{t+1} = f(y_t) \quad (4.6)$$

e $\hat{y}$ um seu ponto de equilíbrio. Se se verificar ser o valor absoluto da derivada de $f(y_t)$ em ordem a y , no ponto $\hat{y}$, menor do que 1, ou seja:

$$|\lambda| = \left| \frac{d}{dy} f(\hat{y}) \right| < 1 \quad (4.7)$$

o equilíbrio é estável.

A dedução deste resultado pode ser encontrada em Edelstein-Keshet (2005:secção 2.2).

4 Crescimento Independente da Densidade

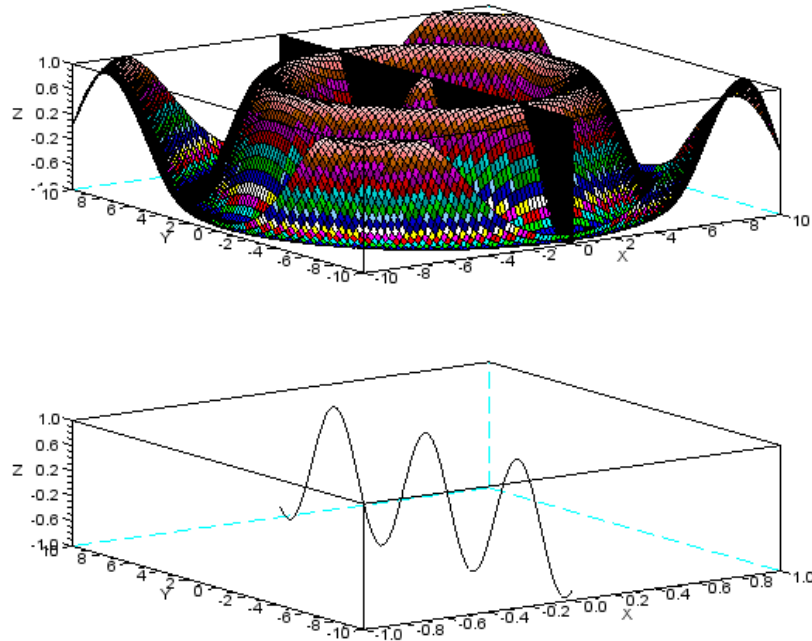


Figura 4.7. Interseção da superfície das soluções por um plano (a preto). No gráfico superior as superfícies, no inferior a linha de interseção correspondente. Obtido no Scilab

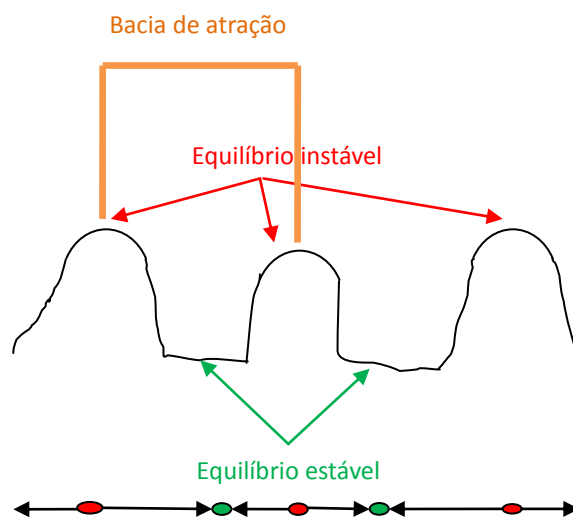


Figura 4.8. Ilustração da dinâmica do equilíbrio do sistema numa situação de existência de múltiplas bacias de atração recorrendo a um corte de um relevo do tipo do apresentado na figura 4.7, em que os “vales” são mais largos

4 Crescimento Independente da Densidade

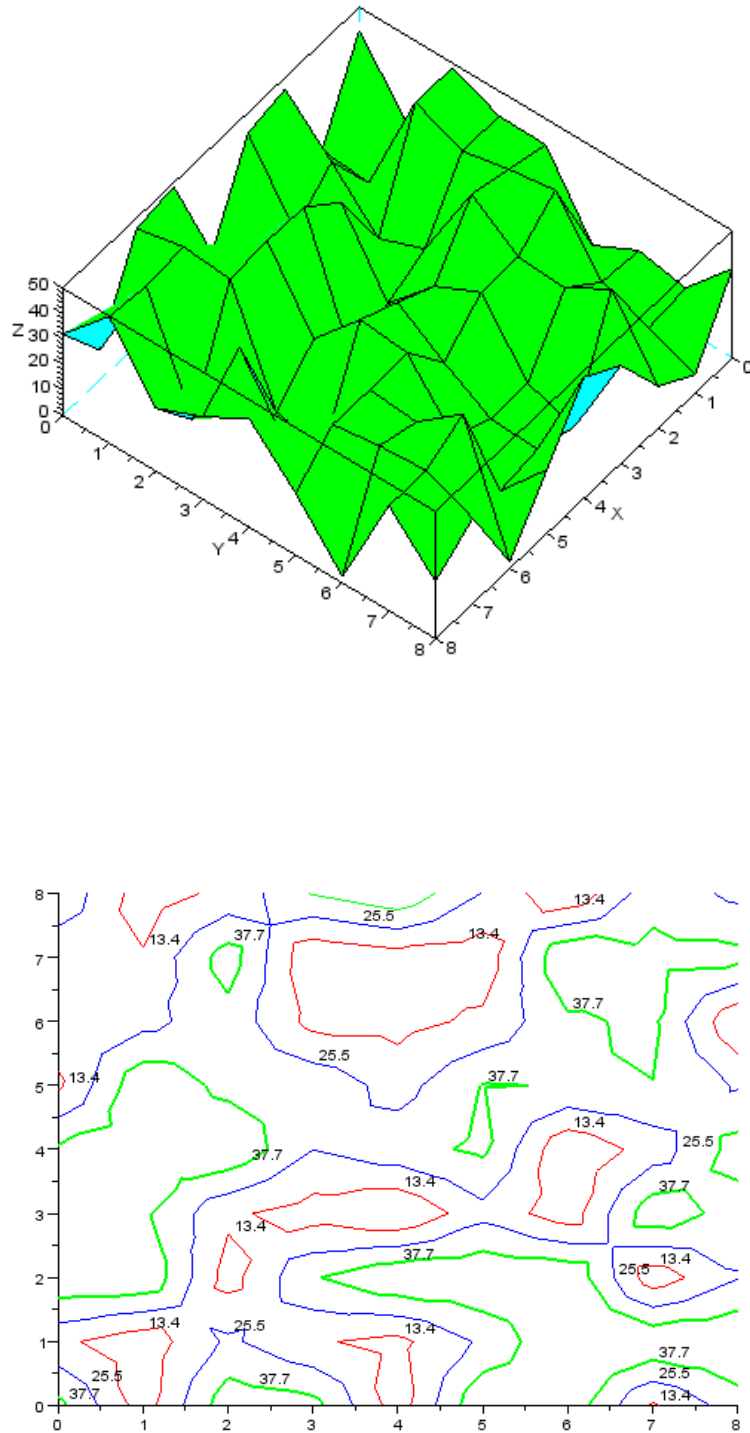


Figura 4.9. Analogia geométrica e física da dinâmica de um sistema. Em cima, a superfície onde o berlinde vagueia, em baixo as linhas de cota do relevo. Para mais fácil leitura, só considerei três níveis, para estas linhas. A cota mais alta a traço verde mais grosso. A cota mais baixa a traço vermelho

4 Crescimento Independente da Densidade

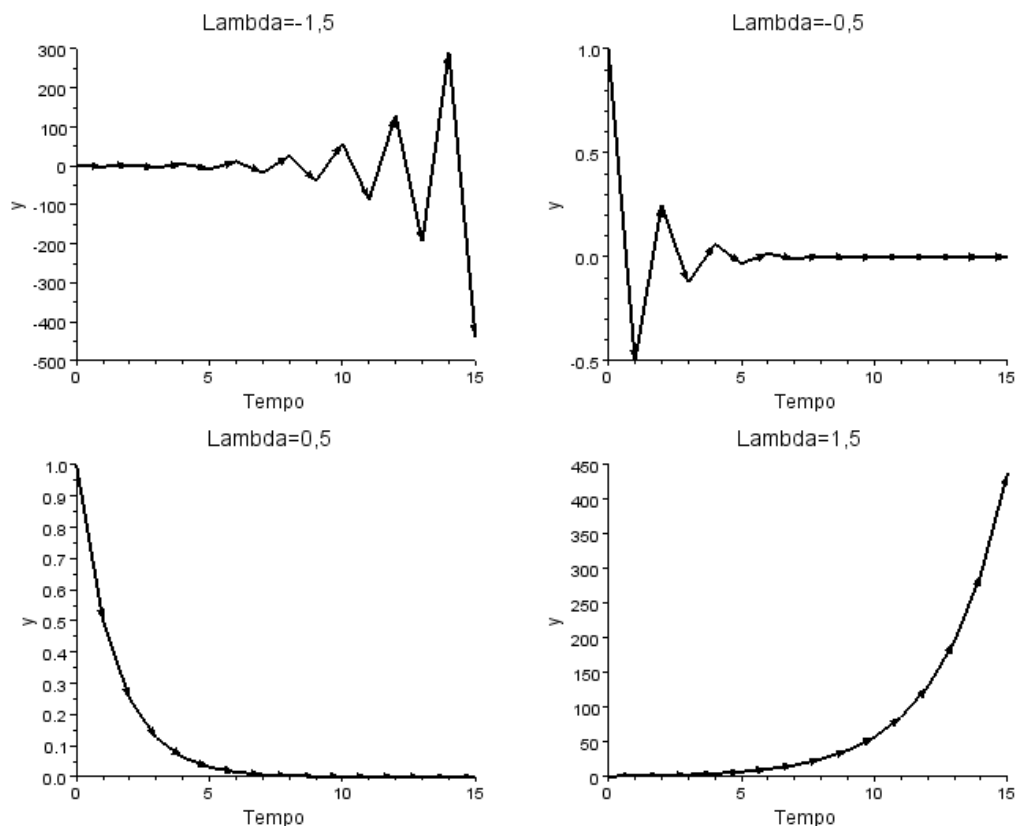


Figura 4.10. Quatro aspectos da dinâmica do modelo discreto exponencial. Valor inicial igual à unidade

No caso das populações, vários fatores (forças, na analogia física que estamos a usar) podem obrigar uma população a deslocar-se no espaço das suas bacias de atração. A sua análise situa-se no âmbito do estudo da [regulação das populações](#), matéria sobre a qual ainda se não atingiu generalizado consenso, em ecologia (e.g., Krebs, 1994, capítulo 16). Desde já, anote-se que as figuras 1.1 e 1.2 sugerem que o comportamento de uma dada população é influenciado pelo ambiente onde se situa e as outras populações com que interatua. Basta considerar a relação entre uma situação de seca, a vegetação e os herbívoros que dela se alimentam, para se conceber uma possível situação destas. Variações irregulares da pluviosidade são candidatos a causa de ocorrência de atratores estranhos. Outros fatores físicos (e.g., temperatura) que afetem a mortalidade e/ou a natalidade podem ter consequência análoga na dinâmica das populações.

O método do [diagrama em teia, de degraus](#) (*staircase ou cobweb*, em inglês) ou [de Lamerey](#) é utilizado para projetar e visualizar a dinâmica de modelos de equação discreta. A estrutura básica deste modelo insere-se na figura 4.11 e serve para esclarecer os passos do processo, e não representa nenhum caso em particular.

Nesta figura, no eixo das abcissas (horizontal) inscrevem-se os valores de y_t e no das ordenadas os de y_{t+1} . A bissetriz do ângulo dos dois eixos é o lugar geométrico dos valores $y_t = y_{t+1}$.

Os passos da projeção da população no gráfico em teia são os seguintes.

Passo 1. Escolher um ponto inicial do tamanho da população (y_0) no eixo y_t e levantar a partir dele uma perpendicular até a curva da equação recursiva. Ler no eixo vertical o tamanho

4 Crescimento Independente da Densidade

da população y_1 .

Passo 2. A partir do ponto obtido na linha da equação recursiva traçar uma horizontal até a bissetriz $y_{t+1}=y_t$.

Passo 3. Desta ponto de interceção levantar uma perpendicular até a linha da equação e obter no eixo vertical o valor de y_2 .

Repetir os passos 2 e 3 as vezes que entendermos conveniente, até obter sempre o mesmo valor de y_{t+1} (**equilíbrio estável**), grupos de valores que se repetem (**ciclos**), ou valores sem padrão de variação detetável (**caos**).

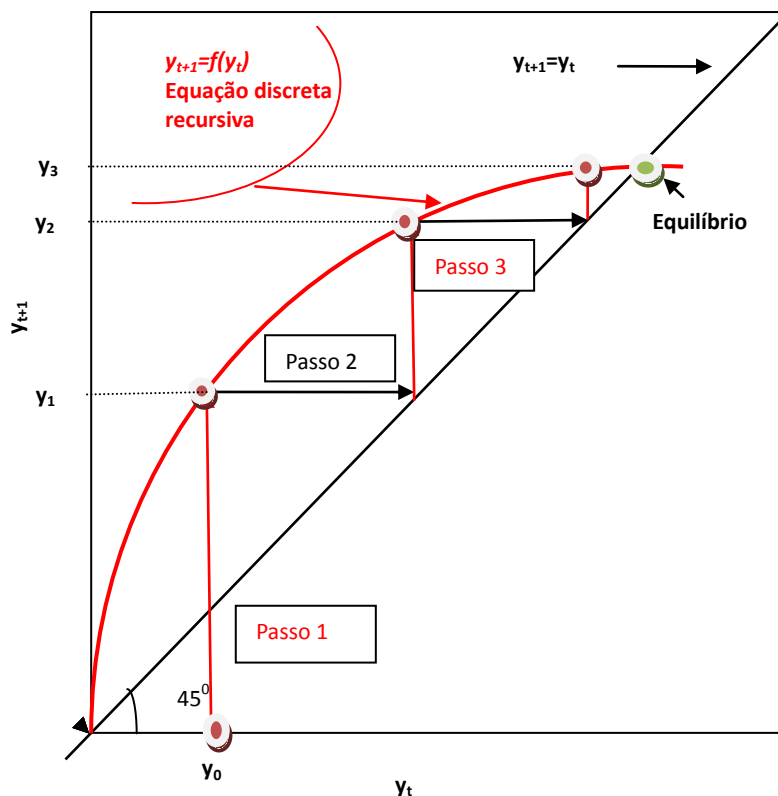


Figura 4.11. Esquema explanatório do processo de construção de um gráfico em escada ou em teia. Para detalhes sobre o procedimento ver o texto

Numa dinâmica discreta, ao contrário do que acontece na contínua, uma população pode saltar de um tamanho inferior ao valor de equilíbrio para outro que lhe seja superior, sem ter de passar pelo valor de equilíbrio. O ângulo que a curva recursiva faz com a bissetriz (associado à derivada em ordem a y nesse ponto) e a existência de valores, na trajetória da população, superiores ao equilíbrio (interceção das duas linhas) condiciona o padrão da dinâmica da população. Este assunto será abordado com o detalhe adequado ao estudarmos modelos dependentes da densidade. No entanto, antes de tratarmos do diagrama em teia, da progressão geométrica, ilustro vários tipos de diagramas em teia, e a trajetória da população no usual gráfico com o eixo dos tempos (série temporal dos tamanhos da população), na figura 4.12. Na figura 4.13 ilustro o diagrama em teia para a progressão geométrica.

4 Crescimento Independente da Densidade

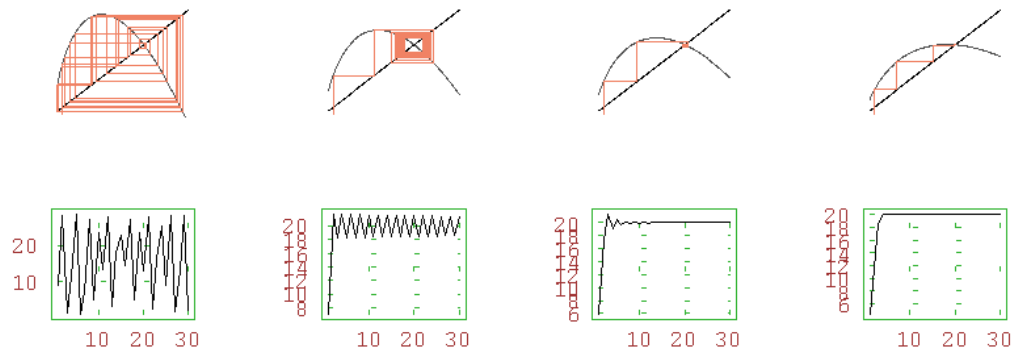


Figura 4.12. Exemplos de diagramas em teia, para várias dinâmicas. Da esquerda para a direita, caos, ciclo de dois períodos, convergência com oscilações amortecidas para o equilíbrio (foco atrator) e convergência direta para o equilíbrio (nó atrator). Gráficos obtidos, facilmente, no software Euler, a partir da modificação dos exemplos acessíveis com o clique do rato

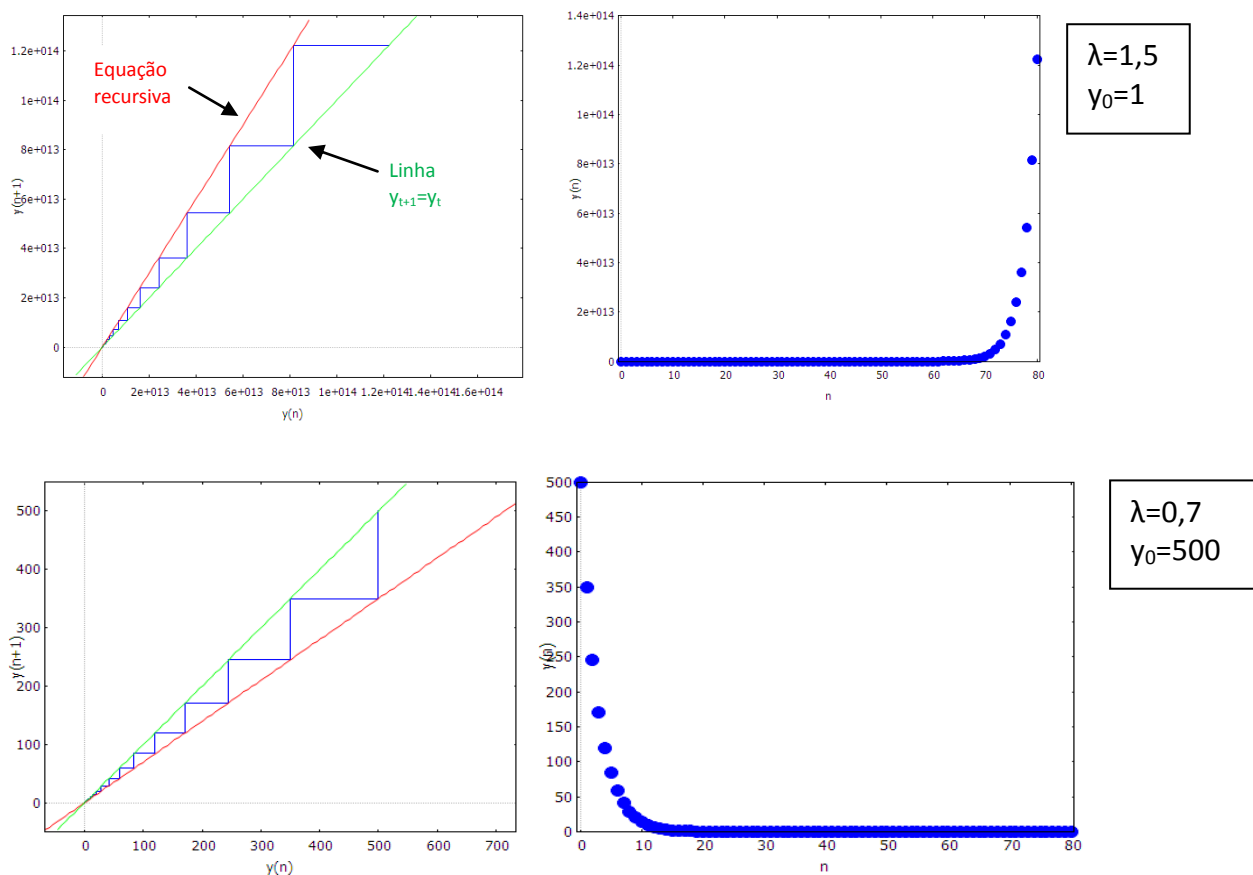


Figura 4.13. Diagramas em teia da progressão geométrica e respectivos gráficos de série temporal, para valores de λ maior e menor do que 1, obtidos no wxMaxima. Quando a população cresce, a linha da equação recursiva fica acima da linha verde, enquanto no caso da população decrescente fica abaixo

4 Crescimento Independente da Densidade

O wxMaxima tem uma biblioteca denominada **dynamics** que permite obter facilmente gráficos em teia (**comando *staircase***), da série temporal (**comando *evolution***) e diagramas de bifurcação (a esclarecer adiante). Para obter a figura 4.13, utilizámos os comandos constantes da caixa 4.1.

Caixa 4.1. Comandos utilizados na obtenção dos gráficos da figura 4.13

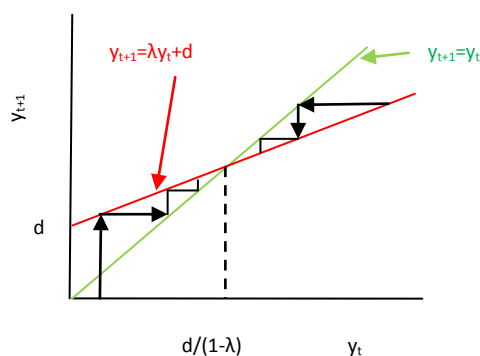
```
--> load ("dynamics");
--> staircase(1.5*y, 1, 80);
--> evolution(1.5*y, 1, 80);
--> staircase(0.7*y, 500, 80);
--> evolution(0.7*y, 500, 80);
```

Vamos completar a informação da figura 4.13, apresentando duas situações em que as retas se cruzam, isto é, combinam as duas situações da figura 4.13. Consideremos a equação recursiva:

$$y_{t+1} = \lambda y_t + d \quad (4.8)$$

cujo diagrama em teia se introduz na figura 4.14. No cruzamento das linhas (ponto de equilíbrio) corre um ponto de equilíbrio estável (nó atrator), pois de qualquer dos lados a população converge para o equilíbrio.

Figura 4.14. Gráfico em teia da equação 4.8, exibindo um nó atrator



Consideremos agora a equação recursiva:

$$y_{t+1} = \lambda y_t - d \quad (4.9)$$

cujo diagrama em teia se introduz na figura 4.15. No cruzamento das linhas (ponto de equilíbrio)

4 Crescimento Independente da Densidade

corre um ponto de equilíbrio instável (nó repulsor), porque qualquer pequeno desvio do equilíbrio é continuamente ampliado e a população não mais volta a ele.

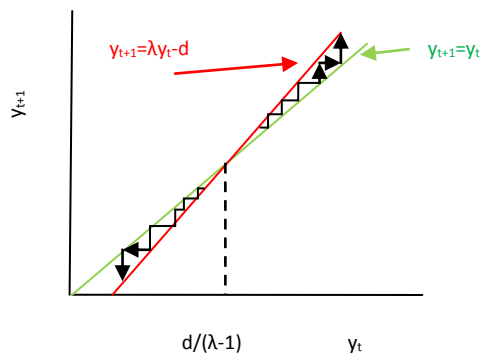


Figura 4.15. Gráfico em teia da equação 4.9, exibindo um nó repulsor

4.3 O Modelo Exponencial

4.3.1 Pressupostos

Sendo o crescimento exponencial o modelo contínuo equivalente ao modelo em progressão geométrica, nos pressupostos deste modelo devemos alterar **A3** para:

A3. O crescimento é contínuo.

Carecemos ainda de configurar uma hipótese sobre a variação instantânea de crescimento dy/dt . A nossa conjectura é a seguinte:

A7. O crescimento instantâneo é proporcional ao tamanho da população.

4.3.2 Modelo

O que me parecer ser o caminho mais intuitivo e directo para se chegar ao modelo exponencial, e dividir simultaneamente a unidade de tempo e r em intervalos muito pequenos, na equação (4.3), onde $\lambda=1+r$, como já vimos. Então, escrevemos:

$$y_t = y_0 \left(1 + \frac{r}{z}\right)^{zt} \quad (4.10)$$

Se fizermos z tender para infinito obtemos uma relação conhecida :

$$\lim_{z \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{r}{z}\right)^z = e^r \quad (4.11)$$

O que permite escrever :

$$y_t = y_0 e^{rt} \quad (4.12)$$

4 Crescimento Independente da Densidade

Outra via para se chegar à equação (4.12) é assumirmos que a taxa instantânea de crescimento continua a ser r (ver figura 4.16):

$$\frac{dy}{dt} = ny - my = ry \quad (4.13)$$

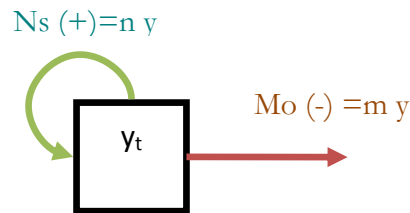


Figura 4.16. Fluxograma de uma população com variação exponencial

A solução desta equação diferencial obtem-se por separação das variáveis, no intervalo de $t=0$ a $t=T$:

$$\int_{t=0}^{t=T} \frac{dy}{y} = \int_{t=0}^{t=T} r dt \quad (4.14)$$

Da integração obtemos :

$$\ln(y_T) - \ln(y_0) = rT \quad (4.15)$$

Da exponenciação de ambos membros temos:

$$\frac{y_T}{y_0} = e^{rT} \quad (4.16)$$

E finalmente a equação exponencial

$$y_T = y_0 e^{rT} \quad (4.17)$$

O modelo da progressão geométrica permite-nos escrever:

$$y_1 = \lambda y_0 \quad (4.18)$$

e a equação exponencial é

$$y_1 = y_0 e^r \quad (4.19)$$

4 Crescimento Independente da Densidade

donde obtemos $\lambda = e^r$ e $r = \ln \lambda$.

A detecção de crescimento exponencial para a população humana levou a estimar o tempo de duplicação do seu tamanho, por vários autores. Detenhamo-nos neste problema. Podemos escrever (d=tempo de duplicação):

$$2y_0 = y_0 e^{rd} \quad (4.20)$$

$$e^{rd} = 2 \quad (4.21)$$

$$rd = \ln 2 \quad (4.22)$$

$$d = \frac{\ln 2}{r} \quad (4.23)$$

Se r for expresso em termos percentuais, d pode ser aproximado com a relação $d = 70/r$. No wxMaxima, a solução da equação (4.11) obtem-se como se ilustra caixa 4.2.

Caixa 4.2. Solução da EDO (4.13), utilizando o wxMaxima

```

1 solução da EDO do modelo exponencial
(%i9) 'diff(y,t)-r*y=0;
(%o9)  $\frac{d}{dt}y - r y = 0$ 
(%i10) ode2(%, y, t);
(%o10)  $y = \%c \%e^{rt}$ 
Quando t=0, a constante c é tomada com o tamanho inicial.

```

4.3.3 Análise do Modelo

De acordo com o exposto na secção 1.2 e a equação (4.13), podemos concluir o seguinte :

- Se $r < 0$ (ou $n < m$) então $dy/dt < 0$ e a população decresce.
- Se $r = 0$ (ou $n = m$) virá $dy/dt = 0$ e a população mantém-se estacionária.
- Se $r > 0$ (ou $n > m$) $\rightarrow dy/dt > 0$ e a população cresce.

Estes três casos são ilustrados na figura 4.17.

Na caixa 4.3, insiro uma listagem para o wxMaxima, que utiliza a biblioteca [plotdf](#) para integrar e grafar a equação (4.11). Tem um botão deslizante que faz variar o valor de r, que corresponde ao λ , impossível de ser introduzido na estrutura do comando. O botão deslizante é controlado com o botão esquerdo do rato. Fazendo-se um clique com o botão esquerdo do rato na figura a partir desse ponto é desenhada uma nova solução, e anterior é apagada. O leitor pode recriar vários casos ilustrados na figura 4.17. O gráfico criado pelo programa insere-se na figura 4.18. Nele está também representado o [campo de direções](#), que são os vetores (setas a azul),

4 Crescimento Independente da Densidade

tangentes às curvas que passam pela sua origem. Estes vetores são o valor de $f(y)$ (lembre-se da EDO que pretendemos resolver, $dy/dt=f(y)$) nesses pontos. O campo de direções proporciona um quadro geral das dinâmicas das soluções desenhadas no seu espaço.

A análise formal do equilíbrio de uma EDO será introduzida na subsecção 5.4.2.

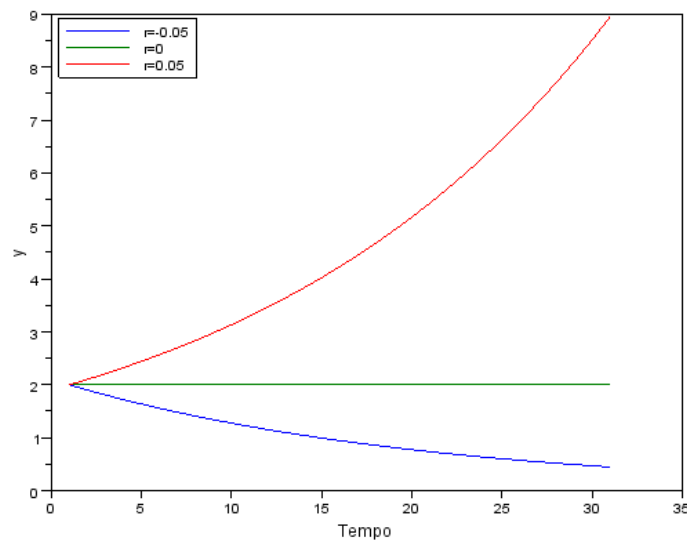


Figura 4.17. Crescimento exponencial para três valores de r . $y_0=2$

Caixa 4.3. Programa do wxMaxima para criar a figura 4.18

```
(%i3) kill(all);
(%o0) done
(%i1) load(plotdf)$
(%i2) plotdf([r*y],
            [x,0,55],[y,0,50],
            [direction, forward],[trajectory_at,0,0.1],
            [parameters,"r=0.1"],
            [sliders,"r=0.03:0.7"],
            [nsteps,500],[tstep,0.1]);
```

4 Crescimento Independente da Densidade

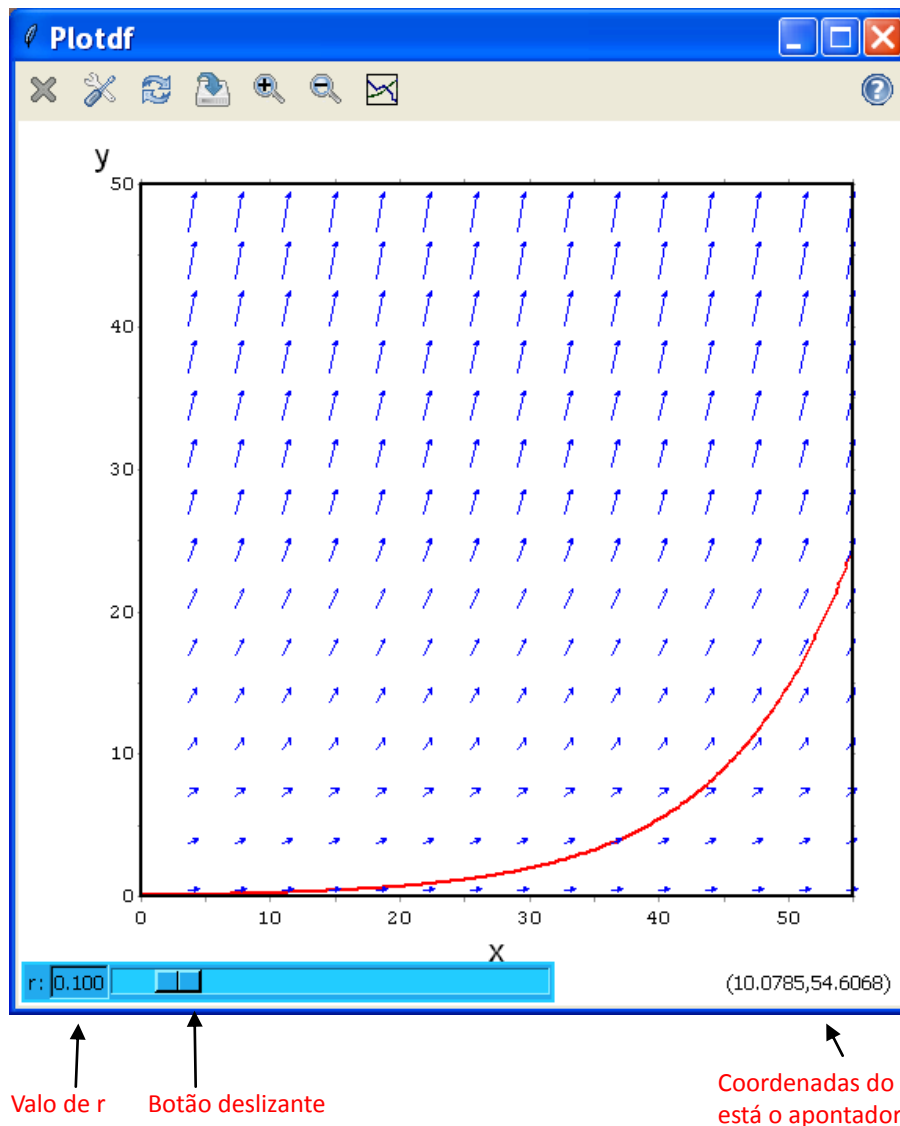


Figura 4.18. Saída do programa da Caixa 4.2. População inicial igual a 0,1

Na natureza, o crescimento exponencial de populações é muito pouco frequente e só se verifica por períodos de tempo curtos. Podemos citar a população de faisões (*Phasianus colchicus torquatos*) numa ilha da costa ocidental dos Estados Unidos, onde a população inicial, em 1937, de 8 aves introduzidas subiu para 2000 em 1942 (Lack, 1967). Um estudo mais recente diz respeito a focas cinzentas (*Halichoerus grypus*), no Canadá (Bowen, McMillan e Mohn, 2003). Estimativas de 1997, mostraram que esta população cresceu exponencialmente a uma taxa anual de 12,8%, durante quarenta anos.

Como já mencionamos, alguns autores (Hastings, 2011) designam a abordagem que se adota aqui, em que os modelos dizem respeito, globalmente, a todos os indivíduos da população de **macroscópica**, contrapondo-a ao tratamento que considera cada organismo per se, associando-lhe um processo probabilístico de morte e reprodução, sendo esta abordagem **microscópica**, ilustrada pelos **modelos baseados no agente** (e.g., Grimm e Railsback, 2005; Black e McKane, 2012). Exemplos, desta última abordagem, podem ser encontrados nos modelos constantes do software gratuito NetLogo (Wilensky, 1999).

4 Crescimento Independente da Densidade

Na generalidade, as populações evidenciam um crescimento que não confirma a sua independência da densidade, pelo que carecemos de estabelecer outros modelos que adiram à dinâmica não exponencial, de ocorrência generalizada na natureza. É o que vamos passar a fazer.

4.4 Bibliografia

- Barreto, L. S., 1980. *Ecologia das Populações*. Instituto Superior de Agronomia. Texto didático.
- Black, A. J. e A. J. McKane, 2012. Stochastic Formulation of Ecological Models and their Applications. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(6):337-345.
- Bowen, W. D., J. McMillan e R. Mohn, 2003. Sustained Exponential Population Growth of Grey Seals at Sable Island, Nova Scotia. *ICES Journal of Marine Science*, 60:1265-1274.
- Edelstein-Keshet, L., 2005. *Mathematical Models in Biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, E.U.A.
- Grimm, V. e S. F. Railsback, 2005. *Individual Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hasting, A., 2011. 6. Single Species Population Dynamics. Em Samuel M. Scheiner e Michael R. Willig (compiladores), *The Theory of Ecology*, The University of Chicago Press, Chicago. Páginas 109-123.
- Hutchison, G. E., 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Krebs, C.J., 1994. *Ecology*. Quarta edição. Harper Collins, College Publishers, New York.
- Lack, D., 1967. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Claredon Press, Oxford.
- Matthiopoulos, J., 2011. *How to be a Quantitative Ecologist. The 'A to R' of Green Mathematics and Statistics*. Wiley, Chichester, Reino Unido.
- Stevens, M. H., 2009. *A Primer of Ecology with R*. Springer, Berlin.
- Vandermeer, J. H. e D. E. Goldberg, 2003. *Population Ecology. First Principles*. Princeton University Press, Princeton.
- Vandermeer *et al.*, 2004. Multiple Basins of Attraction in a Tropical Forest: Evidence for Nonequilibrium Community Structure. *Ecology*, 85(2):575–579.
- Wilensky, U. , 1999. *NetLogo*. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, Evanston, IL.
- WWF, 2012. *Living Planet Report 2012*. WWF International, Gland, Switzerland.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

5.1 Introdução



A profecia sombria de Malthus (secção 4.1), para a nossa espécie, desencadeou uma análise da sua correção, inevitabilidade e procura de outras interpretações dos dados então disponíveis da população humana. A questão fulcral era estabelecer uma equação plausível que fosse alternativa à exponencial. Nesta inquirição, envolveram-se espíritos notáveis da época, como o matemático e político francês Joseph Fourier (1768-1837) e o astrónomo, matemático e estatístico belga Adolphe Quêtelet (1796-1847). Este último despertou o interesse, para esta questão, do seu colega e amigo Pierre-François Verhulst (1804-1849), interessado em questões sociais, demográficas e preocupado com as consequências de um crescimento ilimitado da humanidade, predito por Malthus. Verhulst abordou o problema de uma forma inovadora para a época e estabeleceu um modelo

matemático simples para uma população com crescimento contínuo, com um limite superior ao seu tamanho, a que dedicou três estudos publicados em 1838, 1845 e 1847. Este modelo passou a ser conhecido pela [curva logística ou sigmoide](#) e caiu no esquecimento, provavelmente por não ter sido então possível encontrar-lhe uma analogia nos fenómenos estudados pela física. Uma equação formalmente equivalente foi estabelecida, em 1911, pelos biólogos ingleses M'Kendrick e Kesava Pai para culturas de bactérias. Em 1913, o sueco T. Carlson estendeu-a ao crescimento de fermentos. A logística foi, independentemente, redescoberta, em 1920, pelos investigadores norte-americanos Raymond Pearl e Lowell J. Reed, no início de um fértil período para a ecologia, que ficou conhecido pela *idade de ouro da ecologia das populações* (Scudo e Ziegler, 1978).

Se o leitor deseja ter uma perspetiva mais ampla, interessante e rica sobre este tópico, sugerimos-lhe ainda Deléage (1993), Hutchinson (1977), Kingsland (1985). Referências completas dos textos mencionados, dos séculos XIX e XX, podem ser encontradas em Hutchinson (1977).

Como o leitor/a já depreendeu o modelo para uma população cujo crescimento seja condicionado negativamente (desacelerado) pela sua densidade está encontrado e é a curva logística.

[Uma conclusão a tirar-se do exposto: foi a solução de um problema prático, concreto, e preocupante, que levou ao conceito de crescimento dependente da densidade e à descoberta da primeira equação que o modela.](#)

Neste capítulo, estudaremos a curva logística nas suas formas discreta e contínua. No capítulo seguinte, introduzirei a equação de Gompertz e argumentarei em favor a sua adoção como modelo padrão para o crescimento biológico. Outros modelos, de crescimento superiormente limitado, também serão anotados. Mantereí a padrão de abordagem do capítulo anterior.

Gravura de Pierre-François Verhulst obtida na internet.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

5.2 Pressupostos

A nossa conjectura sobre a maneira como decorre a população é traduzida nos seguintes pressupostos:

- A1.** Não existe migração, por isso a variação da população é só devida a nascimentos e mortes de indivíduos que são todos idênticos.
- A2.** Os recursos de que as populações carecem para se manterem e crescerem são limitados pelo que população é afectada pela sua densidade. O efeito da densidade traduz-se em as **taxas de mortalidade e natalidade variarem linearmente com a densidade**.
- A3.** A resposta da natalidade e mortalidade à densidade da população é instantânea.
- A4.** A probabilidade de acasalamento não depende da densidade.
- A3.** O crescimento é contínuo.
- A5.** A distribuição etária é estável.
- A6.** O ambiente é constante.

A conjectura **A2** introduz na análise o conceito de **competição intraespecífica**, em que indivíduos da mesma espécie disputam a apropriação e o uso de recursos escassos.

5.3 Modelo

Genericamente, a conceção básica do efeito da densidade sobre o crescimento da população pode ser justificado pelo fato de que com o aumento da população os recursos disponíveis por indivíduo decrescerem, passarem a ser mais difíceis de obter e isto provocar uma diminuição da natalidade e um aumento da mortalidade.

Existem vários modelos em que o crescimento é superiormente limitado, e o que os distingue é a maneira como a densidade afeta a natalidade e a mortalidade. A curva logística admite que essa relação é linear, o que nos permite escrever as seguintes equações, consonantes com o fluxograma da figura 5.1:

$$n = n_0 - n_1 y \quad (\text{diminuição linear da natalidade com a densidade}) \quad (5.1)$$

$$m = m_0 + m_1 y \quad (\text{aumento linear da mortalidade com a densidade}) \quad (5.2)$$

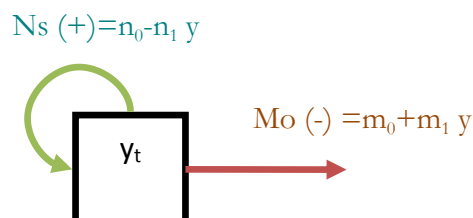


Figura 5.1. Fluxograma do crescimento da população segundo o modelo logístico

Quando a mortalidade iguala a natalidade, a população parou de crescer, atingiu o seu

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

valor máximo, também chamado **capacidade de sustentação** e tradicionalmente representado por K . Outras designações para K são valor assintótico e valor final (y_f).

Suponhamos uma população cuja densidade é estimada pela sua biomassa, expressa em megagramas. A sua natalidade e mortalidade dependem da densidade de acordo com as seguintes equações:

$$m = 0,0001 + 0,3 y$$

$$n = 4,8 - 0,4 y$$

As equações anteriores representam-se graficamente na figura 5.2.

O tamanho da população em que ocorre $m=n$ ($y=6,857$ Mg) obtém-se facilmente no wxMaxima com os comandos:

```
(%i1) eqns1:4.8-0.4*y=0.0001+0.3*y;
      float( solve(eqns1));
(%o1) 4.8 - 0.4 y = 0.3 y + 1.0 10^-4
rat: replaced 4.7999 by 47999/10000 = 4.799
rat: replaced -0.7 by -7/10 = -0.7
(%o2) [y = 6.857]
```

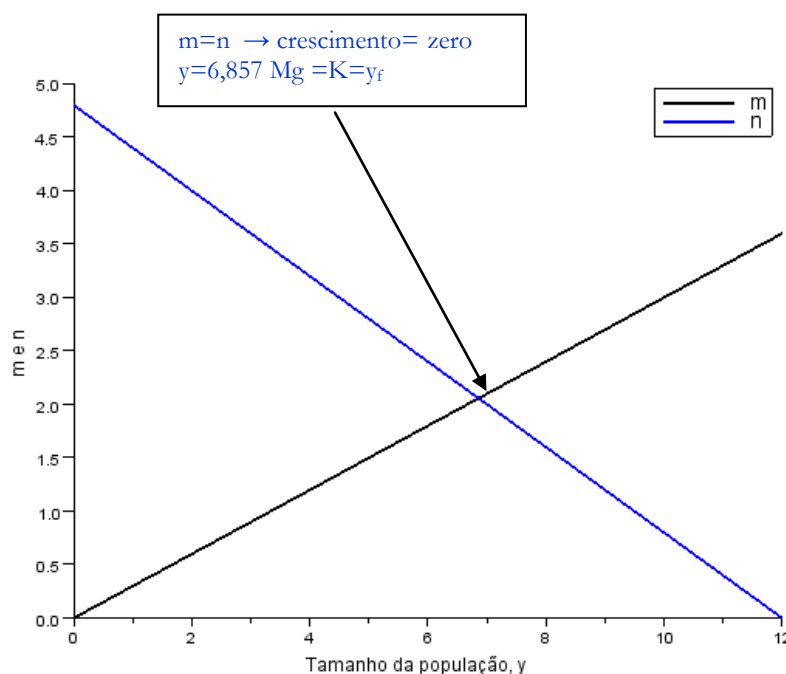


Figura 5.2. Gráficos da variação da natalidade e mortalidade com a densidade, subjacente ao modelo logístico

Na equação (4.9), $y'=ry$, r terá de ser substituído por uma função de y que traduza o efeito da densidade no crescimento. A nossa equação básica passa a ser:

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

$$y' = f(y) = yF(y) \quad (5.3)$$

A tarefa que temos de realizar é obter uma equação equivalente à equação (5.3), partindo das equações (4.9), (5.1) e (5.2).

Começemos por assumir

$$r = n - m = n_0 - n_1 y - (m_0 + m_1 y) = (n_0 - m_0) - (n_1 + m_1)y \quad (5.4)$$

Substituímos agora esta nove expressão para r na equação (4.9) e encontramos :

$$y' = [(n_0 - m_0) - (n_1 + m_1)y]y \quad (5.5)$$

Quando o crescimento cessa, $y' = 0$, o que implica:

$$(n_0 - m_0) - (n_1 + m_1)y = 0$$

Pelo que o tamanho da população em que o crescimento se anula, resolvendo a equação anterior, é :

$$y = \frac{n_0 - m_0}{n_1 + m_1} = K = y_f \quad (5.6)$$

A equação (5.4) pode ser escrita como :

$$y' = y(n_0 - m_0)\left(1 - \frac{n_1 + m_1}{n_0 - m_0}y\right) \quad (5.7)$$

Fazendo $r = n_0 - m_0$, como

$$\frac{n_1 + m_1}{n_0 - m_0} = \frac{1}{K}$$

A equação (5.7) pode escrever-se com a forma pretendida

$$y' = ry\left(1 - \frac{y}{K}\right) \quad (5.8)$$

Em que

$$F(y) = r\left(1 - \frac{y}{K}\right) \quad (5.9)$$

A taxa de variação relativa de y , neste caso denominada taxa de crescimento per capita (Mg/ tempo/indivíduo) é dada por :

$$\frac{y'}{y} = r\left(1 - \frac{y}{K}\right) \quad (5.10)$$

Esta equação mostra que no modelo logístico, a taxa de crescimento per capita varia linearmente com a densidade, como também se ilustra na figura 5.3.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Agora que dispomos da EDO da curva logística (equação (5.8)), vamos estabelecer a sua solução ou forma explícita. Aproveitamos a oportunidade para mais uma ilustração de cálculo simbólico no wxMaxima, como se exhibe na caixa 5.1.

Caixa 5.1. Integração da equação logística

1 Integração da EDO da logística

Sendo $dy/dt=ry(1-y/K)$, vamos separar as variáveis e escrever $dy/(y(1-y/K))=r dt$, e integrar ambos os membros de $t=0$ a $t=T$. Lembremos que $1/(y(1-y/K))=1/y+1/K/(1-y/K)$.

```
--> integrate(1/y+(1/K)/(1-y/K), y, y0, yT);
```

Is $yT-y0$ positive, negative, or zero? **positive;**
 Is yT positive, negative, or zero? **positive;**
 Is $y0$ positive, negative, or zero? **positive;**
 Is $yT-K$ positive, negative, or zero? **negative;**

(%o1) $-\log\left(-\frac{yT-K}{K}\right)+\log(yT)+\log\left(\frac{K-y0}{K}\right)-\log(y0)$

```
--> integrate(r, t, 0, T);
```

(%o2) rT

Agora igualamos (%o1) e (%o2) e exponenciamos ambos os membros da igualdade

```
--> exp(%o1)=exp(r*t);
```

(%o3) $-\frac{(K-y0)yT}{y0(yT-K)} = e^{rt}$

Resolvemos agora esta equação em ordem a yT

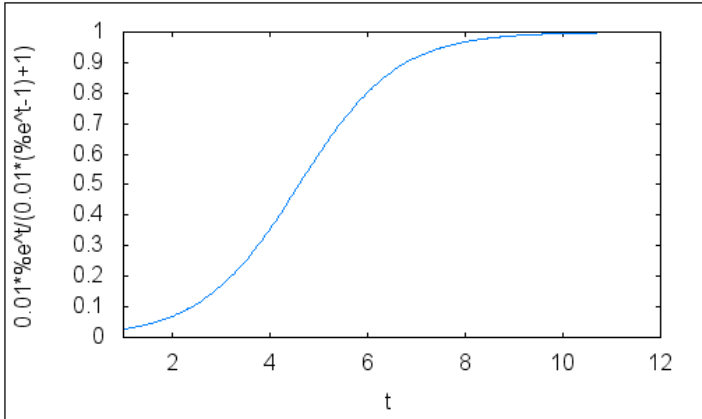
```
--> solve([%o3], [yT]);
```

(%o4) $\left[yT = \frac{e^{rt} y0 K}{K + (e^{rt} - 1) y0}\right]$

Façamos agora um gráfico da logística com $r=1$, $K=1$, $y0=0.01$

```
--> wxplot2d([(0.01*exp(t))/(0.01*(exp(t)-1)+1)], [t,1,12]]$
```

(%t5)



Dividindo o numerador e o denominador da solução obtida no wxMaxima por K , obtemos:

$$y_T = \frac{y_0 e^{rT}}{1 + y_0 \frac{e^{rT} - 1}{K}} \quad (5.11)$$

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Dividindo o numerador e denominador da solução dada pelo wxMaxima por y_0 e por e^{rt} obtemos a seguinte forma da equação logística :

$$y_T = \frac{K}{1 + e^{-rT} \left(\frac{K - y_0}{y_0} \right)} \quad (5.12)$$

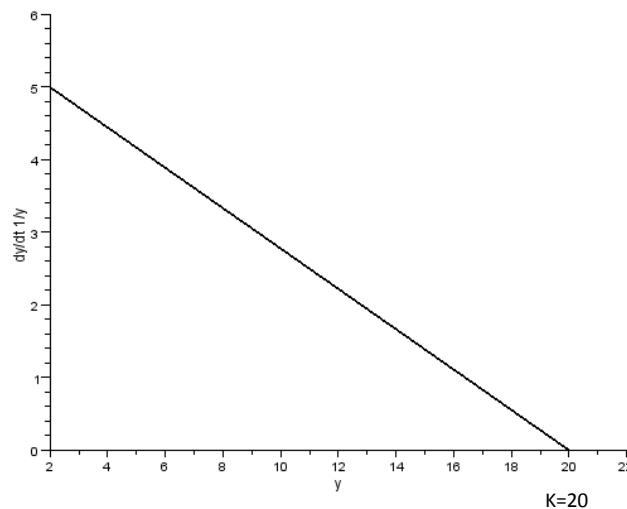


Figura 5.3. Variação linear da taxa de crescimento per capita na curva logística

O acréscimo que y sofre em cada instante pode, pois, escrever-se (equações (5.8) e (5.9)):

$$y' = y F(y)$$

Recapitulando, $F(y) < 0 \rightarrow y' < 0$, a população decresce; $F(y) = 0 \rightarrow y' = 0$, a população mantém-se estável; $F(y) > 0 \rightarrow y' > 0$, a população cresce. Pela forma da curva logística, $F(y)$ deve variar de valores positivos para zero. É o que se ilustra na figura 5.4.

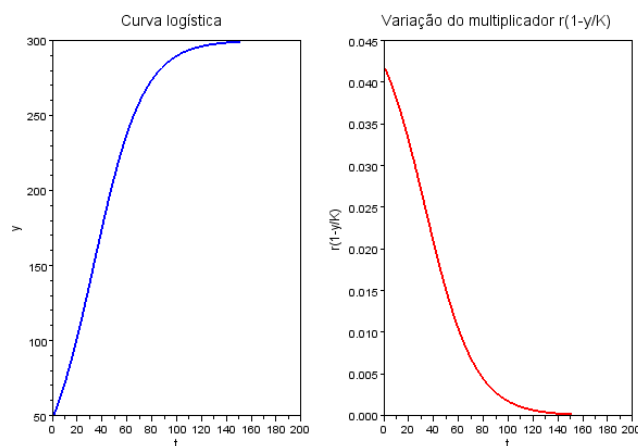


Figura 5.4. Anatomia do comportamento da curva logística

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Uma questão relevante é a que diz respeito ao máximo acréscimo da curva logística. Para que valor de y ocorre? Qual é a sua dimensão?

Para saber quando ocorre, derivamos y' em ordem a y , e achamos a solução da equação, pois quando a derivada é igual a zero ou temos um máximo ou um mínimo. No gráfico superior direito da figura 5.5, exibimos o gráfico de y' . É uma parábola, com um máximo. Estas duas operações são realizadas no wxMaxima, como se mostra na Caixa 5.2.

Caixa 5.2. Determinar quando ocorre e quanto é o acréscimo máximo da equação logística

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

1 Achar o maior acréscimo da logística**1.1 Introduzir a expressão de dy/dt**

```
(%i9) f:r*y-r*y^2/K;
```

```
(%o9)  $r y - \frac{r y^2}{K}$ 
```

1.2 Derivar em ordem a y

```
(%i10) diff(%o1,y,1);
```

```
(%o10)  $r - \frac{2 r y}{K}$ 
```

1.3 Achar o valor de y para o qual a derivada é igual a zero

```
(%i11) solve([r-(2*r*y)/K], [y]);
```

```
(%o11)  $[y = \frac{K}{2}]$ 
```

A logística tem o seu acréscimo máximo quando o tamanho da população é igual a $K/2$, isto é metade da capacidade de sustentação. Para sabermos o valor do acréscimo máximo substituímos y por $K/2$ na equação dy/dt

```
(%i15) subst(K/2, y, r*y-r*y^2/K);
```

```
(%o15)  $\frac{r K}{4}$ 
```

Uma população em que $K=20$ e $r=0.7$ terá um acréscimo máximo igual a

```
(%i13) 20*0.7/4;
```

```
(%o13) 3.5
```

como se ilustra na figura 5.4.

A análise do acréscimo máximo é relevante na determinação da produção máxima sustentada. Como se mostra na Caixa 5.2, no caso da curva logística ela é igual a $rK/4$.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

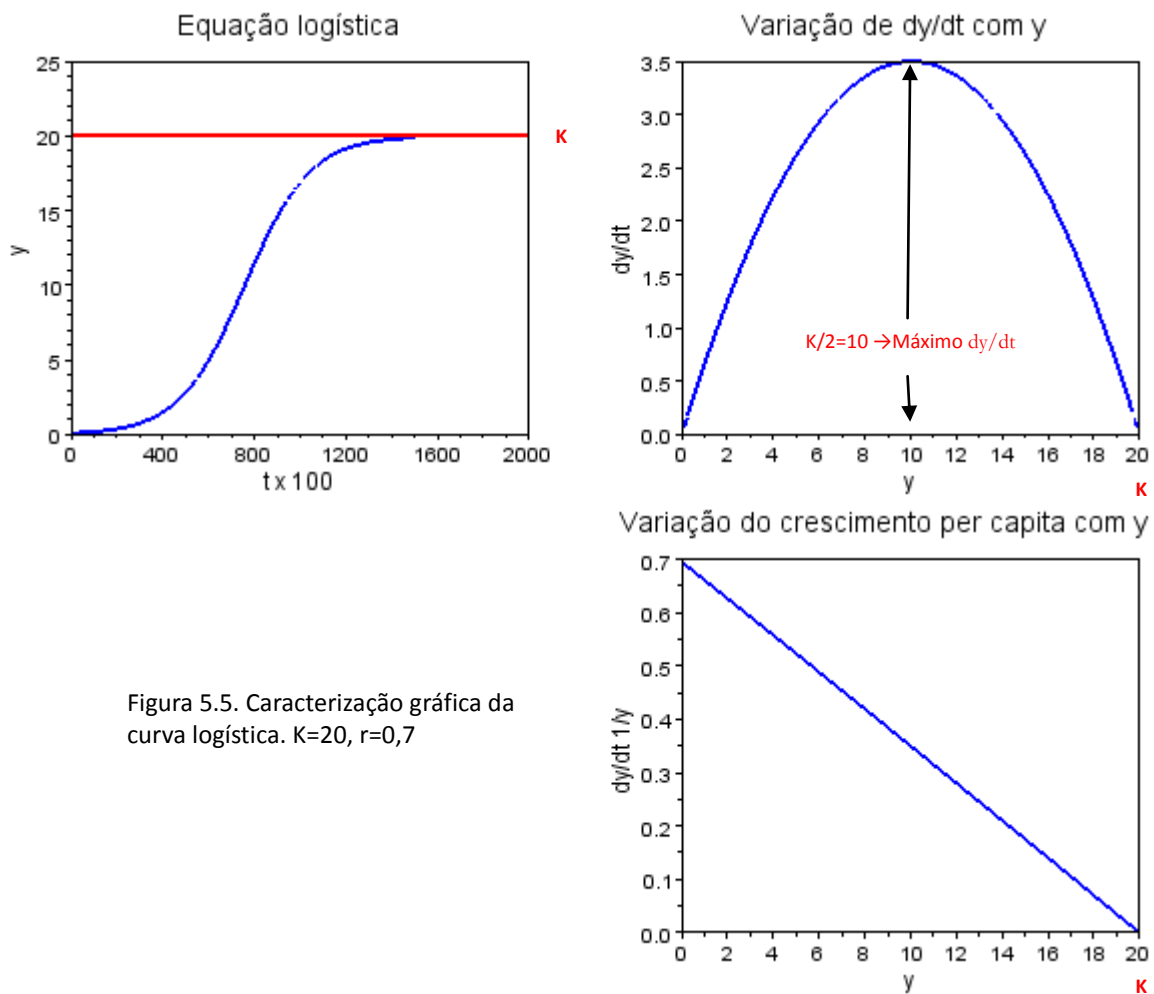


Figura 5.5. Caracterização gráfica da curva logística. $K=20$, $r=0,7$

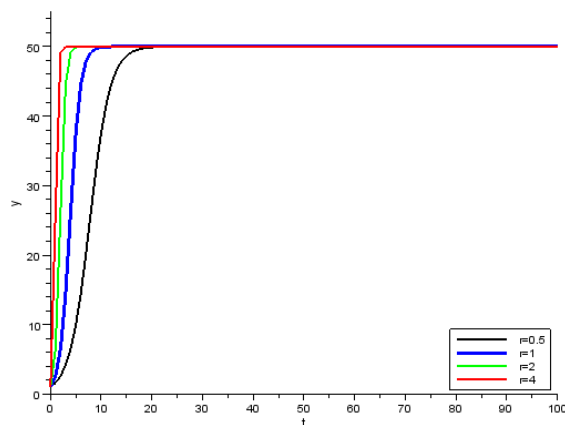


Figura 5.6. Efeito do valor de r na dinâmica da curva logística. Maior r maior rapidez de crescimento. Qualquer que seja o valor de r , a continuidade da curva não é afectada, e caminha sem perturbações para $K=50$, começando em $y_0=1$

Diz-se que a logística é uma curva simétrica por a ocorrência do máximo de dy/dt se

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

verificar quando a população é igual a metade do tamanho máximo ($K/2$).

Se substituirmos este valor no termo esquerdo de uma das formas explícitas da equação logística, por exemplo a equação (5.12), obtém-se o instante em que $y=K/2$ ocorre (t^*), que é o seguinte:

$$t^* = r^{-1} \ln \left(\frac{K-y_0}{y_0} \right) \quad (5.13)$$

À semelhança do que fizemos para a equação exponencial vamos disponibilizar um programa para o wxMaxima que permitirá ao leitor analisar o efeito da variação de r e K , no comportamento da equação logística, integrando a equação (5.8). Ele está presente na Caixa 5.3. O gráfico que origina exibe-se na figura 5.7. Para os parâmetros r e K , o leitor/a deve proceder como sugerimos para o gráfico semelhante, apresentado para a curva exponencial (subsecção 4.3.3), utilizando os respetivos botões deslizantes. Clicando no gráfico cria novas origens para integração e representação gráfica.

Caixa 5.3. Programa para integrar e representar graficamente a curva logística no software wxMaxima

```
(%i3) kill(all);
(%o0) done
(%i1) load(plotdf)$
(%i2) plotdf([r*y*(1-y/K)],
            [x,0,55],[y,0,50],
            [direction, forward],[trajectory_at,0,2],
            [parameters,"r=0.5,K=25"],
            [sliders,"r=0.3:3,K=25:50"],
            [nsteps,500],[tstep,0.1]);
```

No software R, o comando **SSlogis** permite ajustar a forma contínua da equação logística aos dados disponíveis. Estima também o gradiente da equação ajustada.

5.4 Análise do Modelo

5.4.1 Análise Gráfica

De acordo com o exposto na secção 1.2, procedamos à análise gráfica e da estabilidade do modelo.

Começamos por achar os pontos em que $dy/dt=0$. No wxMaxima obtemos:

```
(%i1) solve([r*y*(1-y/K)=0], [y]);
(%o1) [y=K, y=0]
```

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

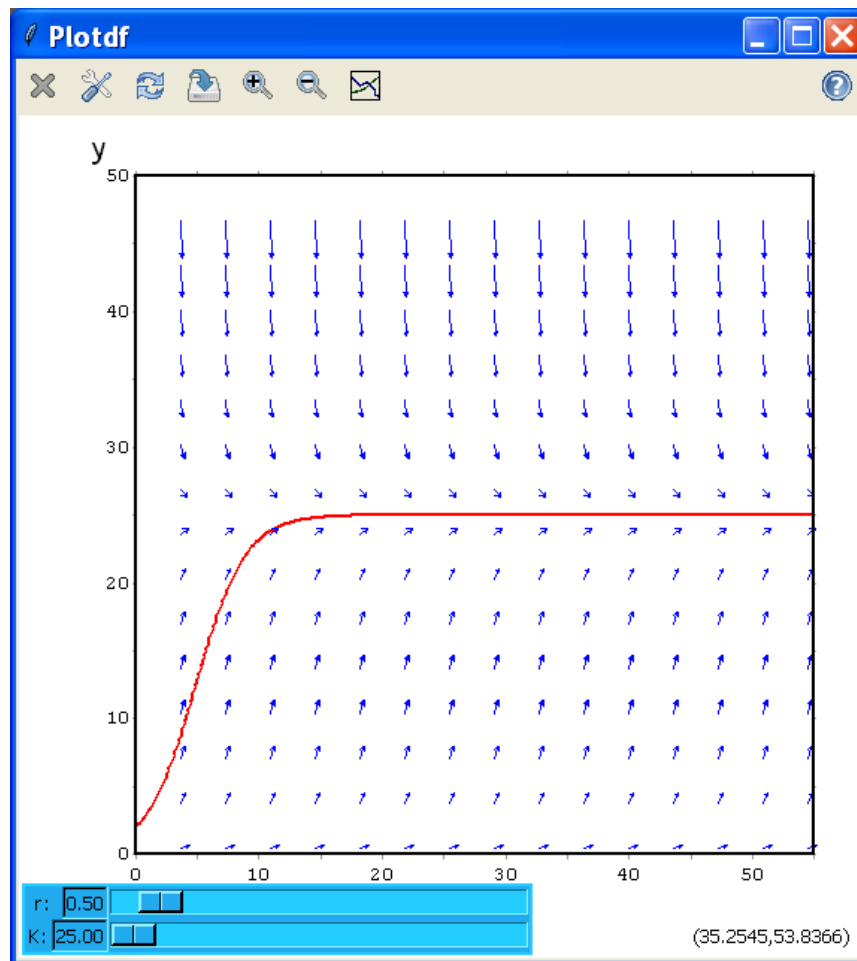


Figura 5.7. Saída da listagem da Caixa 5.3. População inicial igual a 2

A população tem dois tamanhos de equilíbrio: $y=0$ e $y=K$. Vamos agora fazer um gráfico de y' e ver como se comporta na vizinhança destes dois pontos. Este gráfico insere-se na figura 5.8, e tem um caráter genérico pois o tamanho da população não assume valores negativos. Como se assinalou no capítulo 1, o sinal da derivada determina a dinâmica da população:

- Para tamanhos da população **entre valores positivos, muito pequenos e K** , verifica-se $y' > 0$ e a população cresce. ($0 < y < K \rightarrow y' > 0$, a população cresce)
- Para **valores maiores que K** , a população decresce pois $y' < 0$, e volta K . ($y > K \rightarrow y' < 0$, a população decresce)
- O tamanho da população é estacionário quando $y=K$.

Ao longo do eixo de y , as setas indicam a direção da variação do tamanho da população. Nos pontos de equilíbrio, as setas convergem para ele, pois tanto são atingidos a partir de valores inferiores ao ponto de equilíbrio, com superiores. Resumindo, K é um equilíbrio estável e 0 é instável. Compare esta figura com a figura 4.8.

Este resultado pode ser ilustrado num gráfico do tipo do exposto na figura 5.8. Na figura 5.9, a população maior que K decresce monotonicamente para K , e a menor que K cresce do mesmo modo para K . As populações maiores que K convergem mais rapidamente para K do que aquelas que crescem para ele.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

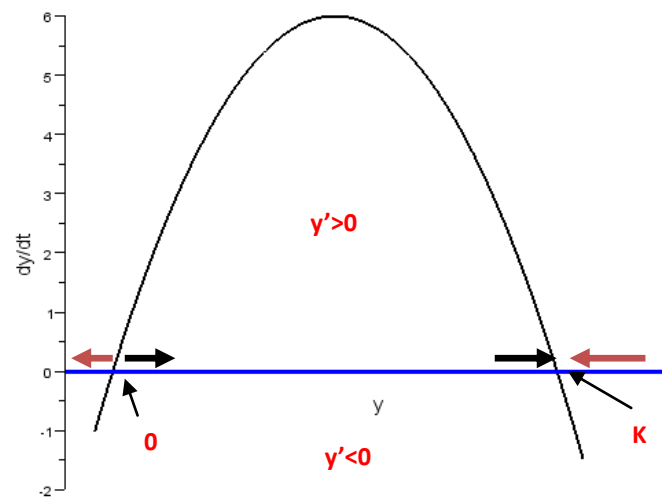


Figura 5.8. Interpretação da curva dy/dt sob a perspectiva da estabilidade dos equilíbrios. Para interpretação ver o texto

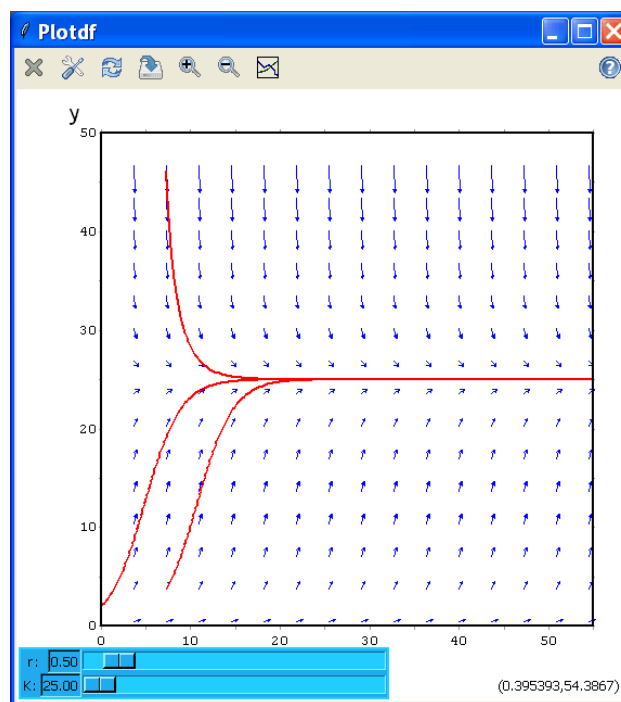


Figura 5.9. Convergência de vários tamanhos iniciais da população para o equilíbrio estável $K=25$

5.4.2 Análise Formal

A análise gráfica de modelos matemáticos permite-nos criar a nossa primeira percepção sobre a sua dinâmica e algumas particularidades do seu comportamento, mas são limitados em capacidade de generalização a outros modelos do mesmo tipo ou afins. Por isso, recorreremos à análise formal dos modelos, apoiando-nos em conceitos e instrumentos matemáticos.

Vou apresentar uma introdução simples ao procedimento desta análise. Para mais detalhes o leitor/a pode consultar Edelstein-Keshet (2005) e Otto e Day (2007).

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

O desvio x , do tamanho de uma população em relação ao equilíbrio ($\hat{y}=K$), é dado por (ver a figura 5.10):

$$x = y - \hat{y}$$

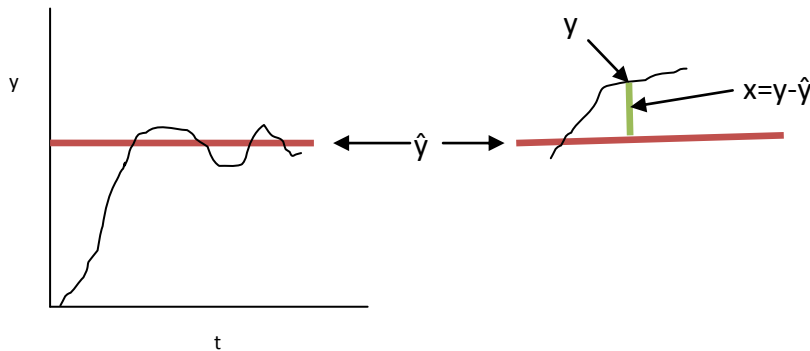


Figura 5.10. Ilustração do desvio da curva logística (y) em relação ao equilíbrio $\hat{y}$

Agora admitamos que a variação do desvio pode ser estimada por uma exponencial:

$$x = x_0 e^{\lambda t} \quad (5.14)$$

Do estudo do modelo exponencial sabemos que se $\lambda > 0$ x cresce e o tamanho da população afasta-se do equilíbrio, isto é, o equilíbrio é *instável*.

Por outro lado, se $\lambda < 0$ o desvio decresce, anula-se e a população volta ao ponto de equilíbrio que é assim *estável*. Se ocorrer $\lambda = 0$ é necessária uma análise mais detalhada para se determinar a estabilidade de $\hat{y}$.

A questão agora é como obter o valor de λ para cada ponto de equilíbrio. É possível mostrar o seguinte:

Em cada ponto de equilíbrio ($\hat{y}$), λ é igual ao valor da derivada de $f(y)$ ($=dy/dt$) em ordem a y , nesse ponto :

$$\lambda = \left. \frac{df(y)}{dy} \right|_{y=\hat{y}} \quad (5.15)$$

Na Caixa 5.4, sistematizo e ilustro este procedimento para a curva logística. Nesta caixa, no ponto 1.2 escrevemos $ry - ry^2/K$ em vez de $ry(1-y/K)$. A saída do wxMaxima diz-nos que a derivada pretendida é $r - 2ry/K$. É nesta expressão que se substitui y por 0 e K . Confirma-se que 0 é um ponto de equilíbrio instável, e K estável.

5.5 A Equação Logística com Desfasamento

Na secção 5.2, o pressuposto **A3**, postula a instantânea resposta do controlo do tamanho da população a variações da sua densidade. Isto permite manter, sem desvios, a trajetória da população no padrão logístico. Se esta resposta for atrasada em relação à variação ocorrida da densidade, a população pode ir-se afastando do padrão logístico até a dependência da densidade atuar. Quanto maior for o desfasamento da reação ao tamanho da população mais se afasta a

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

trajetória do padrão logístico, ilustrado anteriormente. Isto acontece porque o crescimento per capita (equação (5.10)) varia de maneira diferente do que na situação de controlo instantâneo. Em vez de no instante t termos $r(1-y_t/K)$ passamos a ter $r(1-y_{t-s}/K)$ o que nos leva a escrever a forma diferencial da equação logística como:

$$y'_t = ry_t \left(1 - \frac{y_{t-s}}{K}\right) \quad (5.16)$$

Caixa 5.4. Análise da estabilidade da equação logística

```
--> kill(all);
(%o0) done
1 Estabilidade da logística
1.1 Achar os pontos de equilíbrio
--> solve([r*y*(1-y/K)=0], [y]);
(%o1) [y=K, y=0]
1.2 Achar a derivada de f(y) em ordem a y
--> f:r*y-r*y^2/K;
diff(f,y,1);
(%o2) r y -  $\frac{r y^2}{K}$ 
(%o3)  $r - \frac{2 r y}{K}$ 
1.3 Substituir y pelo ponto de equilíbrio K
--> subst(K, y, %);
(%o4) -r
Como r>0, verifica-se -r<0 e o equilíbrio é estável
1.4 Substituir y pelo ponto de equilíbrio 0
--> subst(0, y, %3);
(%o5) r
Como r>0 o equilíbrio é instável
```

O afastamento da trajetória depende não só de s mas também da rapidez com que a população cresce, isto é, de r . Se um polícia se distrai na vigilância a um preso e ele escapa, a distância a que ele estará do guarda quando este voltar a vigiá-lo, depende não só do tempo que teve para fugir (equivalente a s), mas também à rapidez com que corre (equivalente a r). Se depois de apanhar o preso voltam ao lugar inicial e a cena se repete, estamos em presença de uma ocorrência cíclica: de tanto em tanto tempo o preso foge, é apanhado, volta ao lugar inicial, volta a fugir, ...

Lembremos a secção 2.2. A dimensão de r é T^{-1} e de s é T . Temos assim o produto rs adimensional ($T^{-1} T = T^0$). A relação entre o produto rs e o comportamento da população é o seguinte:

- Para valores de $rs < 0,37$ a população alcança a capacidade de sustentação K e não ocorrem oscilações.
- Quando $0,37 < rs < 1,57$, a população converge para K através de oscilações amortecidas.
- Se $1,57 < rs < 2$, a população oscila regularmente, atingindo máximos maiores que K e mínimos menores que K .
- Para valores de $rs > 2$ as oscilações são de grande amplitude e podem levar à

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

extinção da população.

A equação (5.16) foi introduzida por Hutchinson (1948) e posteriormente analisada por Cunningham (1954). A análise desta equação pode ser encontrada em Kot (2001:83-87).

5.6 A Equação Teta-logística

A equação logística só tem dois parâmetros, r e K , o que não lhe confere muita flexibilidade. Isto levou a acrescentar-lhe o expoente θ , de acordo com a equação (5.17).

$$\frac{dy}{dt} = ry \left(1 - \left(\frac{y}{K} \right)^\theta \right) \quad (5.17)$$

Esta equação evidencia as seguintes limitações:

1. O significado biológico e ecológico do parâmetro θ não é claro, sendo objeto de especulação interpretativa e controvérsia (e.g., Stevens, 2009:87-88; Ross, 2009).
2. Clark, Brook, Delean, Akçakaya e Bradshaw (2010) mostraram que o ajustamento da equação (5.17) a dados empíricos não é robusta e esclarecem a razão deste fato.
3. Bolker (2008) anuncia a existência da seguinte solução explícita para teta-logística $y_t = (K^{-\theta} + (y_0^{-\theta} - K^{-\theta}) * e^{-r * \theta * t})^{-1/\theta}$, proposta por Pella and Tomlinson (1969). Se $\theta=1$, esta equação degenera na logística. Utilizei dados simulados gerados pela integração numérica da equação (5.16), apliquei a função **nls** do software R e fui incapaz de ajustar a forma explícita a estes dados. A solução da equação (5.16) pode também ser escrita sob a forma $y_t = K / (1 + ((K/y_0)^\theta - 1) * e^{-r * \theta * t})^{1/\theta}$ (Banks, 1994:108) que também não fui capaz de ajustar.

Para comodidade do leitor/a vou escrever uma das formas explícitas da equação de Gompertz (capítulo 6):

$$y_t = y_f R^{\exp(-ctf)}$$

O parâmetro y_f é o valor final ou assintótico

O parâmetro R é a razão valor inicial/valor final (y_0/y_f)

O parâmetro c tem um papel semelhante a r na curva logística

Gerámos dados com a forma explícita da equação teta-logística e ajustámos uma equação logística e outra de Gompertz (capítulo 6), com os resultados que se exibem na figura 5.11. Como as equações teta-logística e de Gompertz têm 3 parâmetros, são quase coincidentes. A logística com os seus só dois parâmetros tem pior aderência aos dados simulados.

Dados os fatos expostos, concluo aqui o tratamento da equação teta-logística. No entanto a necessidade de se utilizar uma equação mais flexível que a logística continua pertinente. Vou sustentar esta afirmação com as simulações e ajustamentos que passo a descrever, respigada de Barreto (2011).

Gerei dois conjuntos simulados de dados. No primeiro usei a forma explícita da equação de Gompertz na simulação de 5000 projeções, dos 10 aos 100 anos, do volume em pé, de uma

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

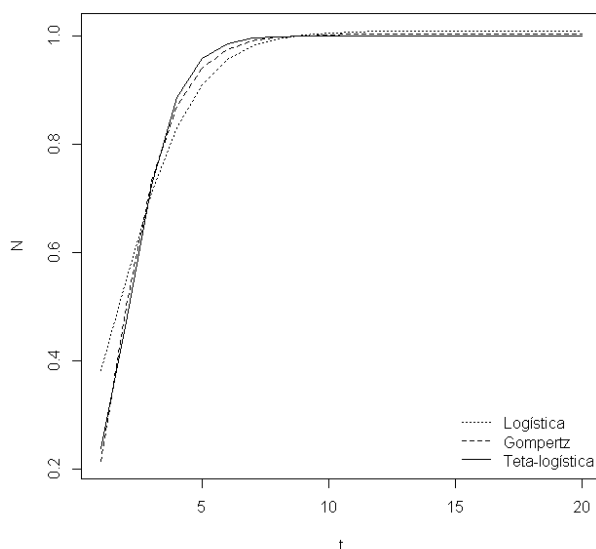
floresta de pinheiro bravo (*Pinus pinaster*), em que a cada valor anual somei uma variável de distribuição normal de média 10 e desvio padrão 5 ($N(10,5)$). A cada uma destas 5000 séries de 91 valores ajustei as equações logística e de Gompertz e estimei o estatístico AIC (os melhores ajustamentos estão associados aos menores valores de AIC). Repeti este procedimento usando a equação logística no lugar da de Gompertz, procedi aos ajustamentos das duas equações e voltei a estimar o estatístico AIC. Os valores de AIC obtidos estão descritos no quadro 5.1.

Nos ajustamentos dos dados originados pela curva Gompertz, os valores de AIC que lhe estão associados a esta equação são significativamente menores que os obtidos com a curva logística ($t = -135.7042$, $df = 4999$, valor de $p < 2.2e-16$, teste bicaudal). Para os valores originados pela logística, os ajustamentos com a Gompertz têm também valores de AIC significativamente menores que os obtidos com os ajustamentos à própria logística ($t = -42.0885$, $df = 4999$, valor de $p < 2.2e-16$, teste bicaudal). **A maior flexibilidade conferida à equação de Gompertz pelos seus três parâmetros permitiu-lhe ter melhores ajustamentos para os dois grupos de dados simulados.**

Esta análise foi feita no software R.

Quadro 5.1. Caracterização dos valores de AIC correspondentes aos ajustamentos descritos no texto. AG= ajustamento da equação de Gompertz; AL= ajustamento da equação logística. Menores médias assinaladas com *

	Equação usada na simulação			
	Gompertz		Logística	
	AG	AL	AG	AL
Minímo	492.8	509.4	514.1	514.5
1º quartil	546.6	561.9	557.7	564.2
Mediana	556.0	571.1	567.8	573.3
Média	555.4*	570.7	567.0*	572.9
3º quartil	564.7	579.8	576.5	582.2
Máximo	601.1	613.8	622.4	629.5



5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Figura 5.11. Ajustamento das equações logística e de Gompertz a dados gerados pela teta-logística, com $r=1$, $K=1$, $\theta=1,1$. Simulação e ajustamentos efetuados no software R

5.7 Formas Discretas da Equação Logística

Vamos utilizar a equação (5.12), para a partir dela estabelecer uma forma discreta da equação logística. Lembremo-nos antes que $\lambda=e^r$. Façamos $C'=(K-y_0)/y_0$. Da equação (5.12) obtemos:

$$C'e^{-rt} = \frac{K-y_t}{y_t} \quad (5.18)$$

Mas como,

$$y_{t+1} = \frac{K}{1 + C'e^{-r(t+1)}} = \frac{K}{1 + C'e^{-rt}e^{-r}}$$

$$y_{t+1} = \frac{K}{1 + \frac{C'e^{-rt}}{\lambda}} = \frac{\lambda K}{\lambda + C'e^{-rt}}$$

Substituindo $C'e^{-rt}$ por $(K-y_t)/y_t$ na última equação, encontramos

$$y_{t+1} = \frac{\lambda K}{\frac{\lambda y_t + K - y_t}{y_t}} = \frac{\lambda y_t}{\frac{\lambda y_t + K - y_t}{K}}$$

Desta última equação obtemos:

$$y_{t+1} = \frac{\lambda y_t}{1 + \frac{y_t(\lambda - 1)}{K}}$$

Fazendo $a=(\lambda-1)/K$, obtemos a equação desejada, de uma forma discreta da equação logística:

$$y_{t+1} = \frac{\lambda y_t}{1 + a y_t} \quad (5.19)$$

Esta equação é conhecida pela equação de [Beverton-Holt](#) e é usada na investigação relacionada com recursos piscícolas.

Com o aumento de y , a expressão $((\lambda-1)/K)y_t$ converge para $\lambda-1$, o denominador tende para $1+\lambda-1=\lambda$, pelo que passa a ocorrer $y_{t+1}=y_t$ e o equilíbrio é alcançado em K .

Na figura 5.12, comparo os comportamentos das formas contínua e discreta da logística.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

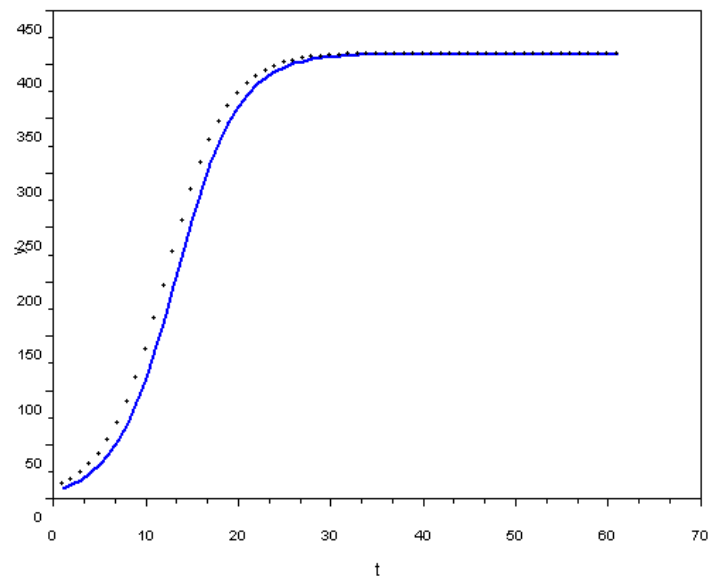


Figura 5.12. Comparação entre os valores dados pela forma contínua explícita da curva logística (equação (5.12) e forma discreta (equação (5.19)). Os parâmetros usados foram: $y_0=10$, $K=409,7$, $r=0,3$.

Hassel (1975) modificou a equação (5.19) do seguinte modo:

$$y_{t+1} = \frac{\lambda y_t}{(1 + a y_t)^b} \quad (5.20)$$

O expoente b confere uma maior diversidade de comportamentos à equação.

Também trabalhando na área dos recursos pesqueiros, Ricker (1954) introduziu uma equação de crescimento superiormente limitado. Na sua equação, $F(y)$ (equação (5.9)) passa a ser o expoente de uma exponencial que multiplica y_t para se obter y_{t+1} :

$$y_{t+1} = y_t e^{r_0} \quad (5.21)$$

em que $r_0 = r(1 - y_t/K) = F(y)$.

Uma maneira imediata de obter y_{t+1} é adicionando y' a y_t :

$$y_{t+1} = y_t + r y_t \left(1 - \frac{y_t}{K}\right) \quad (5.22)$$

$$y_{t+1} = y_t \left(1 + r \left(1 - \frac{y_t}{K}\right)\right)$$

Para se atingir o equilíbrio é necessário que $1 + r(1 - y_t/K) = 1$, isto implica $(1 - y_t/K) = 0$, o que ocorre quando $y_t = K$.

Nesta equação, o número de nascimentos per capita decresce linearmente com y_t .

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

$$\frac{y_{t+1}}{y_t} = (1 + r) - \frac{r}{k} y_t \quad (5.23)$$

Na equação (5.22) se fizermos;

$$x_t \equiv \frac{r}{(1+r)k} y_t$$

$$\mu \equiv 1+r$$

Podemos agora substituir a equação (5.22) pela seguinte

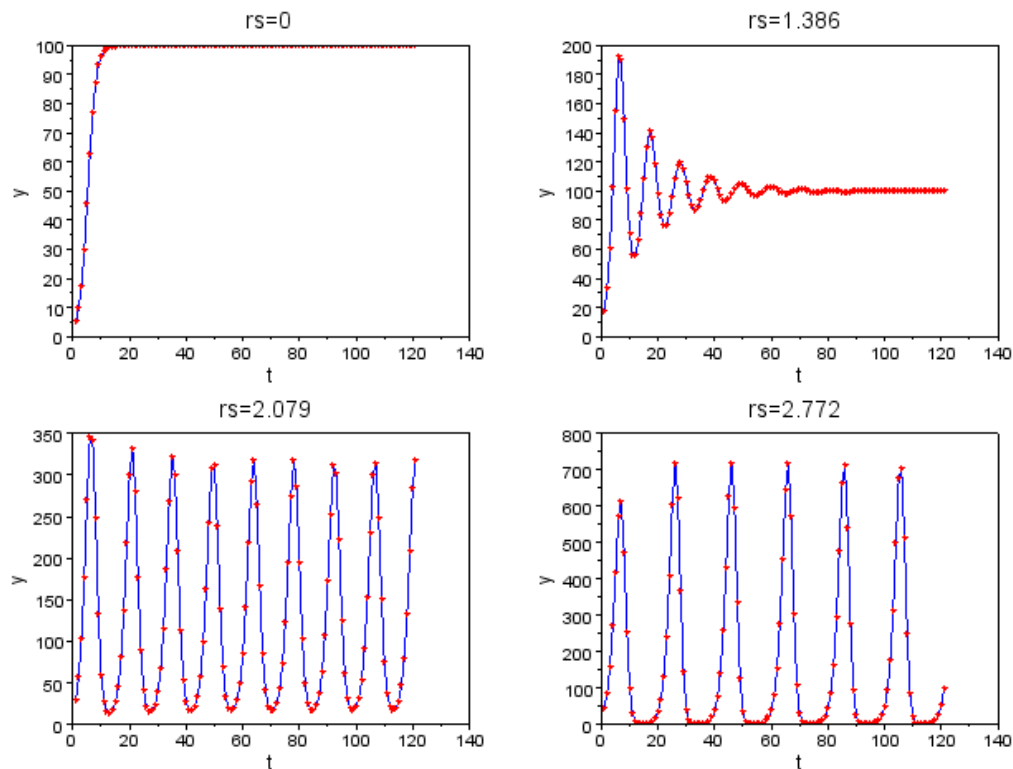
$$x_{t+1} = \mu x_t (1 - x_t) \quad (5.24)$$

da preferência dos matemáticos, ao analisarem a logística discreta.

A equação (5.22) tem uma diversidade variada de comportamentos, condicionados pelo valor de r (May, 1975), que serão analisados.

Vamos utilizar a equação de Beverton-Holt (5.19) para ilustrar dinâmicas logísticas com desfasamento (secção 5.5).

Consideremos a seguinte dinâmica logística: $K=100$; $y_0=5$; $r=0.6931472$; $\lambda=2$; $a=0,01$. Recorremos a quatro valores para s : $s=0$ (sem desfasamento); $s=2$; $s=3$; $s=4$. Utilizámos cinco valores iniciais de y , obtidos com a equação (5.12). As simulações inserem-se na figura 5.13. Podemos caracterizá-las de acordo com o quadro 5.1.



5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Figura 5.13. Quatro situações da dinâmica da logística com desfasamento. Para informação completa consultar o texto

Quadro 5.1. Caracterização das dinâmicas logísticas da figura 5.12.

rs	Valor máximo	Valor mínimo	Amplitude de variação	Periodicidade
1,386	192,94	17,39	178,55	0
2,079	346,33	13,37	332,96	14
2,772	718,94	0,98	717,96	20

O aumento do produto rs , incrementa a amplitude e a periodicidade (número de unidades de tempo entre dois valores iguais). O aumento da amplitude causa a ocorrência de valores mínimos cada vez menores e, eventualmente, a população pode reduzir-se a zero e extinguir-se.

5.8 Análise da Equação Logística Discreta

Na forma discreta da logística, a equação que relaciona dois desvios consecutivos em relação ao equilíbrio, não é uma exponencial como para a logística contínua (equação (5.14)) mas uma progressão geométrica:

$$x_{t+1} = \lambda x_t \quad (5.25)$$

O valor de λ é igualmente dado pela equação (5.15), mas pelo que já sabemos da progressão geométrica, a condição de equilíbrio passa a ser módulo de λ menor do que 1 (equação (4.7)):

$$|\lambda| = |df(\hat{y})/dy| < 1 \quad (5.26)$$

A análise da equação logística discreta é uma outra aplicação dos procedimentos e resultados abordados na subsecção 4.2.3. Como já dissemos iremos aqui considerar a análise da equação (5.22).

Na figura 4.12 apresentámos quatro diagramas em teia, que evidenciavam várias formas do gráfico da curva recursiva, e associadas a elas situações de estabilidade dos equilíbrios também distintos. A equação (4.7) permite-nos sustentar que as alterações da qualidade do equilíbrio devem ser condicionadas pelo ângulo que a **curva recursiva** forma com a **linha** $y_{t+1}=y_t$. É isto que acontece, de acordo com a figura 5.14. Num nó repulsor, uma pequena perturbação do sistema no equilíbrio, faz com ele se afaste do ponto fixo onde estava. Num nó atractor, na mesma situação, volta ao equilíbrio. Analogamente, a convergência e divergência referem-se ao ponto de equilíbrio, após uma perturbação.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

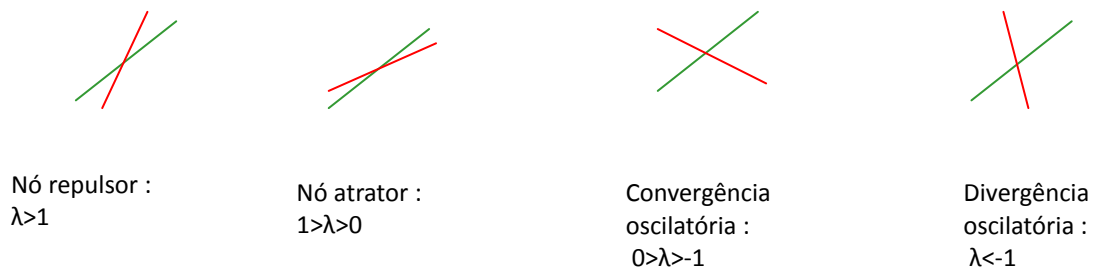


Figura 5.14. Interseções da curva recursiva (vermelho) com a linha $y_{t+1}=y_t$, λ e qualidade dos equilíbrios associados

A equação (5.22) apresenta vários tipos de equilíbrio, conforme o valor que r tem, como se ilustra na figura 5.15. Nesta figura verifica-se que a forma da curva da equação é alterada pela variação de r . Dos valores mais pequenos para os maiores, a curva cria uma saliência cada vez mais pronunciada à direita do ponto de equilíbrio e o ângulo da sua interseção com a reta $y_{t+1}=y_t$ também varia. Destes fatos decorrem comportamentos diferentes das séries temporais. Na figura caracterizam-se quatro deles.

May (1981:17), um fecundo pioneiro nesta área de investigação, caracteriza assim a influência de r na dinâmica da equação (5.22):

$2 > r > 0$ ponto de equilíbrio estável

$2,449 > r > 2$ ciclo estável de 2 períodos (2^1)

$2,544 > r > 2,449$ ciclo estável de 4 períodos (2^2)

$2,564 > r > 2,544$ ciclo estável de 8 períodos (2^3)

$2,570 > r > 2,564$ ciclo estável de 16, 32, 64,...períodos

$r > 2,570$ ciclos de período variável e dependencia às condições iniciais (caos)

Uma estimativa mais precisa do valor de r_∞ a partir do qual surge o caos é 2,5699456. A obtenção por via analítica destes limites dos ciclos da logística discreta é ilustrada, por exemplo, em Brauer e Castillo-Chávez (2001:64-68)

O que se verifica é uma alteração da qualidade do ponto de equilíbrio desencadeada pela variação de um parâmetro da equação, neste caso r . Esta ocorrência chama-se **bifurcação** e é representada em gráficos ou diagramas de bifurcação, onde até a emergência do comportamento caótico, de cada ponto do ciclo emergem dois ramos em forquilha que vão originar ciclicidade de periodicidade dupla da anterior. Num diagrama de bifurcação, toda a possível sequência de gráficos da figura 5.15 é sintetizada numa só imagem. É pois um instrumento rico de informação acerca das dinâmicas potenciais de um modelo discreto. Antes de apresentar um diagrama de bifurcação completo da equação (5.22), esquematizo estes conceitos na figura 5.16. Na figura 5.17 apresenta-se um diagrama de bifurcação da equação em análise.

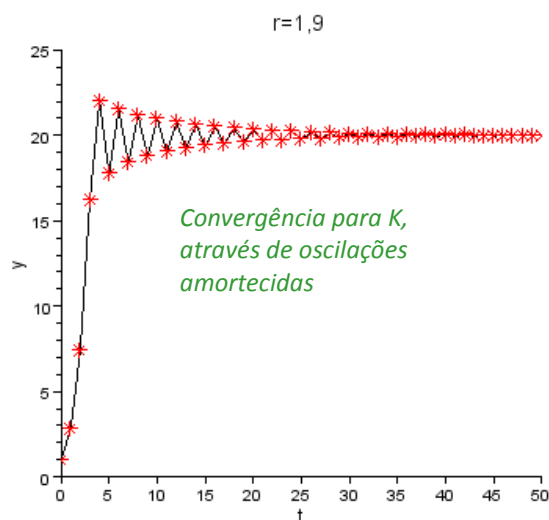
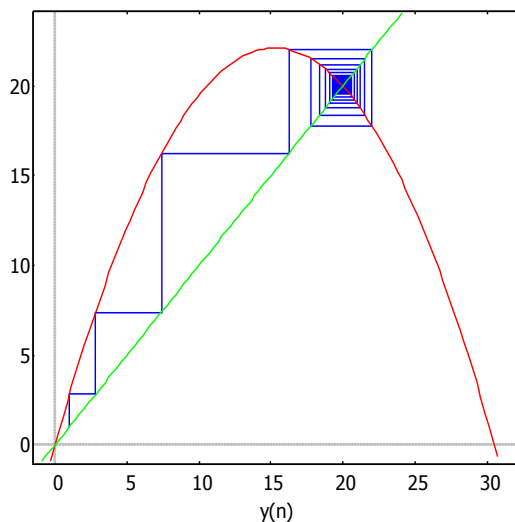
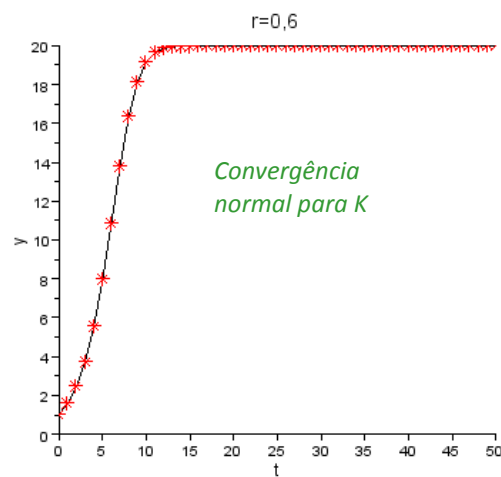
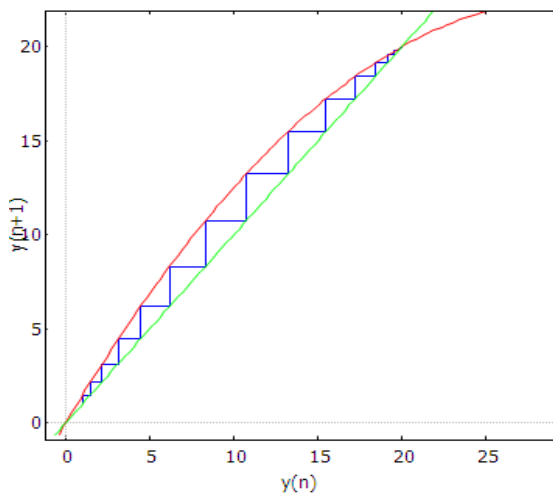
Qualquer equação discreta em que a variação de um parâmetro faça emergir uma saliência na curva da equação recursiva exibe bifurcações e caos. Este comportamento não é pois exclusivo da equação logística discreta. A emergência de caos ilustra a possibilidade de ocorrerem comportamentos complexos em modelos determinísticos. Uma leitura esclarecedora sobre este tema é May e Oster (1976).

Na figura 5.17, destaca-se o seguinte:

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

- A população aniquila-se ($y=0$) quando se atinge $r=3$. Grande rapidez de crescimento não é neste contexto vantajoso.
- O diagrama de bifurcação depois de entrar no comportamento caótico, apresenta listas verticais com menor densidade de pontos – as chamadas **janelas periódicas** – onde emerge comportamento cíclico, a partir do qual se originam outra vez bifurcações e subsequente caos. Vejamos com mais pormenor.

Na figura 5.18, insiro uma ampliação da figura 5.17, para valores de r de 2,7 a 2,9. Detetam-se duas janelas periódicas bem evidentes. Na da esquerda, mais estreita, ocorrem ciclos de 5 períodos que logo a seguir se bifurcam. Na janela mais larga, a da direita, ocorrem ciclos de 3 períodos que depois se abrem em bifurcações e subsequente caos.



5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

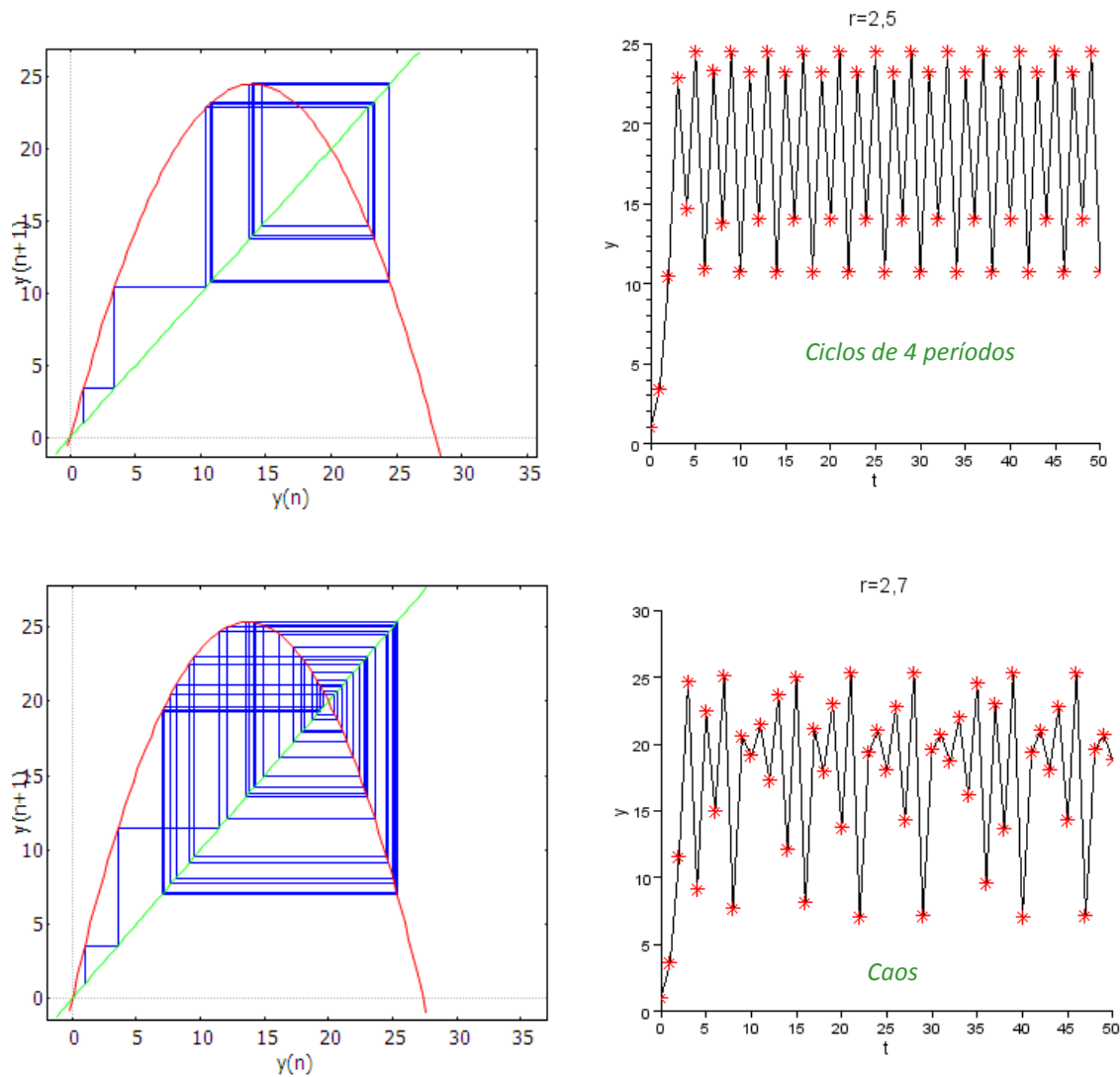


Figura 5.15. Gráficos de teia e das respectivas séries temporais da equação $y_{t+1} = y_t(1 + r(1 - y_t/20))$, com valores de r iguais a 0,6, 1,9, 2,5, 2,7, que originam dinâmicas diversas, caracterizadas no espaço dos gráficos. $K=20$ e $y_0=1$. Gráficos de degraus obtidos no wxMaxima e séries temporais no Scilab

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

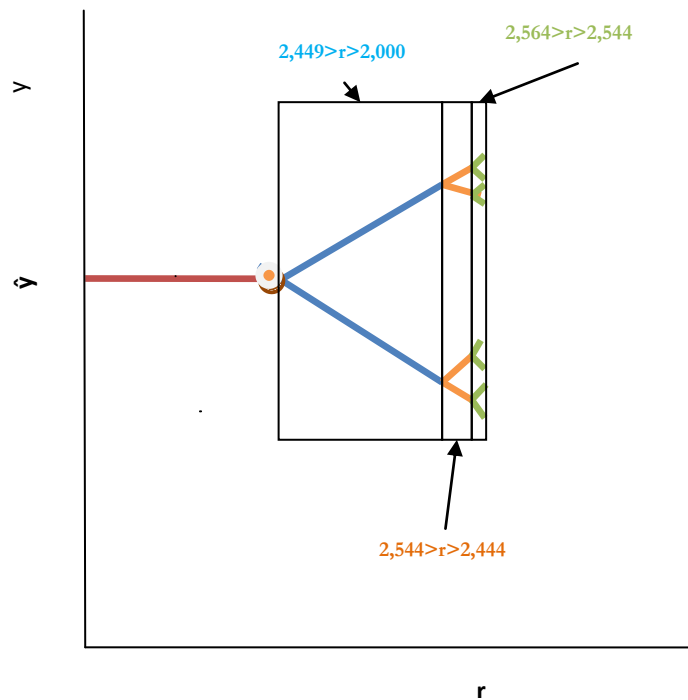


Figura 5.16. Esquematização da fase inicial do diagrama de bifurcação da equação (5.22)

A bifurcação explanada é dita **em forquilha**. Existem outros tipos de bifurcação, e tanto podem ocorrer em equações discretas como em EDO, e nos seus sistemas de equações. Voltaremos a este assunto mais adiante.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

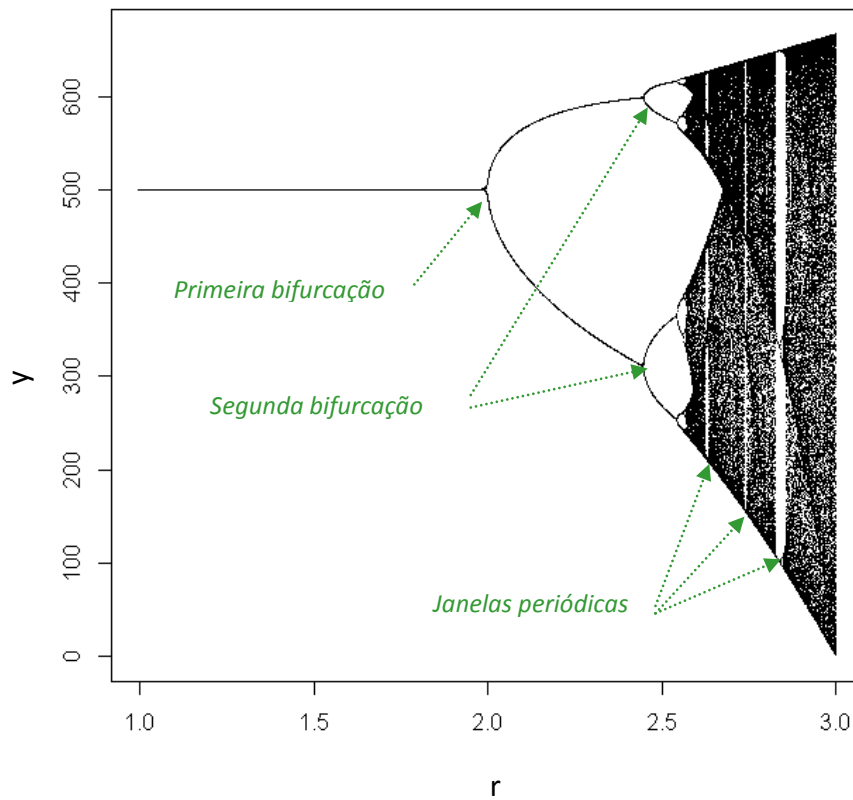


Figura 5.17. Diagrama de bifurcação da equação (5.22). Para mais informação ver o texto

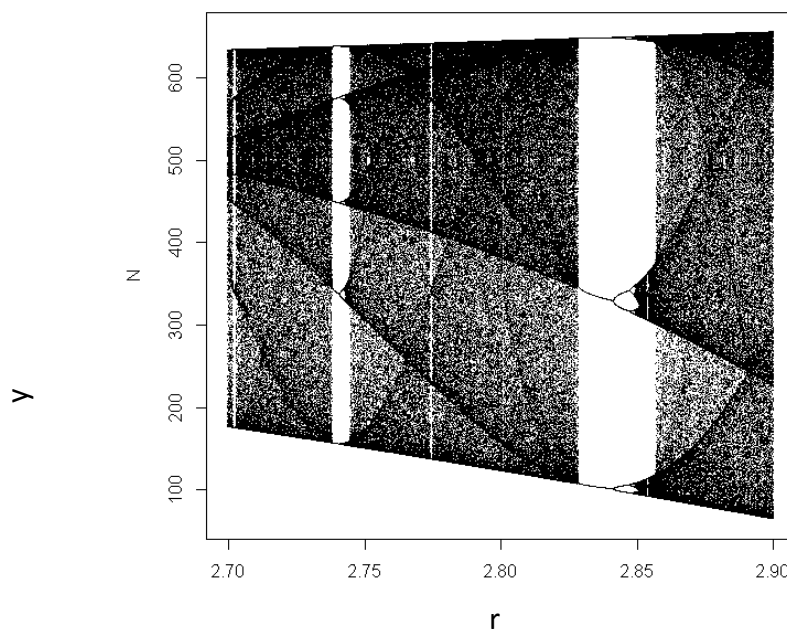


Figura 5.18. Ampliação do diagrama de bifurcação da figura 4.18, na região $2.7 \leq r \leq 2.9$. Para mais informação ver o texto

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Ilustremos a sensibilidade do caos às condições iniciais. Na figura 5.19, insiro duas projeções de uma população com $r=3$. A primeira (linha preta) começa no instante $t=0$, com o tamanho inicial $y_0=1$. Peço o valor de y_4 desta série temporal, ao Scilab, e ele dá-me 56.855015. Ora este valor tem menos casas decimais que o valor usado nos cálculos que o Scilab faz por isso é ligeiramente inferior ao da primeira projeção. A segunda projeção (linha vermelha) começa assim em $t=4$, com o valor inicial ligeiramente inferior ao da primeira projeção em $t=4$. Como se pode verificar, a partir de $t=25$, os tamanhos das populações passam a ser diferentes, confirmando-se a sensibilidade aos valores iniciais.

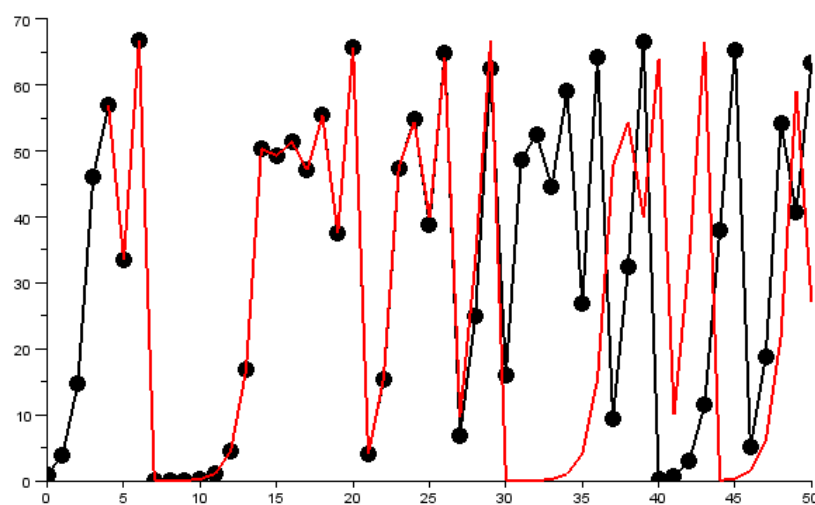


Figura 5.19. Ilustração da sensibilidade aos valores iniciais, do caos. Para mais detalhes ver o texto

Veja-se o contraste entre as figuras 5.9 e 5.19. Na primeira, situação não caótica, podemos fazer previsões a longo prazo sobre qualquer ponto inicial de trajetória, pois o destino é sempre o valor do equilíbrio estável K . Na figura 5.19, situação caótica, só podemos fazer previsões a curto prazo (o sistema é determinístico) mas não as obtemos para períodos de tempo dilatados. Verificámos que a não existência de periodicidade e sensibilidade às condições iniciais caracterizam o caos.

Existe um outro procedimento para detetar o caos.

Se existir, denomina-se *expoente de Lyapunov* em y_0 , num diagrama de bifurcação, ao limite seguinte (e.g., Kot, 2001:67; Hastings *et al*, 1993):

$$Li_{y_i} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n-1} \ln \left(\left| \frac{d}{dy} f(y_i) \right| \right) \quad (5.27)$$

A comparação desta equação com a equação (5.26) permite-nos concluir que os valores próprios estão envolvidos neste expoente, numa elaboração mais complexa que a até agora usada.

O expoente de Lyapunov deteta tanto o caos como a sensibilidade às condições iniciais. O expoente de Lyapunov mede a amplitude da divergência de duas projecções iniciadas em pontos próximos um do outro. Um seu valor positivo indica a ocorrência de caos. Aplicamos este

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

expoente à situação a que corresponde o diagrama de bifurcação da figura 5.17. O resultado é exibido na figura 5.20, onde também repetimos a figura 5.17 para mais fácil comparação.

Verifica-se uma clara coincidência dos diagnósticos proporcionados pelos dois gráficos. As áreas isentas de caos, incluindo as janelas periódicas, são assinaladas por valores negativos de Li , e a ocorrência de caos por valores positivos.

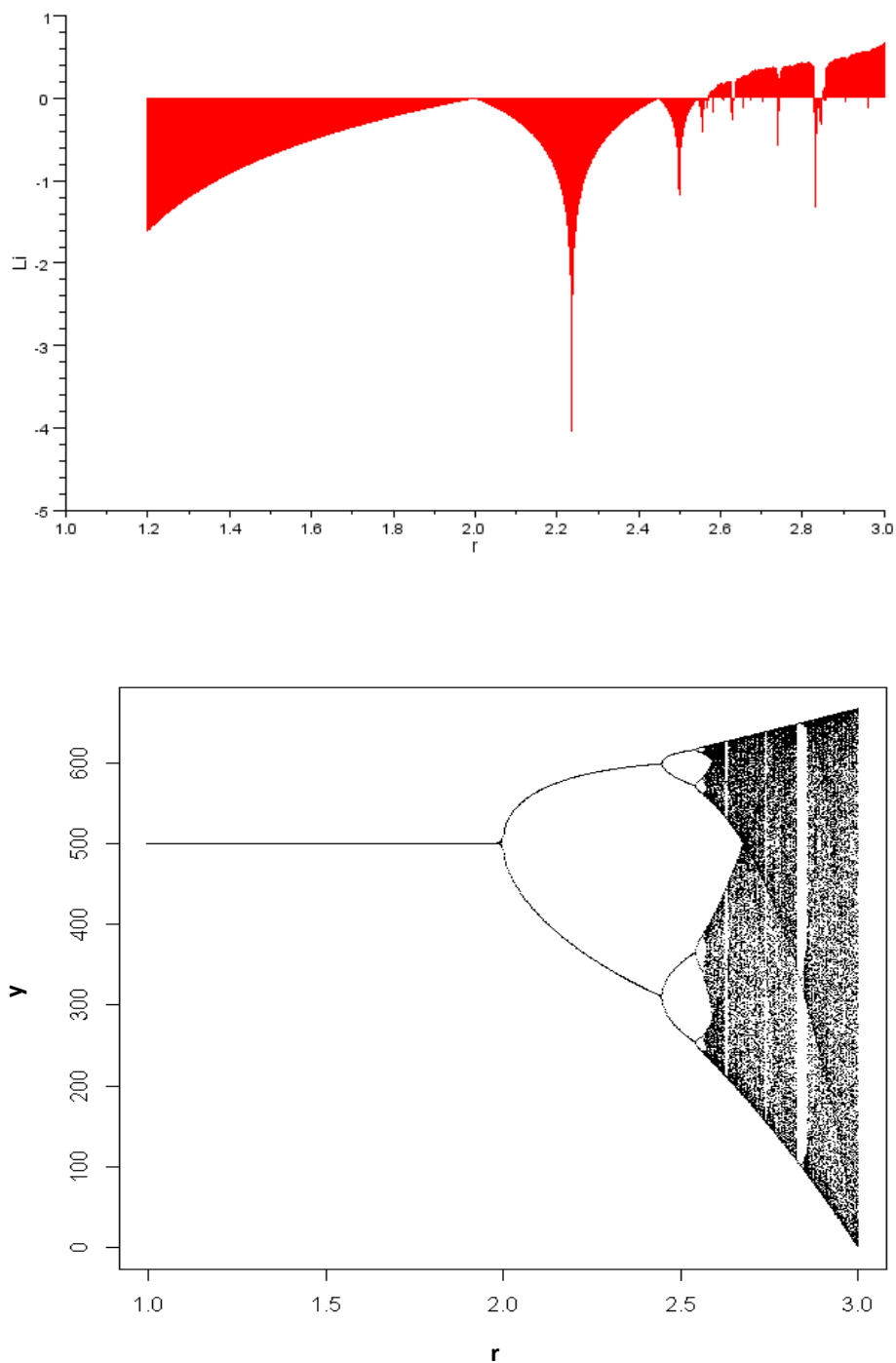


Figura 5.20. Gráficos dos expoentes de Lyapunov e diagrama de bifurcação da equação (5.22)

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

Assumimos que a variável y podia tomar qualquer valor e o processo era determinístico. Ora o número de indivíduos de uma população é um inteiro e a natureza é estocástica. Henson *et al.* (2001) introduziram estas modificações na modelação da logística e verificaram evidentes alterações no seu comportamento e o desaparecimento do caos. Não surpreende que comportamentos caóticos não sejam muito frequentes na natureza e que hoje o tema caos seja um assunto de interesse residual em ecologia.

Vou introduzir um simples exercício ilustrativo sobre este ponto, utilizando um programa que **só toma em consideração os valores inteiros de y** e simula a equação (5.22). Os parâmetros utilizados são: $y_0=1$, $K=50$ e $r=3$. O caos desaparece completamente, como se verifica na figura 5.21.

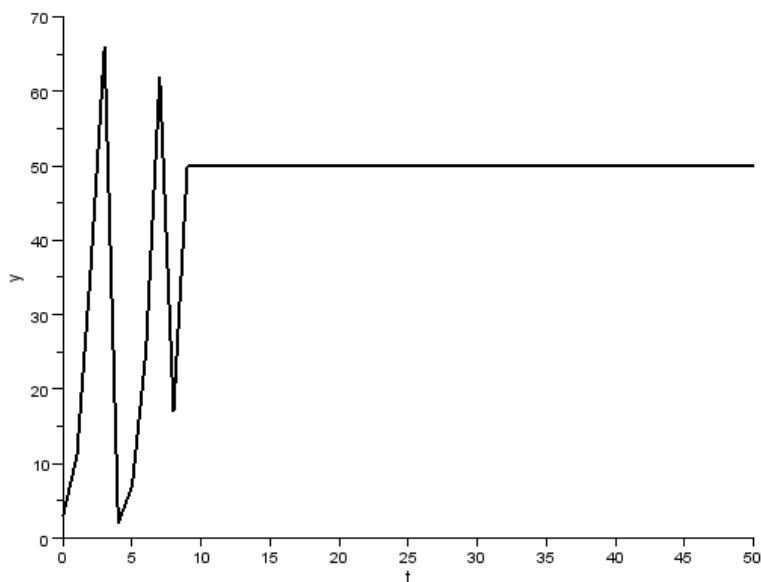


Figura 5.21. Simulações da equação (5.22) considerando só valores inteiros de y e tomando r igual a 3

5.9 Comentário Conclusivo

A curva logística pertence à “família” das curvas com dinâmica em forma de **S** (figura 5.12). Outras equações deste grupo são, por exemplo, as de Gompertz, Richard e von Bertalanffy. O crescimento biológico (indivíduos e populações isoladas) revela de facto o padrão de uma dinâmica em **S**, dita sigmóide, por isso todas estas curvas, na generalidade, melhor ou pior, conforme os dados utilizados, são capazes de reproduzir o crescimento biológico, isto é, revelam robustez.

Não surpreende que desde a redescoberta da equação logística por Pearl e os seus colaboradores, na primeira metade do século XX, ela tenha sido inúmeras vezes aplicada na modelação biológica e ecológica (facilmente confirmável com uma procura na internet), ao mesmo tempo que, por outro lado, vários autores evidenciavam o pouco realismo dos seus

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

pressupostos. No entanto, a sua simplicidade e facilidade de análise matemática sobrepunham-se a estas críticas. Ainda nos anos trinta do século passado, Winsor(1932) revelou que a equação de Gompertz podia ser adotada como curva de crescimento, mas a maior simplicidade de dedução da equação logística levou a que fosse preferida e tivesse adquirido a hegemonia que se conhece (Kinsgland, 1985:94). Neste seu artigo, Winsor admite que Wright, em 1926, numa recensão publicada no *Journal of the American Statistical Association* (nº 21, página 424) tenha sido o primeiro a sugerir o uso da equação de Gompertz como uma curva de crescimento, o que veio a acontecer dois anos depois, aplicada ao crescimento do peso de gado (Davidson, 1928).

As principais críticas à equação logística (e.g., Turchin, 2003,:48:51) incidem sobre a dinâmica linear do seu crescimento per capita (figura 5.3) e a sua falta de flexibilidade, cuja correção foi tentada introduzindo-se a equação teta-logística, abordada na secção 5.6. Este autor manifesta o seu espanto pelo fato da equação logística estar presente em todos os livros de texto de ecologia (p.49). Outro ecologista de renome, May (1981:7), diz simplesmente que a equação logística não deve ser tomada a sério (*is not to be taken seriously*).

O exposto conduz-nos a admitir que a adequação de uma equação à simulação do crescimento biológico não se pode circunscrever só à análise estatística do ajustamento obtido, numa dada situação. O critério para avaliar a elegibilidade de uma equação para curva única do crescimento biológico e ecológico deve ser mais amplo e ter em consideração:

- A verosimilhança dos pressupostos da equação
- A sua coerência com outros aspetos teóricos, biológicos e ecológicos
- A sua capacidade em permitir modelar situações observadas, quando inserida em modelos de âmbito de aplicação mais vasto

No capítulo seguinte vou introduzir a curva da Gompertz e a finalizá-lo voltarei ao tema desta secção, aprofundando-o e ilustrando a sua aplicação a esta equação.

5.10 Bibliografia

- Banks, R. B., 1994. *Growth and Diffusion Phenomena. Mathematical Frameworks and Applications*. Springer-Verlag, New York.
- Barreto, L. S., 1980. *Ecologia das Populações*. Instituto Superior de Agronomia. Texto didático.
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. "e-book". Edição do autor, Costa de Caparica.
- Bolker, B. M., 2008. Notes on Chapter 3 - Ecological Models and Data. <http://emdbolker.wikidot.com/chapter3>.
- Clark, F., B. W. Brook, S. Delean, H. R. Akçakaya e C. J. A. Bradshaw, 2010. The Theta-logistic is Unreliable for Modeling Most Census Data. *Methods in Ecology & Evolution*. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00029.x.
- Cunningham, W. J., 1954. A Non-linear Differential-difference Equation for Growth. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 40:708-713.
- Davidson, F. A., 1928. *Growth and Senescence in Purebred Jersey Cows*. Univ. of Ill. Agr. Exp. Sta. Bull., No. 302, 192-199.
- Deléage, J-P., 1993. *História da Ecologia. Uma Ciência do Homem e da Natureza*. Publicações D. Quixote, Lisboa.
- Edelstein-Keshet, L., 2005. *Mathematical Models in Biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia.
- Hassel, M. P., 1975. Density-dependence in Single-species Populations. *Journal of Animal Ecology*, 44:283-295.
- Hasting, A., 1997. *Population Ecology. Concepts and Models*. Springer, Berlin.
- Hasting, A., C. L. Hom, S. Ellner, P. Turchin, H. C. J., 1993. Chaos in Ecology: is Mother Nature an Strange Attractor? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24:1-33.

5 Crescimento Dependente da Densidade I: Equação Logística

- Henson, S. M., R. F. Constantino, J. M. Cushing, R. A. Descharnais, B. Dennis e A. A. King, 2001. Lattice Effects Observed in Chaotic Dynamics of Experimental Populations. *Science*, 294:602-605.
- Hutchinson, G. E., 1948. Circular Cause Systems in Ecology. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 50:221-246.
- Hutchinson, G. E., 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Kingsland, S. E., 1985. *Modelling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lack, D., 1967. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- May, R. M., 1975. Biological Populations Obeying Difference Equations: Stable Points, Stable Cycles and Chaos. *J. Theoret. Biol.*, 49:511-524.
- May, R. M., 1981. Models for Single Populations. Em Robert M. May, compilador, *Theoretical Ecology. Principles and Applications*, Second Edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford, páginas 5-29.
- May, R. M. e G. F. Oster, 1976. Bifurcation and Dynamic Complexity in Simple Ecological Models. *American Naturalist*, 110:573-599.,
- Otto, S. P. e T. Day, 2007. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Pella, J.J. and P.K. Tomlinson, 1969. A generalized stock production model. Inter-American Tropical Tuna Commission, *Bulletin* 13(3):419-496.
- Ricker, W. E., 1954. Stock and Recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11: 559-623.
- Ross, J. V., 2009. A note on density dependence in population models. *Ecological Modelling*, Volume 220(23):3472–3474.
- Scudo, F. M. e J. R. Ziegler, 1978. *The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940*. Springer-Verlag, Berlin.
- Stevens, M. H., 2009. *A Primer of Ecology with R*. Springer, Berlin.
- Turchin, P., 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- Vandermeer, J. H. e D. E. Goldberg, 2003. *Population Ecology. First Principles*. Princeton University Press, Princeton.
- Winsor, C. P., 1932. The Gompertz Curve as a Growth Curve. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 18:1-8.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.1 Introdução



BENJAMIN GOMPERTZ

Dadas as assinaladas limitações da equação logística, neste capítulo, vou introduzir a equação de Gompertz (desde agora **EGZ**), para modelar o crescimento tanto de indivíduos como de populações. Vou abordá-la seguindo o esquema do capítulo anterior e submetê-la aos critérios de avaliação nomeados na secção 5.9. Antes de prosseguir, dada a vasta utilização que é feita desta equação, justifica-se enquadrá-la adequadamente, mesmo em termos sucintos.

Benjamin Gompertz (1779-1865) era um britânico especialista em cálculo atuarial (conexo à atividade seguradora), preocupado com a sobrevivência dos indivíduos. O seu estudo dos dados demográficos da Inglaterra e outros países europeus conduziram-no a estabelecer uma equação que se aceita ser não só um notável melhoramento relativamente às equações afins então existentes, mas também marcar o início de uma nova era para o estudo das tabelas de vida (Gompertz, 1825).

Gompertz não era um bom comunicador nem um divulgador acessível dos seus resultados, por isso o impacto imediato deles foi restrito, sendo a sua relevância só foi reconhecida pelos mais notáveis matemáticos seus contemporâneos (Hooker, 1965). Nesta referência, os mais interessados podem encontrar um esboço biográfico de qualidade, sobre Gompertz, e a lista dos seus trabalhos.

Só a partir dos anos trinta do século passado (ver secção 5.9), a EGZ passou a ser utilizada com crescente êxito para reproduzir a dinâmica de sistemas em várias áreas de estudo, (astrofísica, biologia, biomedicina, cosmologia, ecologia, economia) a ponto de em alguma literatura ser simplesmente nomeada como “lei da natureza” (Lauro, Martino, Siena e Giorno, 2010). A sua larga aplicabilidade e a ubiquidade da estrutura logarítmica que lhe está subjacente levaram vários autores a procurar justificações e provas, sob várias perspetivas, de cariz mais básico e larga generalidade (sinergismo e sistemas saturados, senescência em hierarquias biológicas, cinética celular, entropia), para a dinâmica gompertziana, que é caracterizada por uma evolução autocontrolada, condicionada pela variação da densidade. Uma panorâmica destes esforços, e referências bibliográficas atinentes, podem ser encontradas em Bajzer, Vuk-Pavlovic e Huzak (1997). Antes de prosseguir, vou mencionar uma interessante perspectiva da EGZ, elaborada por quatro matemáticos italianos.

Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010), atendendo à vasta aplicabilidade da EGZ e à estocacidade inerente aos fenómenos naturais e sociais, conjecturaram que isto só seria possível se a EGZ fosse um descritor adequado do comportamento médio destes sistemas estocásticos, o que provam neste seu artigo. Resumo, esquematicamente, o ponto de partida e os resultados demonstrados por estes autores, na figura 6.1.

Passo agora a abordar a EGZ sob a perspetiva da ecologia das populações.

Gravura de Benjamin Gompertz obtida na internet.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

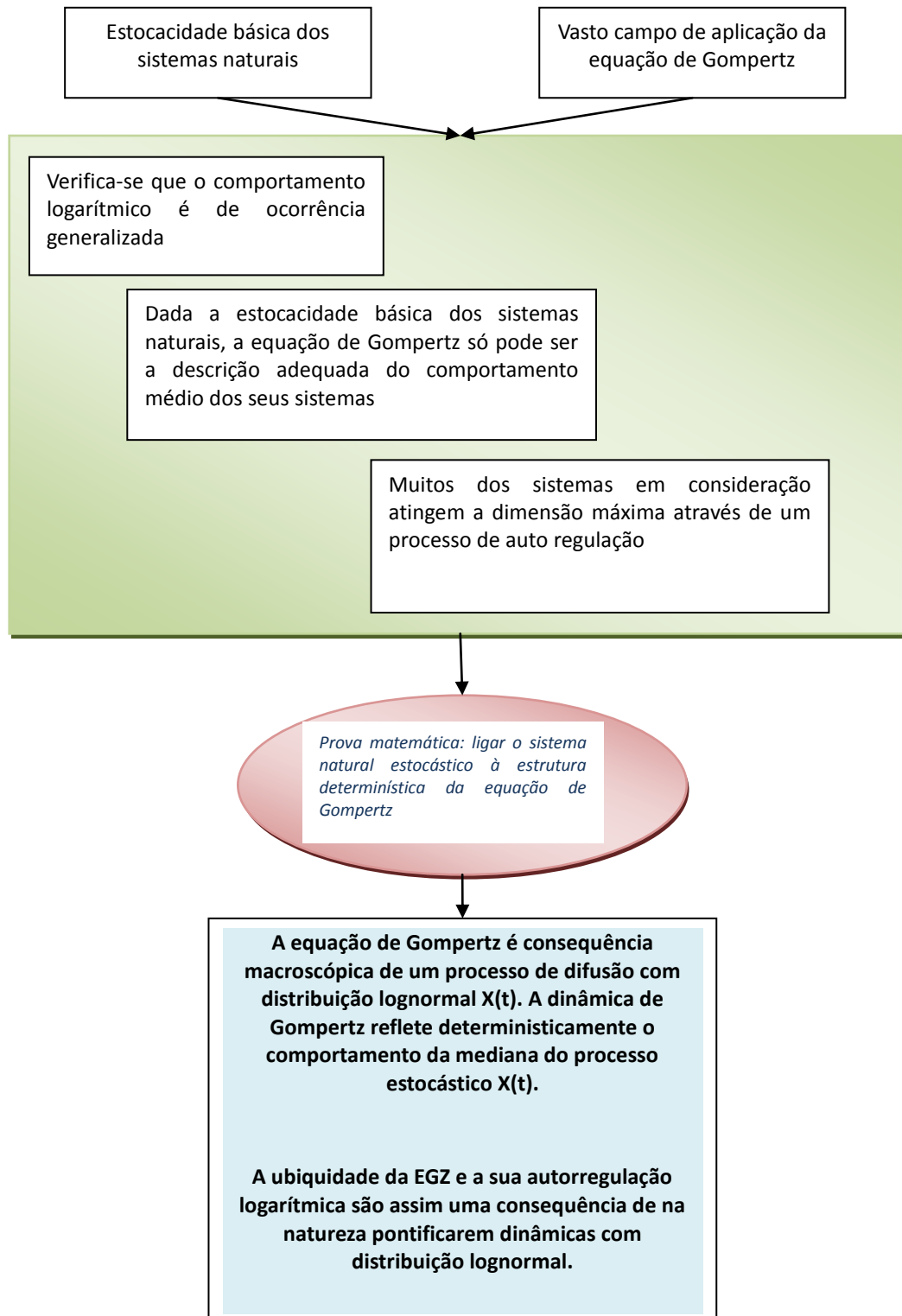


Figura 6.1. Descrição diagramática muito concisa do artigo de Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010)

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.2 Pressupostos

Dado o exposto na Introdução, os pressupostos apresentados são circunscritos exclusivamente à modelação de populações. Começamos por ignorar os resultados do artigo de Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010) e de outros autores, sustentando a adequação da EGZ para simular o crescimento biológico. Esta posição permite-nos escrever:

- A1.** Não existe migração, por isso a variação da população é só devida a nascimentos e mortes de indivíduos que são todos idênticos.
- A2.** Os recursos de que as populações carecem para se manterem e crescerem são limitados pelo que população é afetada pela sua densidade. O efeito da densidade traduz-se em as **taxas de mortalidade e natalidade variarem com o logaritmo da densidade**.
- A3.** A resposta da natalidade e mortalidade à densidade da população é instantânea.
- A4.** A probabilidade de acasalamento não depende da densidade.
- A3.** O crescimento é contínuo.
- A5.** A distribuição etária é estável.
- A6.** O ambiente é constante.

É nesta perspetiva que apresentamos as deduções da secção 6.3.

No entanto, se aceitarmos os resultados de Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010), podemos estabelecer as duas seguintes premissas:

- P1.** O estudo dos sistemas naturais, em vários domínios científicos, evidencia que são estocásticos, e revelam dinâmicas com distribuição lognormal.
- P2.** Com é possível provar, a dinâmica de Gompertz reflete deterministicamente o comportamento da mediana destes processos estocásticos.

Para concluir:

C. Sendo organismos e populações sistemas naturais estocásticos, é altamente provável que a sua dinâmica possa ser modelada corretamente pela EGZ.

6.3 Modelo

Nós entendemos que a equação de Gompertz se aplica tanto ao crescimento de organismos como populações. Isto requer a apresentação de duas deduções desta equação, uma a partir de conjecturas relacionadas com a dinâmica das populações, outra alicerçada em conceções sobre o desenvolvimento de organismos. Começamos pelo crescimento de populações.

6.3.1 A Dinâmica de Gompertz das Populações

Continuemos a aceitar que a densidade afeta a natalidade e a mortalidade das populações, como afirmamos na secção 5.3. Atentemos também ao facto que desde o último quartel do século XIX, na esteira das anotações pioneiras de Galton (1879) e McAllister (1879), vários autores registam a ubiquidade da distribuição lognormal para descrever a estocacidade de fenómenos naturais e sociais.

Nesta conjectura, a mortalidade e a natalidade não são simplesmente afetadas pela densidade da população, mas sim pelo seu logaritmo (ver figura 6.2).

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

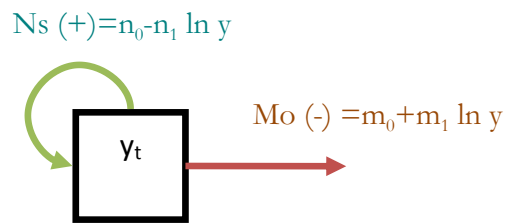


Figura 6.2. Fluxograma do crescimento da população segundo o modelo de Gompertz

Utilizando um desenvolvimento formalmente idêntico ao da secção 5.3 para a logística temos:

$$\frac{dy}{dt} = (n - m)y \quad (6.1)$$

onde

$$n = n_0 - n_1 \ln y \quad (6.2)$$

$$m = m_0 + m_1 \ln y \quad (6.3)$$

Pelo que

$$\frac{dy}{dt} = (n_0 - n_1 \ln y)y - (m_0 + m_1 \ln y)y \quad (6.4)$$

Quando a população atinge o seu tamanho máximo $dy/dt=0$. Mais uma vez anotamos que isto implica $n_0 - n_1 \ln y_f = m_0 + m_1 \ln y_f$, pelo que podemos escrever:

$$\ln y_f = \frac{n_0 - m_0}{n_1 + m_1} \quad (6.5)$$

Da equação (6.4) obtém-se:

$$\frac{dy}{dt} = (n_0 - m_0)y - y(n_1 + m_1) \ln y \quad (6.6)$$

$$\frac{dy}{dt} = (n_0 - m_0)y \left(1 - \frac{n_1 + m_1}{n_0 - m_0} \ln y\right) \quad (6.7)$$

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Aplicando a equação (6.5) encontra-se

$$\frac{dy}{dt} = (n_0 - m_0)y \left(1 - \frac{\ln y}{\ln y_f}\right) \quad (6.8)$$

Faça-se

$$c = \frac{n_0 - m_0}{\ln y_f} \quad (6.9)$$

Para obtermos a forma diferencial da EGZ:

$$\frac{dy}{dt} = cy(\ln y_f - \ln y) \quad (6.10)$$

Vamos também recorrer ao wxMaxima para resolver esta ED, o que é feito na Caixa 6.1.

Atendendo a que $\exp(\ln(x))=x$ e sendo $g=a^b$, $m^g=m^{ab}$, a última saída da Caixa 6.1 (%o3) permite-nos escrever a EGZ na forma mais adequada à utilização que dela vamos fazer:

$$y = y_f R^{\exp(-ct)} \quad (6.11)$$

como $R=y_0/y_f$, $y_f=y_0 R^{-1}$, pelo que também podemos escrever:

$$y = y_0 R^{(\exp(-ct)-1)} \quad (6.12)$$

onde $\exp$ refere-se à função exponencial ($\exp(x)=e^x$).

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.1. Integração da equação diferencial de Gompertz, no wxMaxima

```

1 Integração da equação diferencial de Gompertz
--> kill(all);
(%o0) done
1.1 Integrar com a condição inicial y=y0 em t=0
--> ode2('diff(y,t)=-c*y*log(y/K),y,t);
ic1(%,t=0,y=y0);

      log(log(y/K))
(%o1) ----- = t + %c
      c

      log(log(y/K))      log(log(y0/K)) - c t
(%o2) ----- = -----
      c                  c

1.2 Resolver em ordem a y
--> solve(%, [y]);
(%o3) [y = K %e-e-c t log(y0/K)]

```

Vou ilustrar a dedução acabada de fazer, com um gráfico. Admitamos a seguinte EGZ (*=sinal de multiplicar),

$$y = 2 * 0.1128^{(\exp(-0.059 * t) - 1)}$$

as duas seguintes equações para a natalidade e mortalidade

$$m = 0.9122425 + 0.9 * \ln(y)$$

$$n = 4.3625858 - 0.3 * \ln(y)$$

e a equação recursiva:

$$y_{t+1} = y_t + n_t - m_t$$

Utilizando estas equações obtivemos, no Scilab, os gráficos inseridos na figura 6.3. As pequenas discrepâncias iniciais, entre os valores dados pelos dois processos devem-se ao facto de ter usado uma equação discreta para simular um processo contínuo.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

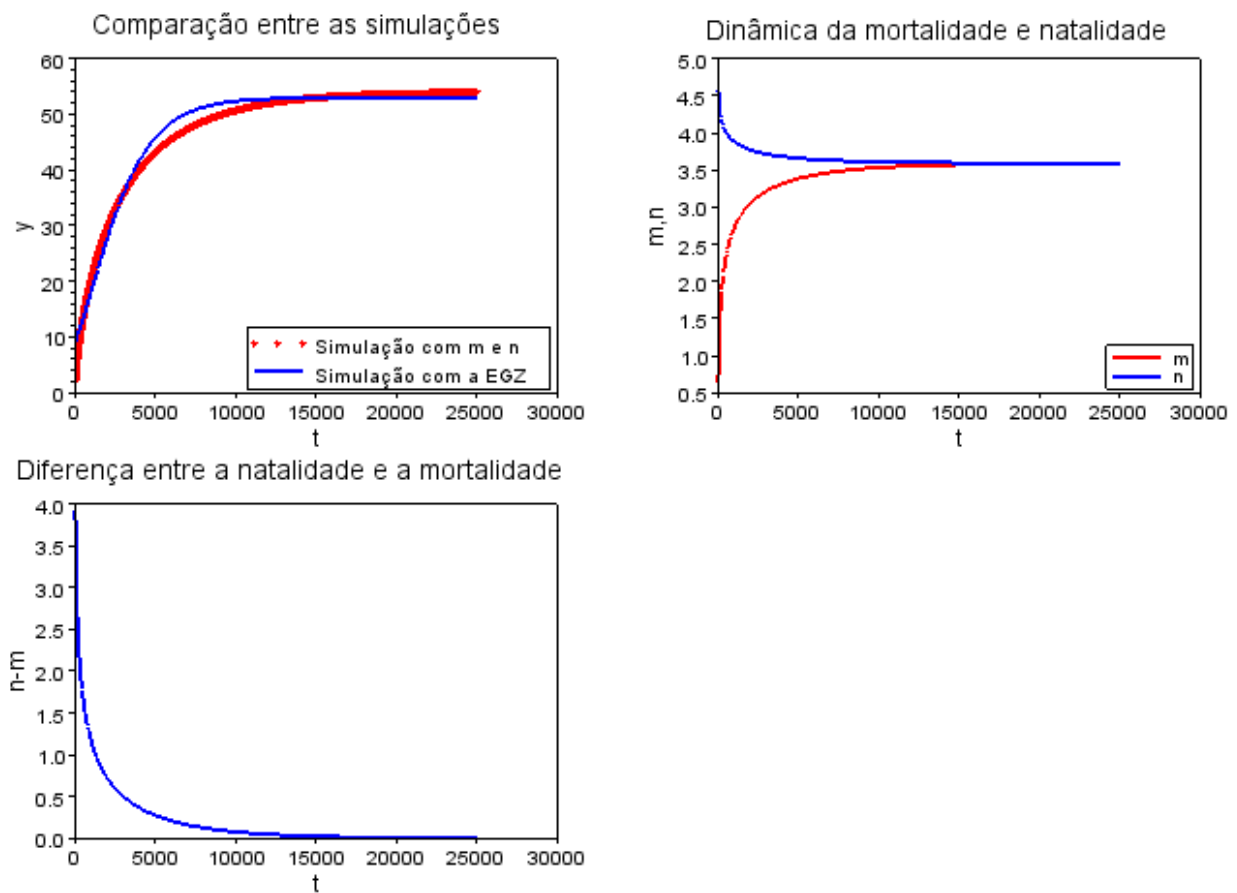


Figura 6.3. Aplicação da dedução baseada no efeito da densidade na natalidade e mortalidade. Para mais informação ver o texto

Na figura 6.4, insiro um exemplo de aplicação da EGZ ao nível da população.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

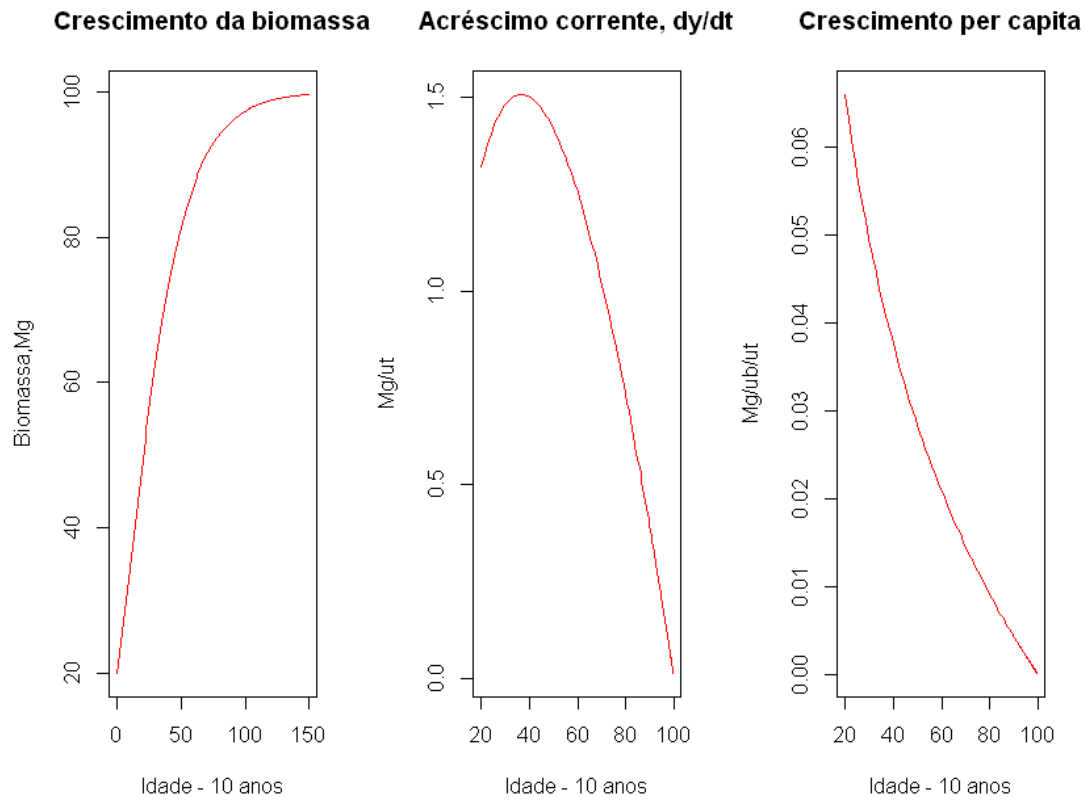


Figura 6.4. Exemplo de aplicação da EGZ. Simulação da biomassa total das árvores de um bosque de carvalho roble (*Quercus robur*) que aos 20 anos tem 20 megagramas (Mg). ub= unidade de biomassa; ut= unidade de tempo. Obtido no software R

6.3.2 A Perspetiva do Envelhecimento

Admitamos que os recursos disponíveis não restringem o crescimento de um organismo, e ele é proporcional ao tamanho do organismo. Esta presunção conduz-nos à equação diferencial da curva exponencial:

$$\frac{dy}{dt} = ry$$

Como hipótese complementar, conjecturamos que com o envelhecimento o organismo torna-se menos eficiente e isto traduz-se na degradação exponencial de r :

$$\frac{dr}{dt} = -cr \quad (6.13)$$

com a condição inicial ($t=0$) de ser $r=r_0$, a solução da eq. (6.13) é:

$$r=r_0 \exp(-ct) \quad (6.14)$$

Substituindo a eq. (6.14) na eq. (6.13), encontramos:

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

$$\frac{dy}{dy} = r_0 e^{-ct} y \quad (6.15)$$

Integrando o primeiro membro desta equação de $y(0)$ a y , e o segundo de 0 a t , temos:

$$\int_{y_0}^{y_f} \frac{dy}{y} = r_0 \int_0^t e^{-ct} dt \quad (6.16)$$

obtendo-se

$$\ln\left(\frac{y}{y_0}\right) = \frac{r_0}{c} (1 - e^{-ct}) \quad (6.17)$$

que conduz a

$$y = y_0 \exp(r_0(1 - \exp(-ct))/c) \quad (6.18)$$

Coerentemente, o limite da eq. (6.18) quando $c \rightarrow 0$, é uma equação exponencial:

$$y = y_0 \exp(r_0 t) \quad (6.19)$$

Dada a eq. (6.16) quando $t \rightarrow \infty$ obtém-se:

$$y_f = y_0 \exp(r_0/c) \quad (6.20)$$

Substituindo a eq. (6.19) na (6.18) obtém-se uma forma alternativa da EGP:

$$y = y_f \exp(-r_0/c \exp(-ct)) \quad (6.21)$$

Como $\exp(-r_0/c) = 1/\exp(r_0/c) = y_0/(y_0 \exp(r_0/c)) = y_0/y_f = R$, temos a equação:

$$y = y_f R^{\exp(-ct)} \quad (6.22)$$

É pois lícito admitir-se que tanto os organismos como as populações podem crescer de acordo com a EGZ.

Para pequenos valores de t (crescimento inicial) $\exp(-ct) \approx 1 - ct$, donde $1 - \exp(-ct) = ct$. Isto implica o crescimento exponencial e conduz a:

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

$$y = y_0 \exp(-r_0/c) \quad (6.23)$$

Se fizermos $a = -\ln R$ e $b = e^{-c}$ obtêm-se uma forma contínua alternativa da EGP:

$$y_t = y_f \exp(-a b^t) \quad (6.24)$$

Lembremos a definição de variáveis introduzida no capítulo 2. $EL=0$ implica $R=1$; $EL<0$ implica $R>1$ (a VESP decresce com a idade); $EL>0$ implica $R<1$ (a VESP cresce com a idade). Em todos os ajustamentos que fizemos de dados biológicos e encontramos na literatura verificámos $0 < c < 1$. Em certos contextos, em que se abordam variáveis específicas, é pois mais conveniente escrever:

$$y_{i,j} = y_{i,j,f} R_i^{\exp(-ct)} \quad (6.25a)$$

$$y_{i,j} = y_{i,j,0} R_i^{(\exp(-ct)-1)} \quad (6.25b)$$

R_i e c são números reais positivos, constantes para cada espécie.

Faça-se $a = -\ln R$ e $b = e^{-c}$. É possível escrever uma outra forma contínua da EGP, a saber:

$$y_t = y_f \exp(-ab^t) \quad (6.26)$$

Como se disse na Introdução, vários autores propuseram outras deduções e justificações para a prevalência da EGZ, no âmbito estritamente biológico. Por exemplo, Ling e He (1993) usaram um argumento assente na entropia para provar que a EGZ era preferível às equações logística e de von Bertalanffy. Bajzer e Vuk-Pavlovic (2000) assentam a sua dedução no simples fato de os sistemas biológicos serem formados por células que se reproduzem e outras que não o fazem. Provavelmente, a primeira prova de que o crescimento biológico é gompertziano deve-se a Medawar (1940).

Nas exponenciais das equações (6.11), (6.12), e (6.25) assume-se que os primeiros dados correspondem à idade zero ($t_0=0$). Se por exemplo, os primeiros dados corresponderem à idade $t_0=n$, a exponencial destas equações deverá ser escrita $\exp(-c(t-n))$. Isto é, ter-se-á:

$$y_t = y_f R^{\exp(-c(t-n))}$$

Se quisermos empregar a forma das equações acima mencionadas, teremos de usar como valor de R corrigido de acordo com

$$R_{\text{corrigido}} = R^{\exp(cn)}$$

6.3.3 O Comportamento da EGP

Derivando a eq. (4.11) e igualando-a a zero, obtêm-se a idade do ponto de inflexão t^* :

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

$$t^* = \frac{1}{c} \ln\left(\frac{r_0}{c}\right) \quad (6.27)$$

Substituindo a eq. (6.27) na eq. (6.21) temos o valor de y na idade t^* , y^* :

$$y^* = y_f \exp(-1) \quad (6.28)$$

$$y^* = 0,368 y_f \quad (6.29)$$

Da equação (6.21) obtemos $r_0 = -c \ln R$, que substituindo na eq. (6.27) nos permite escrever:

$$t^* = \frac{1}{c} \ln(-\ln R) \quad (6.30)$$

A taxa relativa de variação (TRV) ou crescimento per capita, já foi anteriormente definida como:

$$TRV = \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \quad (6.31)$$

Atendendo à eq. (6.10) temos:

$$TRV = c (\ln y_f - \ln y) \quad (6.32)$$

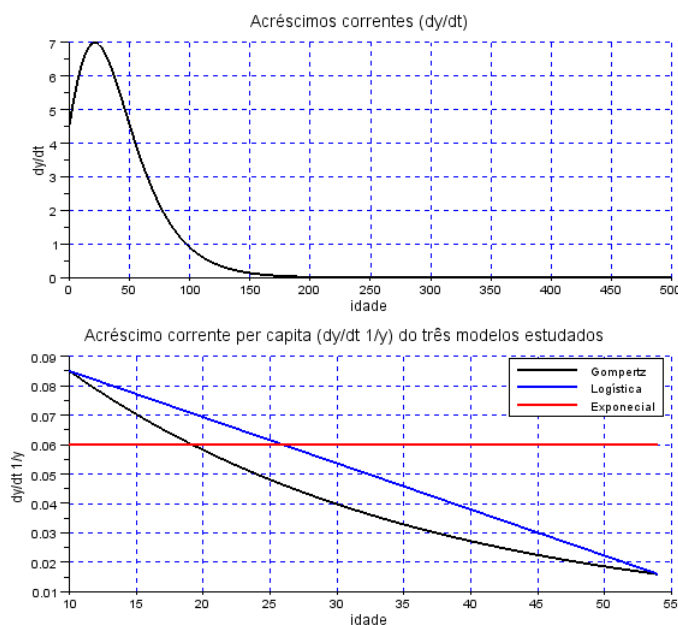


Figura 6.5. Variação de dy/dt da EGZ e variações dos crescimentos per capita da EGZ, logística e exponencial. $R=0,10674$; $c=0,038$; $y_f=500$. O acréscimo corrente é igual a 6,99, ocorre aos 21 anos (equação 6.33), quando se verifica $y=184$ ($=500 \cdot 0,368$)

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Derivando a eq. (6.22) também se encontra:

$$\text{TRV} = -c \ln R \exp(-c t) \quad (6.33)$$

Na EGZ, a variação de dy/dt $1/y$ com a idade não é pois linear, pois está associada quer ao logaritmo natural de R , quer a uma exponencial decrescente.

Na figura 6.5, exibo a variação assimétrica de dy/dt da EGZ, e comparo a sua taxa de crescimento per capita com as das equações exponencial (constante) e logística (variação linear).

Quando o valor final é o mesmo para uma curva logística e de Gompertz e têm o mesmo tamanho inicial, então verifica-se $r = c \ln y_f$.

A “anatomia” da forma diferencial da EGP pode ser interpretada de duas maneiras. A primeira é a seguinte:

$$dy/dt = c y (\ln y_f - \ln y)$$

$\swarrow$ Variação máxima possível $\nwarrow$ Fracção realizada da variação máxima possível

A segunda escreve-se:

$$dy/dy = c y \ln y_f - c y \ln y$$

$\swarrow$ Variação máxima possível $\nwarrow$ Variação não realizada

Concentremo-nos agora na EGP, $y = y_f R^{\exp(-ct)}$. Nesta equação só a exponencial varia. É igual a um quando $t=0$ e tende para zero com $t \rightarrow \infty$. Lembremo-nos que $R = y_0/y_f$, pelo que quando $t=0$, $y=y_0$, e quando $t \rightarrow \infty$, $y \rightarrow y_f$. Isto ilustra-se na figura 6.6.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

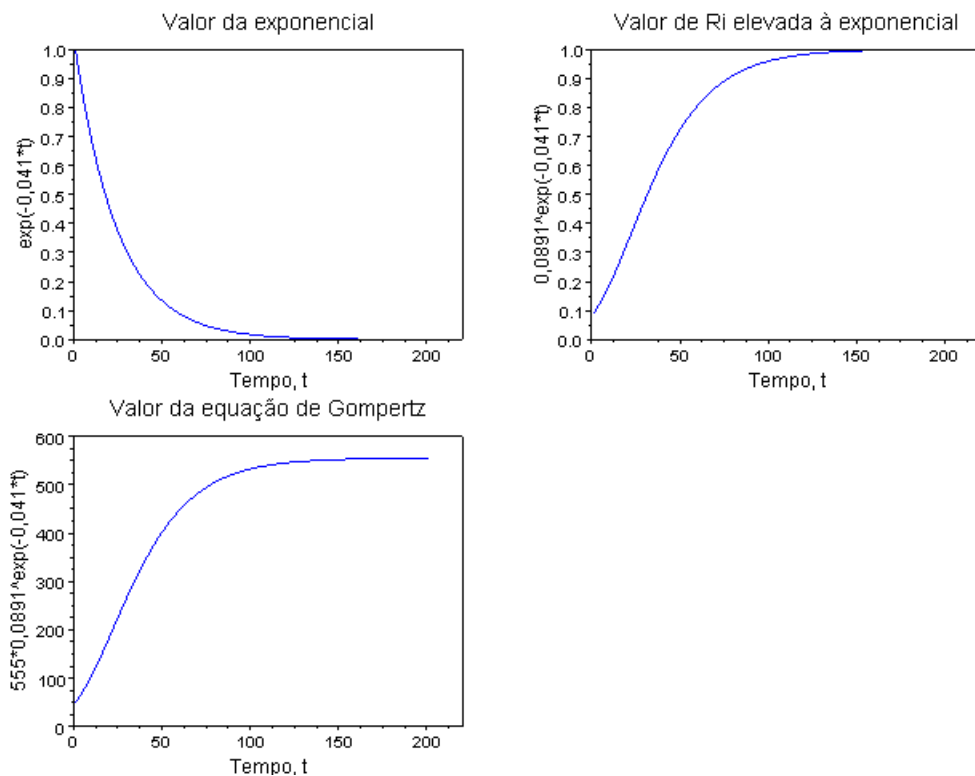


Figura 6.6. “Anatomia” da equação $y = 555 \times 0,0891^{\exp(-0,041 \cdot t)}$

Convém também esclarecer a sensibilidade da EGZ aos seguintes parâmetros: y_0 , y_f , R e c . Adoto um procedimento gráfico que se espalha pelas figuras 6.7 a 6. 10.

Sugiro um exercício ao/à leitor/a. A partir das equações já apresentadas, tente deduzir as conclusões inseridas nas legendas destas figuras.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

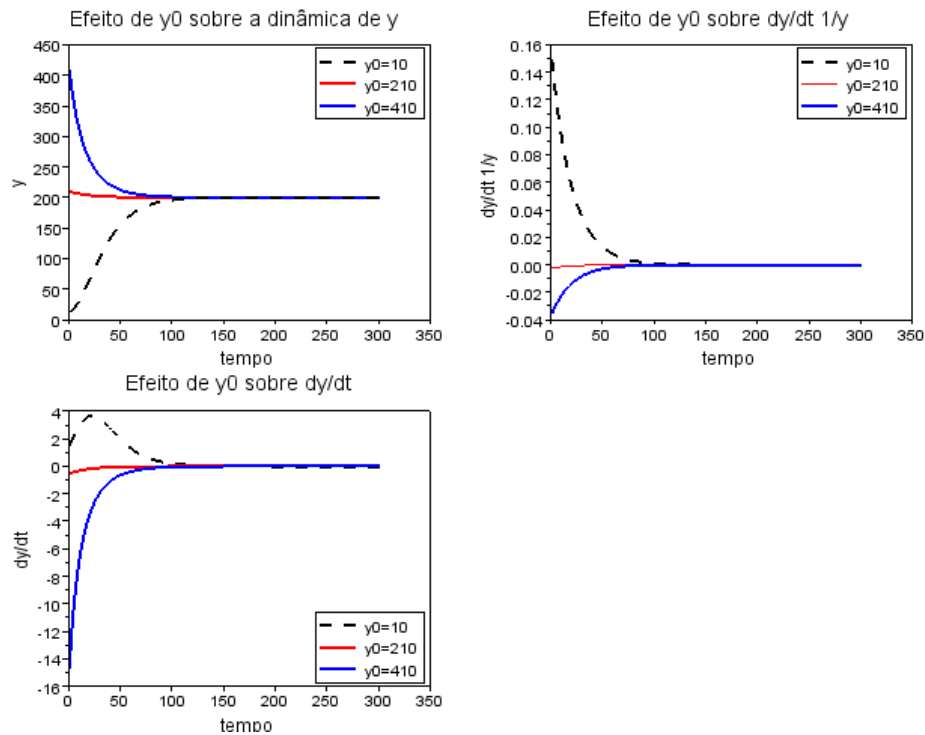


Figura 6.7. Sensibilidades de y , $dy/dt \cdot 1/y$ e dy/dt a variações de y_0 , sendo $c=0,05$ e $y_f=200$. Como y_f é fixo, R varia com y_0 e assume os valores 0,05, 1,05, 2,05. $R>1$ implicam decréscimo

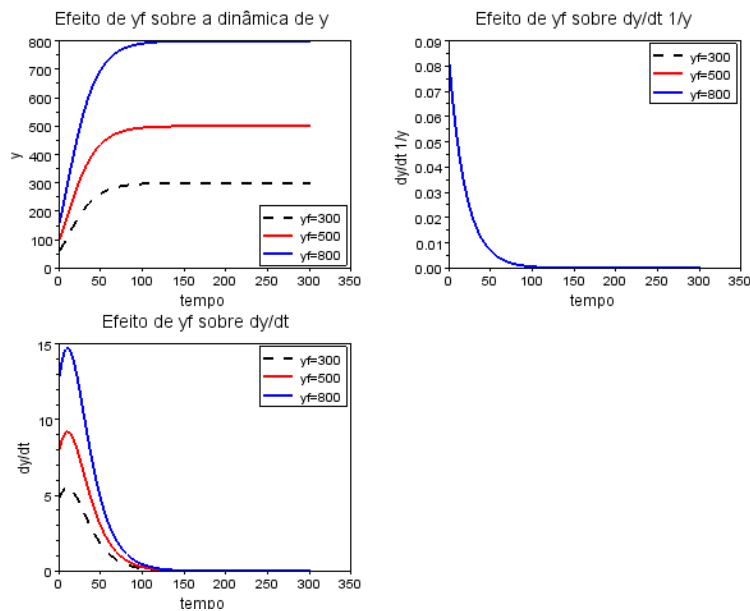


Figura 6.8. Sensibilidades de y , $dy/dt \cdot 1/y$ e dy/dt a variações de y_f , sendo $c=0,05$ e $R=0,2$. Como R é fixo, y_0 assume os valores 60, 100 e 160. Nestas condições, dy/dt varia no mesmo sentido que y_f , mas $dy/dt \cdot 1/y$ mantém-se invariável

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

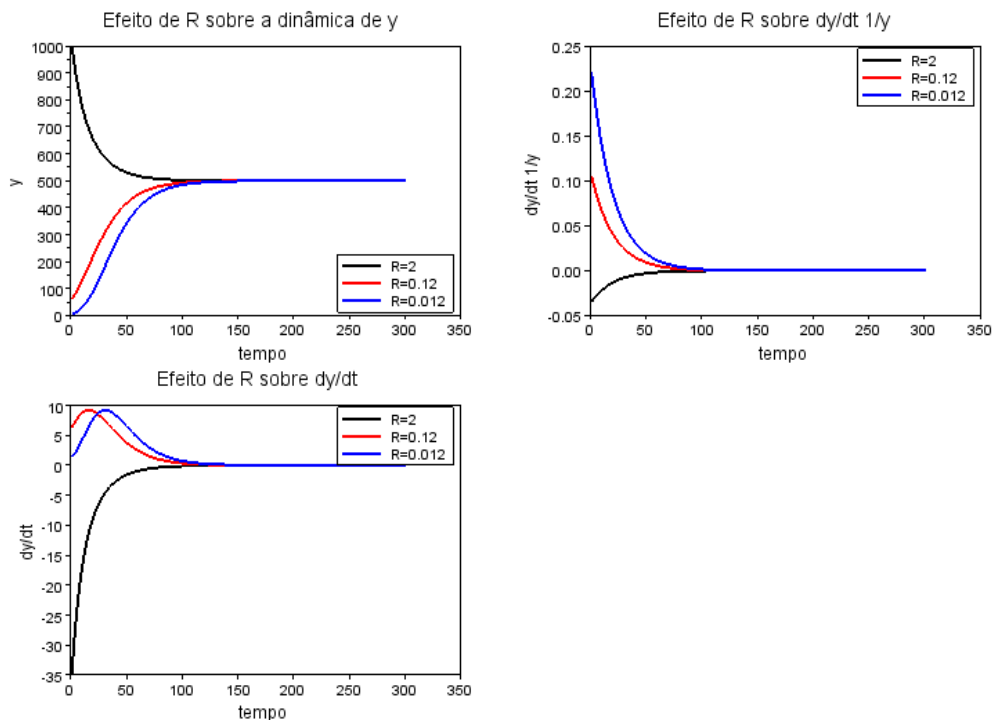


Figura 6.9. Sensibilidades de y , dy/dt $1/y$ e dy/dt a variações de R , sendo $c=0,05$ e $y_i=500$. O valor de $R>1$ implica y decrescente e valores de dy/dt e dy/dt $1/y$ negativos, com $y_0=1000$. Nos dois casos em que $R<1$, como y_f é fixo, y_0 assume os valores 60 e 6. Quanto menor for R , maior é o crescimento per capita.

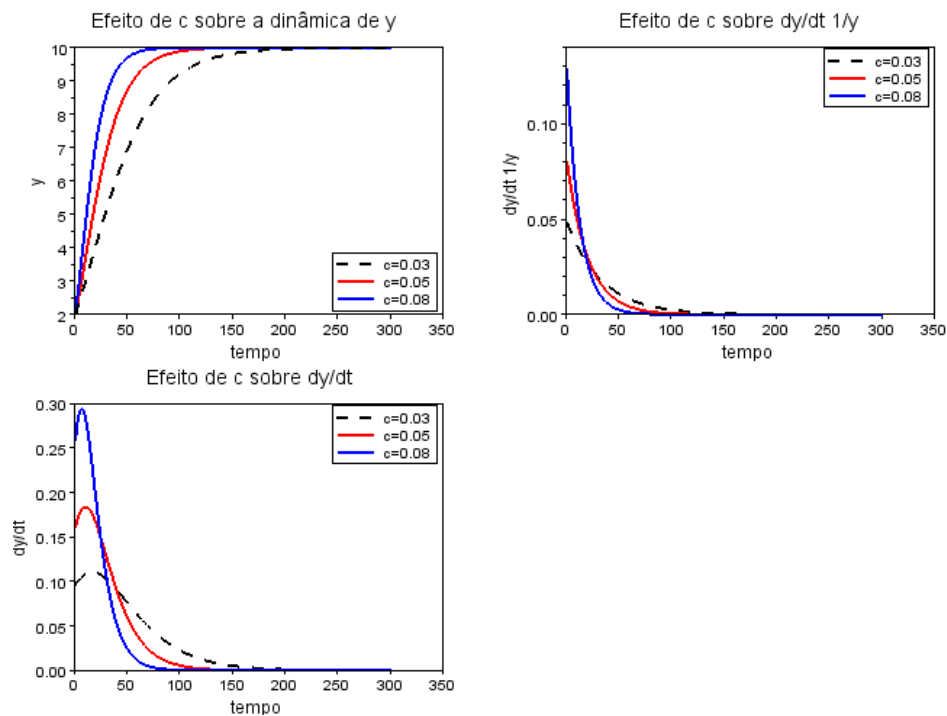


Figura 6.10. Sensibilidades de y , dy/dt $1/y$ e dy/dt a variações de c , sendo $R=0,2$ e $y_0=10$. Quanto maior for c , maior é dy/dt e por isso o crescimento é mais rápido. O crescimento per capita também é maior para maiores valores de c

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Vamos também disponibilizar uma listagem homóloga à da caixa 5.3, inserindo os comandos para integrar e representar graficamente a equação de Gompertz no wxMaxima.

Caixa 6.2. Programa para integrar e representar graficamente a curva de Gompertz no software wxMaxima

```
(%i1) kill(all);
(%o0) done
(%i1) load(plotdf)$
(%i2) plotdf([c*y*(log(yf)-log(y))],
[x,0,200],[y,0,50],
[direction, forward],[trajectory_at,0,2],
[parameters,"c=0.05,yf=25"],
[sliders,"c=0.03:1,yf=25:50"],
[nsteps,5000],[tstep,0.1]);
```

O gráfico que origina exibe-se na figura 6.11. O leitor pode, também aqui, usar os botões deslizantes *c* e *yf*, para verificar a resposta do crescimento às modificações destes dois parâmetros. Como já sabe, clicando no gráfico cria novas origens para integração e representação gráfica.

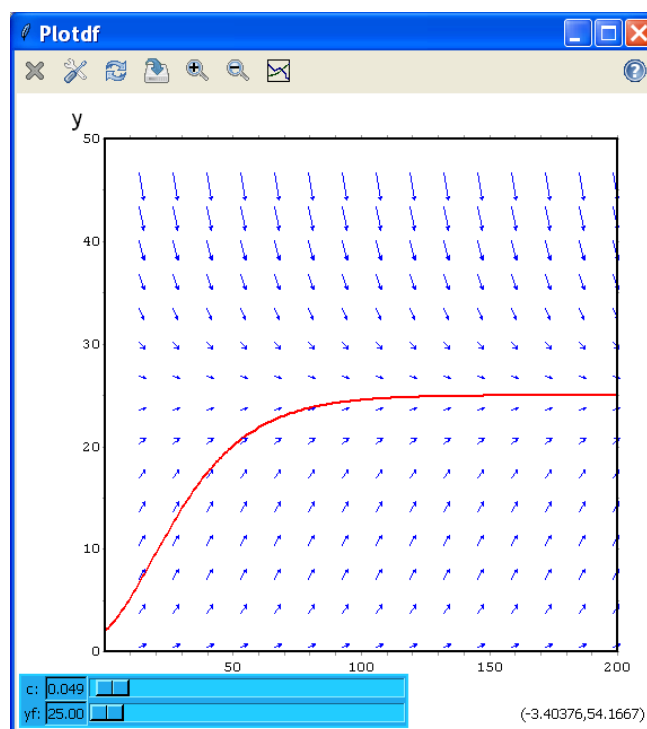


Figura 6.11. Saída da listagem da Caixa 6.2. População inicial igual a 2

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.3. Encontrar o valor do acréscimo máximo da equação de Gompertz

(%i1) kill(all);**(%o0) done***1 Achar o maior acréscimo da equação de Gompertz*

Para o valor de y , no ponto de inflexão y^* ,
 nós estabelecemos as equações (6.29) e (6.30)

$$y^* = y_f/e$$

e

$$t^* = (\ln(-\ln R))/c$$

Na idade t^* ($=t_0$), dado ser $y=y_f R \exp(-ct)$ (equação (6.22)),
 verifica-se

$$\textbf{(%i1) } R^{\exp(-c \cdot t_0)} = 1/e;$$

$$\textbf{(%o1) } R^{\exp(-c \cdot t_0)} = e^{-1}$$

$$\textbf{(%i2) } \log(\textbf{(%o1)});$$

$$\textbf{(%o2) } \exp(-c \cdot t_0) \log(R) = -1$$

Donde

$$\textbf{(%i3) } \exp(-c \cdot t_0) = -1/\log(R);$$

$$\textbf{(%o3) } \exp(-c \cdot t_0) = -\frac{1}{\log(R)}$$

Mas dada a equação (6.33), para a idade t^* , escrevemos

$$\textbf{(%i4) } \text{trv} = -c \cdot \exp(-c \cdot t_0) \cdot \log(R);$$

$$\textbf{(%o4) } \text{trv} = -c \cdot \exp(-c \cdot t_0) \cdot \log(R)$$

Substituindo a equação (%o3) na (%o4), obtemos
 a taxa relativa de variação na idade t^* :

$$\textbf{(%i5) } \text{trv} = -c \cdot (-1/\log(R)) \cdot \log(R);$$

$$\textbf{(%o5) } \text{trv} = c$$

Então, na EGZ o acréscimo máximo,
 AM , é igual a

$$\textbf{(%i6) } AM = c \cdot 0.368 \cdot y_f;$$

$$\textbf{(%o6) } AM = 0.368 \cdot c \cdot y_f$$

Obém-se assim a equação desejada: $AM = c \cdot y^*$.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Antes de passar à secção seguinte, à semelhança do que fizemos com a curva logística (caixa 5.2), vamos inserir uma caixa (6.3) com uma listagem do Maxima, on se mostra que o máximo acréscimo (MA) que ocorre na idade t^* , quando $y^* = e^{-1}y_f$, é:

$$MA = c y^* \quad (6.34)$$

6.4 Análise do Modelo

6.4.1. Análise Gráfica

Vamos seguir o procedimento da secção 5.4. Começemos por achar os pontos de equilíbrio, no wxMaxima :

```
(%i1) solve([c*y*(log(yf)-log(y))=0], [y]);
(%o1) [y=yf, y=0]
```

Do mesmo modo que para a logística, encontramos dois pontos de equilíbrio: $y=0$ e $y=y_f$. Como não existe o logaritmo de zero, ignoramos este ponto de equilíbrio. Formalmente a análise é semelhante à que apresentámos para a logística.

- Para tamanhos da população entre y_0 e y_f , verifica-se $y' > 0$ e a população cresce. ($y_0 \leq y < y_f \rightarrow y' > 0$, a população cresce)
- Para valores maiores que y_f , a população decresce pois $y' < 0$, e volta y_f . ($y > y_f \rightarrow y' < 0$, a população decresce)
- O tamanho da população é estacionário quando $y = y_f$.

Este resultado pode ser ilustrado num gráfico do tipo do exposto na figura 6.12, que é homólogo do da figura 5.8, e é por isso interpretado de modo igual.

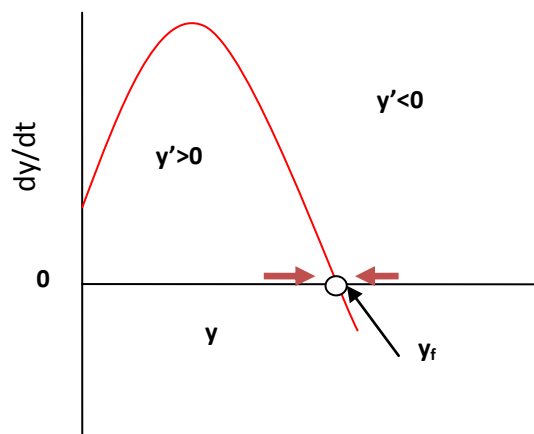


Figura 6.12. Interpretação da curva dy/dt sob a perspectiva da estabilidade dos equilíbrios. Para interpretação ver o texto

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Na figura 6.13, a população maior que y_f decresce monotonicamente para y_f , e a menor que y_f cresce do mesmo modo para y_f .

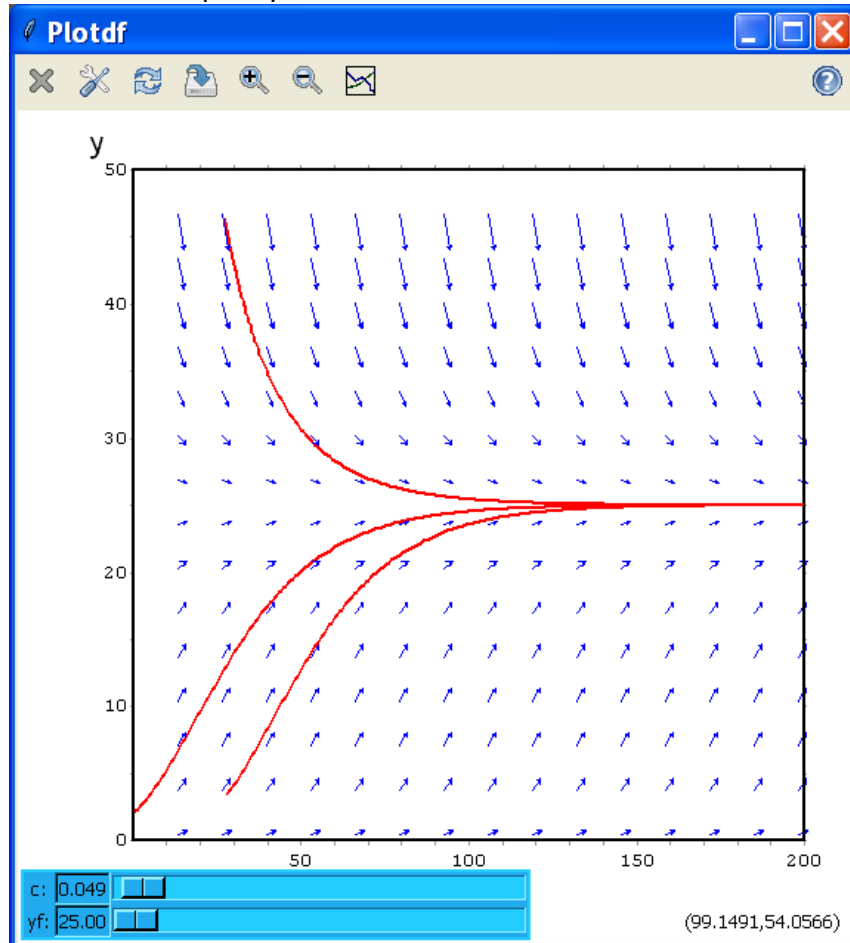


Figura 6.13. Trajetórias de várias dinâmicas de Gompertz, com três valores iniciais diferentes, convergindo para o mesmo valor final

6.4.2. Análise Formal

Vamos aplicar à EGZ o procedimento introduzido e aplicado na subsecção 5.4.2, à equação logística. Temos pois:

$$\frac{d}{dy} cy(\ln y_f - \ln y) = c(\ln y_f - \ln y) - c \quad (6.35)$$

Substituindo y_f , no segundo membro desta equação, obtenho

$$\frac{d}{dy} cy(\ln y_f - \ln y) = -c \quad (6.36)$$

Como $c > 0$, y_f é um equilíbrio **estável**.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.5 Modelos Discretos

6.5.1 Equações recursivas para a EGZ

A eq. (6.10) permite escrever:

$$\frac{dy}{y} \frac{1}{dt} = c \ln\left(\frac{y_f}{y}\right) \quad (6.37)$$

$$\frac{d(\ln y)}{dt} = -c \ln\left(\frac{y}{y_f}\right) \quad (6.38)$$

$$\ln y_{t+1} = \ln y_t + c \ln\left(\frac{y_f}{y_t}\right) \quad (6.39)$$

Vindo a equação recursiva da EGZ como:

$$y_{t+1} = y_t \left(\frac{y_f}{y_t}\right)^c \quad (6.40)$$

Para obter uma solução geral, escrevo o modelo em termos de y_{t+1} e y_t como:

$$\ln\left(\frac{y_{t+1}}{y_f}\right) = (1-c) \ln\left(\frac{y_t}{y_f}\right) = (1-c)^t \ln\left(\frac{y_0}{y_f}\right) \quad (6.41)$$

Se c é suficientemente pequeno para permitir escrever $(1-c)^t \approx e^{-ct}$, a solução é a mesma que a obtida com o modelo contínuo (eq. (6.11)).

Apresento mais duas equações recursivas para a EGZ:

$$y_{t+1} = y_t \exp(c \ln y_f - c \ln y_t) \quad (6.42)$$

$$y_{t+1} = y_t + y_t c \ln(y_f/y_t) \quad (6.43)$$

Se na eq. (6.40) fizermos $\lambda = y_f^c$ e $\theta = 1-c$, ela pode-se escrever;

$$y_{t+1} = \lambda y_t^\theta \quad (6.44)$$

Na figura 6.14, comparo os dados obtidos com as equações (6.40) e (6.43) com a forma contínua da EGZ (equação (6.12)). A equação (6.43) tem melhor comportamento.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

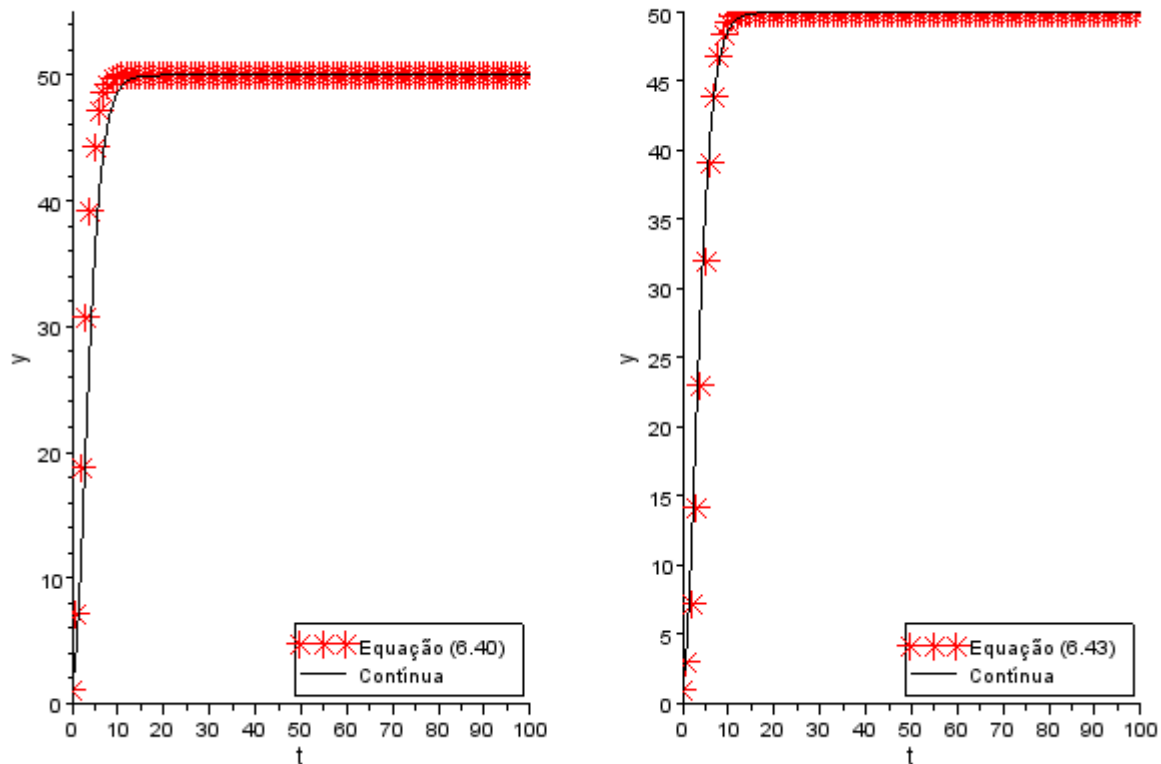


Figura 6.14. Comparação entre as dinâmicas discretas das equações discretas (6.40) e (6.43) com a forma contínua da EGZ. Valores empregues: $y_0=1$, $y_f=50$ e $c=0,5$

É possível ajustar a equação de [Beverton-Holt \(5.19\)](#) a dados com dinâmica gompertziana. Simulei duas séries gompertzianas da biomassa total de uma floresta de pinheiro bravo (*Pinus pinaster*; y_p) e de um faial (*Fagus sylvatica*; y_f):

$$y_p = 350 * 0.549742^{\exp(-0.05*(t-10))}$$

$$y_f = 981 * 0.101843^{\exp(-0.043*(t-10))}$$

Ajustei a estes dados a equação (5.19). Os valores dos parâmetros encontrados foram os seguintes:

Pinheiro bravo: $\lambda=1.062317$; $a=0.0001792$

Faia: $\lambda=1.0631373$; $a=0.0000650$

Os gráficos dos dados iniciais e os ajustados são virtualmente coincidentes, como se mostra na figura 6.15. Os valores de λ são insensíveis a variações da capacidade de sustentação por unidade de área, mas quanto maior for esta, menor é a . O valor de a pode ser visto como um coeficiente de competição intraespecífica e esta é menor quando os recursos são mais abundantes.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

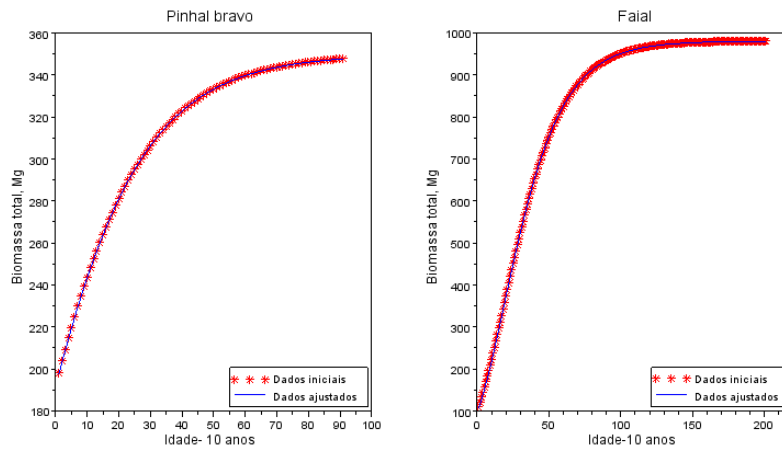


Figura 6.15. Resultados do ajustamento da equação de Beverton-Holt a dados com dinâmica gompertziana

Satoh (2000) propôs uma equação discreta para a EGZ que tem solução exata. A equação escreve-se:

$$y_t = y_t \left(\frac{y_t}{y_f} \right)^{\delta \ln b} \quad (6.45)$$

que tem a seguinte solução exata (só função do tempo):

$$y_t = y_f a^{(1+\delta \ln b)^t} \quad (6.46)$$

Nesta equação verifica-se ser $1+\delta \ln b = e^{-c}$.

Vamos comprovar o comportamento gompertziano da equação (6.46). Fizemos: $t=1,2,3\dots55$, $a=0.08$, $\delta=0.5$, $b=0.8$, $y_f=50$, após o que utilizámos a esta equação para criar uma série temporal de valores, a que ajustámos a equação (6.11), obtendo $y_f=50$, $R=0.08$ e $c=0.1183014$. As simulações com as equações (6.25a) e (6.46) exibem-se na figura 6.16. São virtualmente coincidentes.

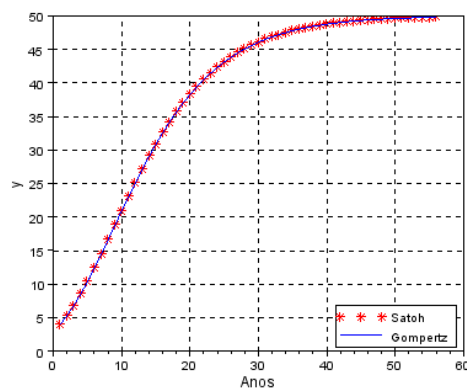


Figura 6.16. Comparação entre as dinâmicas das equações (6.11) e (6.46)

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.5.2 Análise da estabilidade da EGZ discreta

Reportemo-nos agora às eqs. (6.40), (6.42) e (4.59). Façamos:

$$f_1 = y_t \left(\frac{y_f}{y_t} \right)^c \quad (6.47)$$

$$f_2 = y_t + y_t c \ln(y_f/y_t) \quad (6.48)$$

$$f_3 = y_t \exp(c \ln y_f - c \ln y_t) \quad (6.49)$$

Quando $y_t = y_f$ temos:

$$\frac{d}{dy} f_i = 1 - c \quad i=1,2,3 \quad (6.50)$$

Já sabemos que a condição de estabilidade é $|\lambda| = |df(\hat{y})/dy| < 1$ (equação (5.26)).

A satisfação da condição de estabilidade implica $0 < c < 2$. Com mais pormenor:

$0 < c < 1$: y_f é localmente estável; convergência monotónica para o equilíbrio

$1 < c < 2$: y_f é localmente estável; convergência oscilante para o equilíbrio

$c > 2$: y_f é instável; oscilações a partir da vizinhança do equilíbrio

Na figura 6.19 exibo a sensibilidade da equação (6.42) aos valores de c .

A equação (6.43) é equivalente à equação (5.22) para a logística. É natural que investiguemos a sua estabilidade. Sobre a influência da variação de c sobre o comportamento do equilíbrio detetámos o seguinte:

$c < 2$	Equilíbrio estável
$2 \leq c < 2,395$	Ocorrem ciclos de 2 períodos
$2,395 \leq c < 2,479$	Ciclos de 4 períodos
$2,479 \leq c < 2,487$	Ciclos de 8 períodos
$2,487 \leq c < 2,4899$	Ciclo de 16 períodos
$2,4899 \leq c < 2,4903$	Ciclo de 32 períodos
.....	
$c \geq 2,490501$	Caos
$c = 2,5$	Janela periódica com ciclos de 12 períodos
$c = 2,6$	Janela periódica de ciclos de 7 períodos
$c > 2,71845$	Verifica-se $y=0$ (extinção)

Vou apresentar uma figura análoga à figura 5.15 (gráficos de degraus) para o caso desta equação discreta de Gompertz. Veja a figura 6.17.

Resumo a informação sobre a estabilidade da equação (6.43) na figura 6.18, onde se exibe o gráfico dos expoentes de Lyapunov e o diagrama de bifurcação que se confirmam.

Ajustei a EGZ a dados de várias espécies (microrganismos, plantas, animais) e, como se verá adiante, não encontrei nenhum valor de $c > 1$. É altamente provável que populações isoladas, seguindo a dinâmica gompertziana, raramente revelem comportamento caótico.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

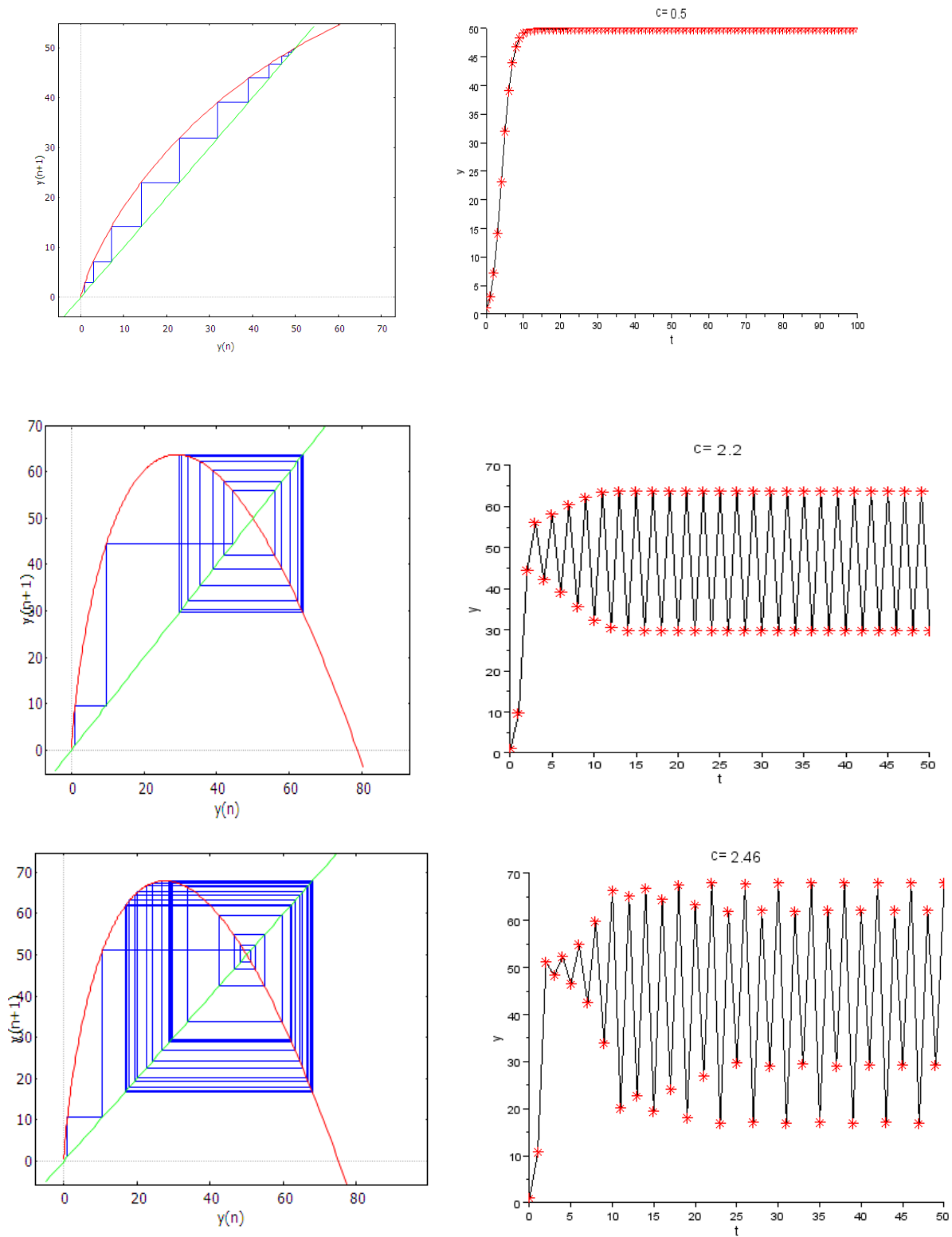


Figura 6.17. Seis casos da estabilidade da equação (6.43). Estável: $c=0.5$; ciclos de 2 períodos: $c=2.2$; ciclos de 4 períodos: $c=2.46$; ciclos de 16 períodos: $c=2.488$; ciclos de 32 períodos: $c=2.4901$; caos: $c=2.491$

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

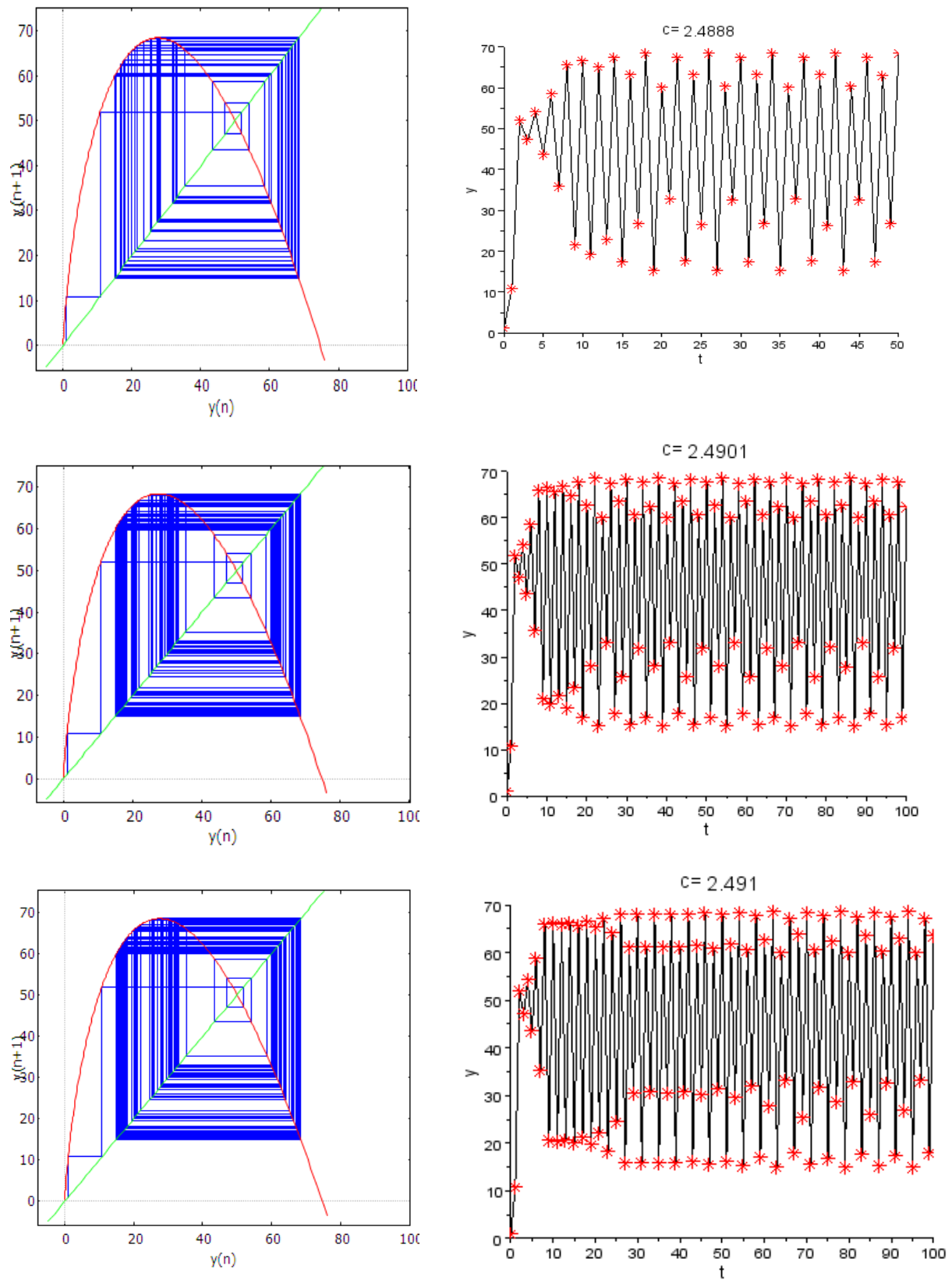


Figura 6.17. Conclusão

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

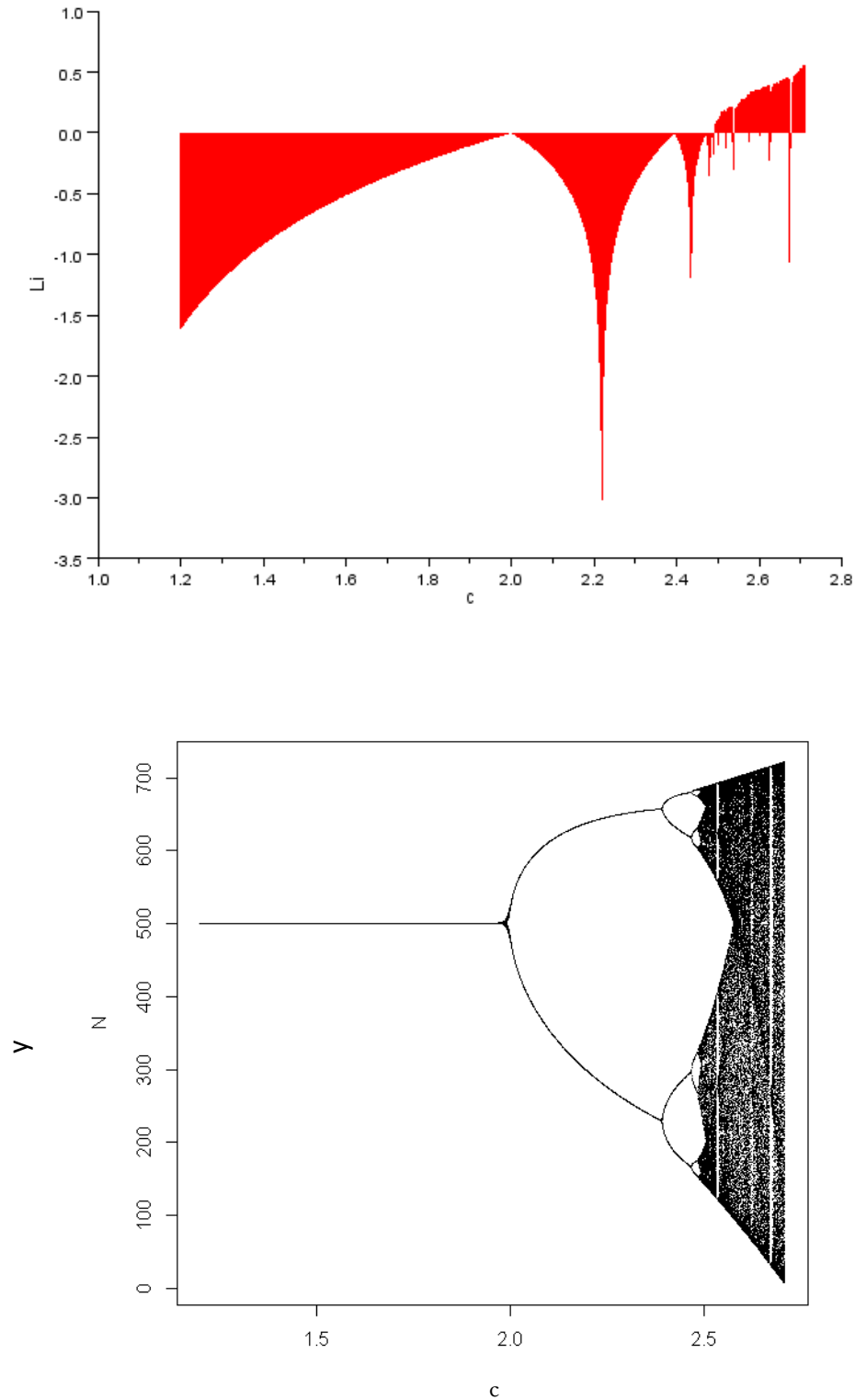


Figura 6.18. Gráfico dos expoentes de Lyapunov e diagrama de bifurcação associados à equação (6.43)

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

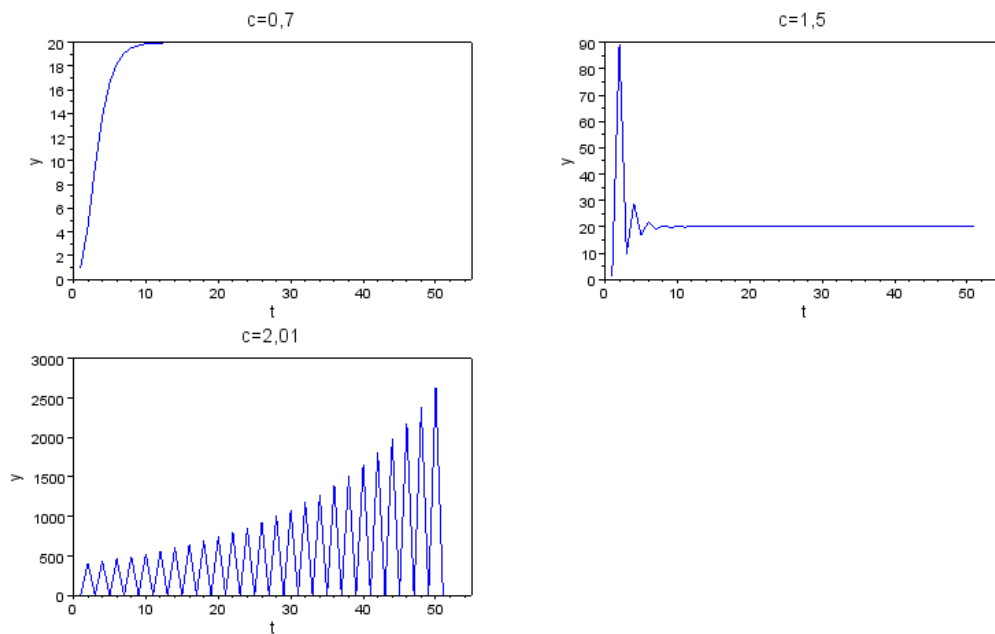


Figura 6.19. Sensibilidade da equação (6.42) aos valores de c , sendo $y_0=1$ e $y_f=20$

Como já anotámos, dadas duas equações, uma EGZ e outra logística, com o mesmo valor final, y_f ou K , a relação que existe entre o parâmetro c da EGZ e r da logística é a seguinte:

$$r = c \ln y_f \quad (6.51)$$

Recorrendo a esta relação, antes de deixarmos os aspectos básicos da equação de Gompertz, elaborei um gráfico, exposto na figura 6.20, para comparação da sua dinâmica com a da logística. Ambas as curvas têm os mesmos valores iniciais ($y_0=2$) e finais ($y_f=50$). O crescimento da logística é mais rápido.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

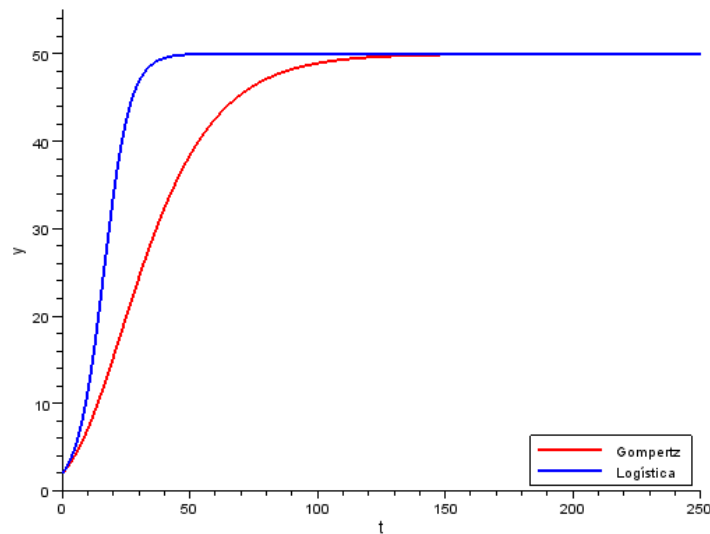


Figura 6.20. Comparação das dinâmicas logística e gompertziana

O crescimento exponencial pode ser entendido como a fase inicial de uma EGZ com valor de y_f muito elevado. Apresento uma ilustração desta conjectura, construída com apoio do R.

Para valores de t de zero a trinta, simulei os valores da seguinte EGZ:

$$y = 10^{15} \cdot 0.00004 \exp(-0.05 \cdot t)$$

e ajustei-lhe uma equação exponencial, $y = a e^{ct}$, obtendo seguinte saída copiada e colada do R:

Parameters:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
a	1.123e+12	1.167e+11	9.621	1.58e-10 ***
c	1.528e-01	3.794e-03	40.287	< 2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 2.642e+12 on 29 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 15

Achieved convergence tolerance: 6.919e-06

A ilustração do ajustamento, proporcionada pelo R, exibe-se na figura 6.21.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

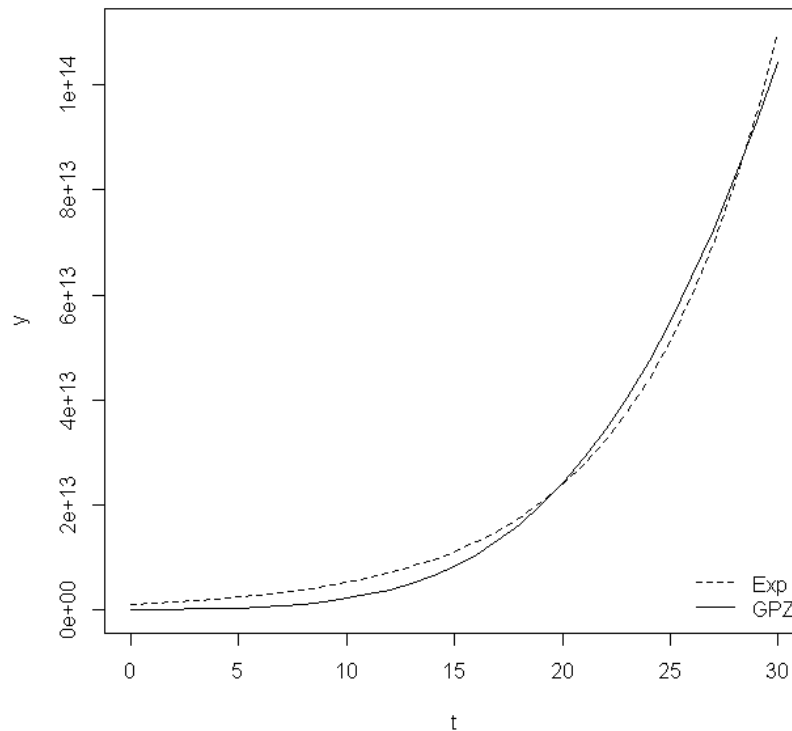


Figura 6.21. Ajustamento da equação exponencial a uma EGZ com $y_f=10^{15}$

6.6 A EGZ com Desfasamento

Para estudar o comportamento da EGZ com desfasamento, alterámos a equação (6.51) do seguinte modo:

$$y_{t+1} = y_t \left(\frac{y_f}{y_{t-s}} \right)^c \quad (6.52)$$

sendo $s=1,2,..$

Observámos as seguintes dinâmicas, dependentes do produto cs :

- $cs \leq 0,36$ A população converge para y_f sem perturbação
- $0,36 < cs \leq 1,36$ A população converge para y_f através de oscilações que se amortecem
- $1,36 < cs \leq 1,56$ Oscilações de amplitude crescente
- $cs > 1,56$ A população extingue-se, isto é, torna-se inferior a 10^{-6}

Na figura 6.22, insiro gráficos ilustrativos deste comportamentos.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

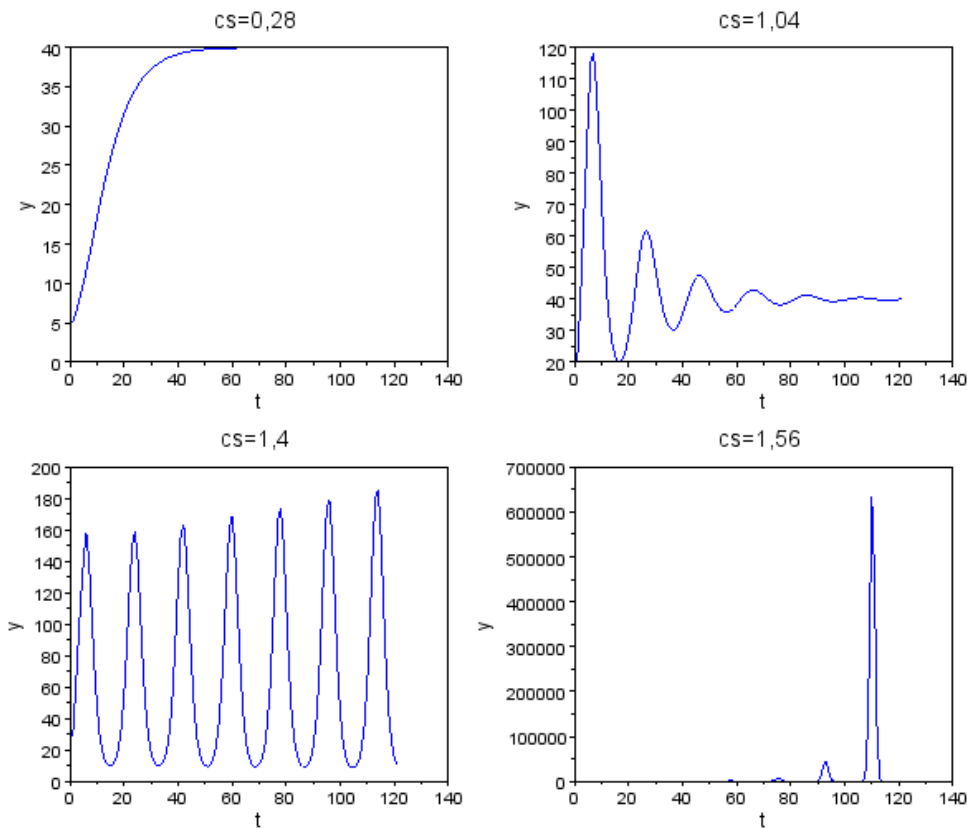


Figura 6.22. Comportamento da equação (6.51) para vários valores do produto cs

A forma contínua da EGZ, à semelhança da logística contínua (secção 5.5), também vê o seu equilíbrio alterado pelo desfaseamento. A partir da equação (6.10), introduzamos a seguinte equação:

$$\frac{dy}{dt} = cy(\ln y_f - \ln y_{t-s}) \quad (6.53)$$

Numericamente, verificámos o seguinte:

- $cs \leq 0,45$ Convergência monotónica para o equilíbrio
- $0,45 < cs < 1,854$ Convergência através de oscilações amortecidas para o equilíbrio
- $cs \geq 1,854$ A população extingue-se, isto é, torna-se inferior a 10^{-6}

Na figura 6.23, exibo gráficos ilustrativos destes comportamentos.

Vários autores abordaram analiticamente a EGZ com desfaseamento (e.g., Li, 2011 e referências aqui mencionadas). Uma introdução à abordagem analítica dos modelos com desfaseamento pode ser encontrada em Kot (2001:capítulo 5).

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

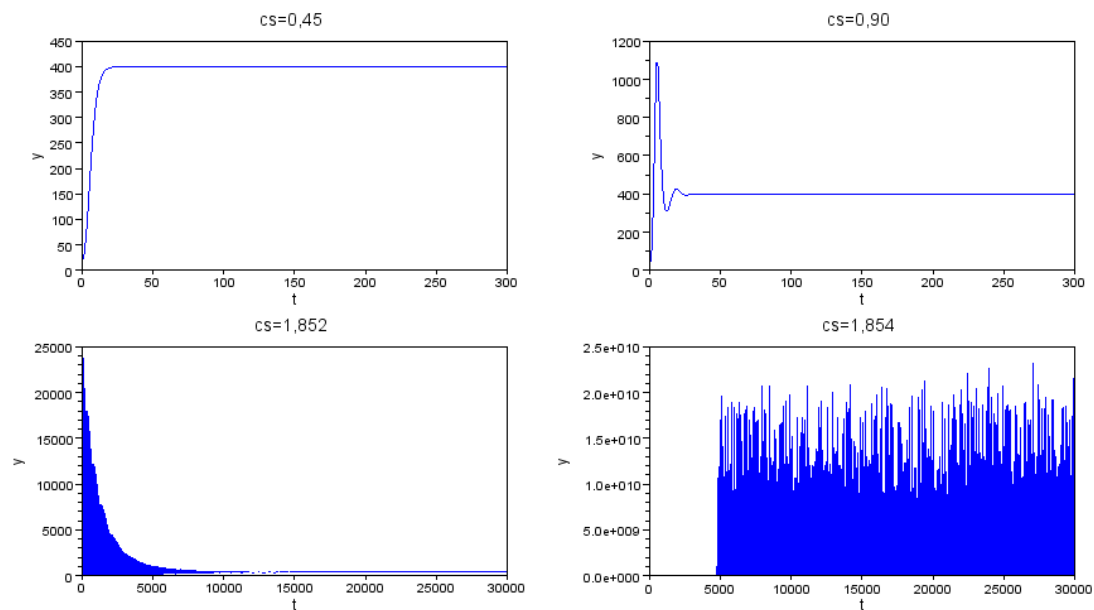


Figura 6.23. Ilustrações de vários comportamentos da equação 6.52. Quando $cs=1,854$, a variável simulada y , depois de tomar valores extremamente baixos, pouco antes de atingir o período 5000, explode para uma sequência de valores muito elevados

Convém mencionar que a elevada flexibilidade da EGZ permite ajustar, com êxito, um modelo gompertziano sem desfasamento aos dados gerados por uma EGZ com desfasamento.

Vou dar um exemplo. Seja o modelo com 3 períodos de desfasamento seguinte:

$$y_{t+h} = y_t + h * 0,05 * y_t * (\ln 400 - \ln y_{t-3}) \quad (6.54)$$

sendo, inicialmente, $y_{t-3}=2$, $y_{t-2}=5$, $y_{t-1}=10$, $y_t=18$, e $h=0,01$. Aos dados gerados por este modelo é possível ajustar a seguinte equação:

$$y_t = 402,88175 * 0,0050296^{\exp(-0,0458759 * t)} \quad (6.55)$$

com o erro absoluto percentual médio igual a 0,1155045.

Na figura 6.24, insiro os dados fornecidos pela equação (6.54) e os gerados pela equação (6.55). São virtualmente coincidentes.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

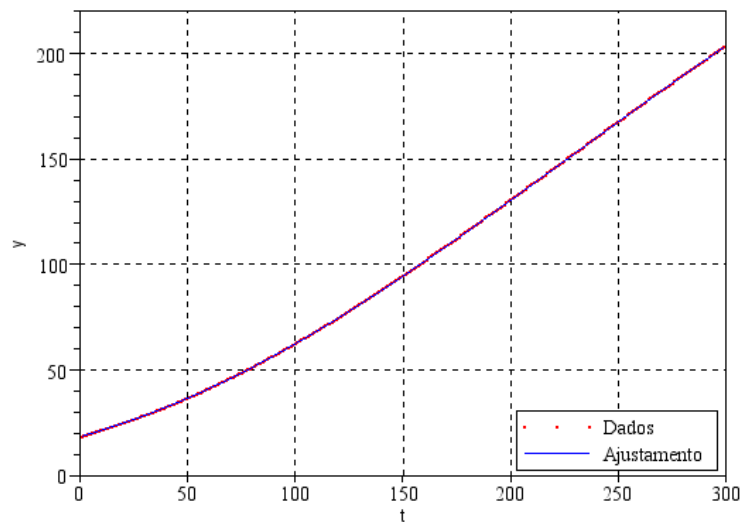


Figura 6.24. Dados gerados por uma EGZ com desfasamento (equação (6.54)), e os dados obtidos com uma EGZ ajustada e sem desfasamento (equação (6.55))

Esta verificação confere verisimilitude aos pressupostos e resultados do artigo de Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010). Possivelmente, o recurso aos modelos com desfasamento deve-se à utilização de uma equação pouco flexível, como a logística.

6.7 Um Padrão Único para o Crescimento Biológico

Na Introdução a este capítulo, mencionámos que é aceite representar a EGZ um padrão de dinâmica com generalizada ocorrência na natureza e este é um argumento forte para adotarmos a EGZ como curva geral de crescimento biológico e ecológico, para além dos outros domínios em que é aplicada com sucesso. Também apresentámos uma argumentação convergente na secção 6.2. No entanto, vamos apresentar outras elaborações afins a este objetivo, em consonância com o declarado na secção 5.9.

Os organismos que hoje ocupam o planeta representam o resultado de um processo evolutivo de muitas centenas de milhares de anos. Todas as espécies têm algo de comum por o seu crescimento ter de obedecer às mesmas leis de natureza física e química. Isto leva-me a elaborar duas conjecturas:

1. O padrão de crescimento é o mesmo para todos os seres vivos e suas populações.
2. Este padrão é conforme a equação de Gompertz.

Neste contexto, a escolha da EGZ, é reforçada pelo seguinte:

1. Como já se mencionou, vários autores deduziram formalmente que o crescimento biológico é conforme a EGZ.
2. Vários autores verificaram que a EGZ é a mais adequada no âmbito da biologia. Por exemplo, Zullinger et al. (1984) ajustaram as curvas logística, de von Bertalanffy e de Gompertz a 331 espécies de mamíferos em 19 ordens. Os melhores ajustamentos, em 49

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

espécies, foram evidenciados pelas equações de von Bertalanffy e de Gompertz. Veja-se ainda, Caution e Vénus (1981), entre outros.

3. Pradhan e Chaudhuri (1998), no âmbito da modelação de pesqueiros e da sua exploração, mostraram a superioridade da EGZ sobre as outras alternativas, de forma convincente, e são vários os autores que a passaram a usar para este propósito (e.g., Peng, 2008).
4. Sibly *et al.* (2005) analisaram 1780 séries temporais de dados de populações de mamíferos, aves, peixes e insetos e verificaram a melhor adequação da EGZ à taxa de crescimento per capita das séries.

Verifica-se também o seguinte:

1. Ser a EGZ suficientemente flexível para reproduzir dados empíricos de várias proveniências e aparentemente com padrões diferentes.
2. Ser a EGZ consistente com o crescimento alométrico temporal e espacial.
3. Ser a EGZ capaz de gerar padrões de crescimento que refletem as estratégias bionómicas ou da história de vida das espécies, o que não é possível fazer com uma equação rígida como a logística.
4. Proporcionar a EGZ resultados consistentes sobre o crescimento dos mesmos organismos e populações, em escalas de tempo diferentes (e.g., anos, meses, semanas, ...).
5. Os organismos, na generalidade, revelam crescimento alométrico. Como já afirmámos, Bajzer (1999) mostrou que a auto semelhança e a alometria são características de dinâmicas de Gompertz.
6. Permitir a EGZ estabelecer modelos, para as interações entre espécies, capazes de reproduzir a dinâmica das populações com maior rigor, resolvendo problemas até então em suspenso, como se verá no segundo volume.

A encerrar, registo ainda a seguinte relevante justificação para a adoção da EGZ. A ecologia é caracterizada por uma grande falta de unidade e por isso é teoricamente pouco estruturada. Praticamente, existe uma abordagem independente para cada nível de complexidade: indivíduo, população, comunidade e ecossistema. **A vantagem da utilização da GPZ é permitir articular integradamente o crescimento dos organismos (e suas componentes) com o da dinâmica das suas a população e das outras espécies como mostrarei no segundo volume.** Isto é aceitável porque na perspetiva específica deste livro, deduzimos a GPZ partido de duas hipóteses básicas. Uma ao nível do indivíduo: os seres vivos envelhecem; outra ao nível da população: são sensíveis à densidade.

Dois exemplos finais. A EGZ reproduz o crescimento de órgãos em regeneração, como a substituição da cauda perdida, em lagartos. Baranowitz, Maderson e Connely (1979) ajustaram a EGZ ao comprimento da cauda regenerada do lagarto *Lacerta lepida*, e do tritão *Notophthalmus viridescens*.

Kritzinger (2011), tendo como material de estudo avestruzes (*Struthio camelus* var. *domesticus*), verificou que não só as variáveis referentes a todo o corpo do animal tinham dinâmicas de Gompertz, mas também a sua composição, e as biomassas das componentes do corpo (penas, pele, outros tecidos, órgãos e ossos) e que as dinâmicas ajustadas eram consistentes com relações alométricas.

A adoção da EGZ, como equação do crescimento biológico, tem implicações em outros domínios da biologia que adotam a logística e a usam para deduzir equações, como a genética.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.8 A Constância Específica dos Valores de c e R_i

Hoje atribui-se relevante importância ecológica às taxas de crescimento das espécies. Por exemplo, em 2002, a prestigiada Royal Society britânica dedicou um número inteiro da sua publicação *Philosophical Transactions* ao tema taxas de crescimento. O texto introdutório começa com a seguinte afirmação:

"The thesis put forward in this issue of *Philosophical Transactions* is that population growth rate is the key unifying variable linking the various facets in population ecology." (Sibly, Hone, Clutton-Brock, 2002:1149).

["A tese que se sustenta neste número das *Philosophical Transactions* é que a taxa de crescimento das populações é a variável chave que une as várias facetas da ecologia de uma população."]

Esta afirmação é cabalmente corroborada e ilustrada neste livro. Por outro lado, em meu entendimento, este papel integrador da taxa de crescimento só é possível se:

- Cada espécie tiver um padrão de crescimento que mantém um fundo de constância para além dos efeitos do meio onde existe;
- As espécies tiverem um padrão básico comum de crescimento, mas capaz de uma certa variabilidade. A EGZ possui estas características.

A correção destas conjecturas contribui para melhorar a capacidade preditiva da ecologia, o que é de inestimável relevância quando se verifica que o impacto do homem na biosfera não para de se ampliar.

Aceitos os argumentos anteriores, é altamente verosímil que os valores de c e R_i (ver capítulo 2 e equação (6.25)) sejam constantes para uma dada espécie. A adoção desta premissa tem tido resultados fecundos, como se verá ao longo deste livro. Caracterizei as dinâmicas tanto de microrganismos, como de plantas e animais. Na literatura, é possível encontrar inúmeros outros ajustamentos da EGZ ao crescimento de diversas espécies (e.g., Zullinger et al., 1984).

Utilizando tabelas de produção florestal de vários autores, caracterizei diversas essências florestais como exibo em Barreto (2010: quadro 4.1). As caracterizações obtidas permitiram recriar as tabelas de produção portuguesa, inglesas, alemãs, italianas e norte-americanas que permitiram estabelecer-las. Como para todas as espécies se verifica $0 < c < 1$ a estabilidade de y_f nos modelos contínuos e discretos da EGZ de florestas puras está assegurada (secções 6.42 e 6.52).

No Quadro 6.1, insiro exemplos da caracterização da dinâmica de algumas espécies.

A partir de agora, as variáveis introduzidas no capítulo 2 passam a ser de emprego corrente.

Os fatores do meio físico influenciam a capacidade de sustentação ($y_{i,f}$), o tamanho dos indivíduos, a sua abundância, aspectos fisiológicos como a maturação sexual, mas não afetam os valores característicos da espécie de c e R_i . Por exemplo, o aumento de CO_2 na atmosfera está a aumentar a produtividade das florestas ($y_{i,f}$), como o caso do pinheiro da Escócia em Espanha (Martinez-Vilalta, J., Lopez, Adell, Badiella e Ninyerola, 2008), mas não afecta os valores de c e R_i das espécies.

Ambientes menos favoráveis levam a populações numerosas mas de indivíduos de pequeno porte, sobretudo tratando-se de espécies sem mobilidade. Quem visita florestas sabe que as árvores de tronco mais grosso e mais altas estão nas florestas menos densas, acontecendo o contrário nas mais densas.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Quadro 6.1. Caracterização da dinâmica de seis espécies. $t_0=0$

<i>Paramecium aurelia</i> (ciliado); unidade de tempo: dia; dados de Roughgarden (1998:110)							
c	R_{-3}	R_{-2}	R_1	R_2	$R_{2,67}$	R_3	$R_{5,67}$
0,2970	300,9307	44,9069	0,1492	0,0223	0,0062	0,0033*	0,00002
<i>Acipenser stellatus</i> (peixe); ano; Bertalanffy (1973:236)							
0,132	1361,7350	122,81459	0,09023*	0,00814	0,00164	0,00073	0,000001
<i>Quercus robur</i> (carvalho roble); ano; Hamilton e Christie (1979:179-180)							
c	R_{-2}	$R_{0,7}$	R_1	R_2	$R_{2,67}$	R_3	
0,041	1461,1201*	0,08813	0,02616	0,00068	0,00006	0,00002	
<i>Eulata fruticum</i> (caracol terrestre); mês; Banks (1994:227)							
c	R_{-2}	R_1	R_2	$R_{2,67}$	R_3	$R_{4,677}$	
0,0935	114,7350	0,09336	0,00871*	0,00179	0,00081	0,00001	
<i>Odocoileus hemionus hemionus</i> (veado-mula); ano; Medin e Anderson (1979:40)							
0.2239	15.70039*	0.25237	0.0.06369	0.02544	0.01607	0.00162	
<i>Homo sapiens</i> (homem), ano; Banks(1994:71)							
0.14515	11.50963	0.29795	0.08690	0.03849*	0.02562	0.00345	
<i>Lynx pardinus</i> (lince ibérico); ano; Barreto (2009)							
0,3920	9,7730	0,3199	0,1023	0,0478	0,0327	0,0049	

Aceite a EGZ como equação para simular organismos e populações isoladas, vamos discernir quais os atributos desta dinâmica, isto é, as regularidades ou leis dessa dinâmica. É disto que nos ocuparemos no capítulo seguinte, depois de abordar ainda alguns aspetos relevantes, associados a adoção da EGZ como modelo de crescimento biológico.

6.9 Propriedades das Variáveis Gompertzianas

As variáveis cuja dinâmica segue a EGZ revelam algumas propriedades, de prova trivial, que importa assinalar:

- A média de valores de uma variável gompertziana tem também dinâmica de Gompertz.
- Se duas variáveis seguem a EGZ, o seu produto também segue a EGZ.
- A potência de uma variável gompertziana também segue a EGZ.

6.10 O Ajustamento da EGZ

Com o software de estatística hoje disponível, ajustar uma equação de Gompertz não oferece qualquer dificuldade. Por exemplo, no R pode ser feito recorrendo ao comando **nls**, no Scilab utilizando os comandos **datafit** ou **lsqrsolve**, usando este último o algoritmo Levenberg-Marquardt, tido como dos mais eficientes para ajustar equações a dados experimentais (e.g., Soetaert e Herman, 2009:331).

No entanto, estes procedimentos requerem que sejam propostos valores iniciais de que partem para procurar os valores dos parâmetros associados ao melhor ajustamento. Se os valores iniciais não são adequados, mergulhamos no processo de tentativa e erro que por vezes pode ser demorado e frustrante.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Vou introduzir duas alternativas que permitem evitar este eventual contratempo: o algoritmo SBFASTG e o método de Khilm.

Se sobre este assunto só lhe interessa ajustar expedita e genericamente uma EGZ, então siga para o **Apêndice I, no fim deste capítulo**. Verificará que um dos atributos favoráveis da EGZ é poder ser facilmente ajustada a um conjunto de dados.

6.10.1 O Algoritmo Expedito SBFASTG

Há cerca de três décadas, quando comecei a minha inquirição teórica sobre os povoamentos florestais, estabeleci o algoritmo SBFASTG. Este algoritmo usa só três idades t_0 , t_1 , t_2 , e os valores associados da variável v_0 , v_1 , v_2 para verificar se eles pertencem a uma EGP, e se tal se verificar calcula c e R . Os passos do algoritmo são dois:

1. Calcular as razões: $r_1=v_0/v_1$ e $r_2=v_1/v_2$
2. Procurar os valores de c e R que tornem iguais (dentro da tolerância desejada) as duas seguintes quantidades:

$$a_1 = r_1^{(1 / (1 - \exp(-c * (t_1 - t_0))))} \quad (6.56)$$

$$a_2 = r_2^{(1 / (\exp(-c * (t_1 - t_0)) - \exp(-c * (t_2 - t_0))))} \quad (6.57)$$

Se o algoritmo tenta todos os valores de c do ciclo, sem satisfazer a igualdade das eqs. (6.56) e (6.57), os valores não satisfazem a EGZ.

O emprego deste algoritmo e os bons resultados que produz encontram-se ilustrados adiante, e em Barreto (2010: secção 4.11.3).

6.10.2 O Método de Khilmi

O método de Khilmi (Khilmi, 1962:112-113) é assim descrito: dada uma série de idades $t_0, t_1, \dots, t_m, \dots, t_n$ e os valores associados de $y_0, y_1, \dots, y_m, \dots, y_n$ estabelecer o seguinte sistema de equações:

$$a(t_m - t_0) + b \int_{t_0}^{t_m} \ln y \, dt = \ln y_m - \ln y_0 \quad (6.58)$$

$$a(t_n - t_0) + b \int_{t_0}^{t_n} \ln y \, dt = \ln y_n - \ln y_0 \quad (6.59)$$

O valor de c é igual ao valor absoluto de b , e y_f é a exponencial do valor absoluto da razão a/b .

Este método é extremamente preciso no estabelecimento dos parâmetros desejados (Barreto, 2010: secção 4.11.2). Vou apresentar uma ilustração. Para as idades (t) 5, 15, 33, 70, 81, 100, 133, calculei a equação $400 * 0.04^{\exp(-0.05 * t)}$. Apliquei o algoritmo no Scilab, obtendo as seguintes estimativas: $c = 0,0504162$, $y_f = 399,1388$ e $R = 0.0816995$, com $t_0 = 5$. A equação assumia $t_0 = 0$, para passarmos para este valor inicial da idade fazemos $0.0816995^{\exp(-0.5(0-5))} = 0.0401109$. O gráfico, que comprova a boa qualidade do ajustamento, encontra-se na figura 6.25.

Ricker (1975), publicou o resultado de medições anuais do comprimento do arenque lacustre (*Coregonus artedii*) medida em milímetros. A série prolonga-se dos 2 aos 11 anos e os seus valores vão dos 172 aos 306 mm. Ajustamos a este dados uma EGZ recorrendo ao método de Khilmi obtendo o ajustamento inserido na figura 6.26.

Os parâmetros estimados foram: $c = 0,44776$, $y_f = 307,0494$, $R_1 = 0,56017$, $t_0 = 2$. O erro

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

absoluto percentual médio das estimativas é 0,0004592.

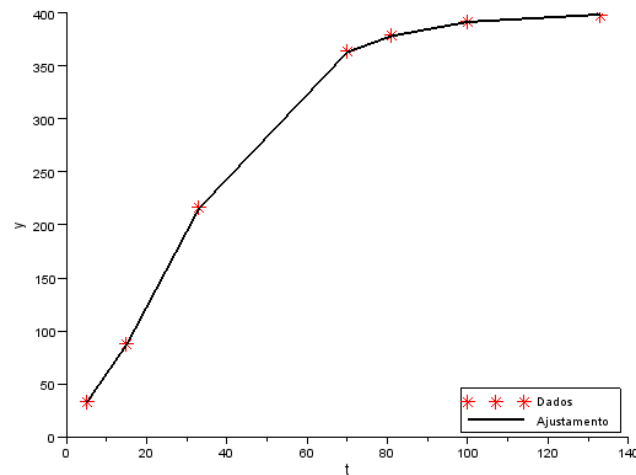


Figura 6.25. Ajustamento da EGZ usando o método de Khilmi. Para mais informação ver o texto

Na utilização do método SBFASTG, usámos as idades 2, 6 e 11 anos e os respectivos comprimentos 172, 280 e 306 mm. Os valores do ajustamento obtidos com este método são $c=0,44337$, $R_1=0,560375$, donde se obtém $y_f = 309,33165$ ($172/0,5560375$), sendo igualmente $t_0=2$. O erro absoluto percentual médio das estimativas é 0.0068242, superior ao obtido com o método de Khilmi.

Na figura 6.27, para mais fácil comparação, insiro o resultado dos dois ajustamentos e os dados de Ricker.

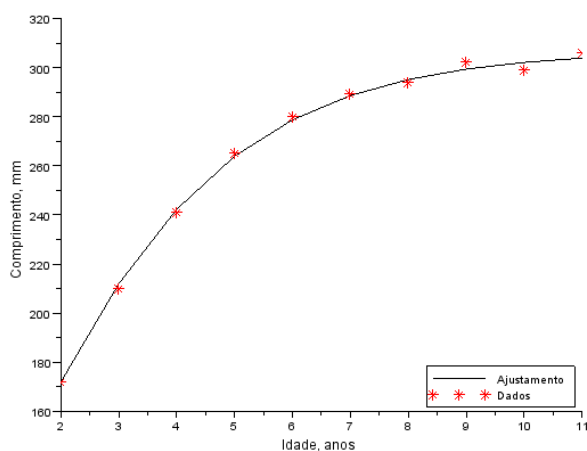


Figura 6.26. Ajustamento da EGZ pelo método de Khilmi, aos dados do comprimento da espécie *Coregonus artedii*, disponíveis em Ricker (1975)

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

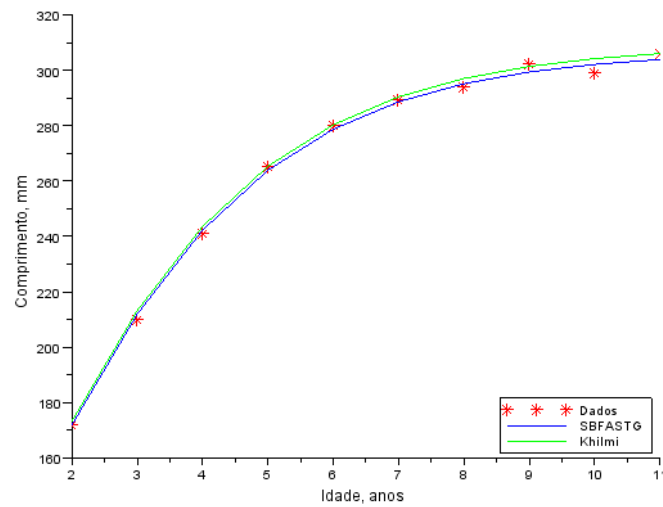


Figura 6.27. Comparação dos ajustamentos dos dados de Ricker recorrendo aos métodos SBFASTG e Khilmi

Uma questão legítima é a seguinte: como se ajusta a equação logística aos dados de Ricker? Vou ajustar a EGZ e a logística recorrendo ao R. A listagem utilizada é a seguinte:

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.4. Ajustamentos das equações logística e de Gompertz aos dados de Ricker

```
##comprimento do arenque lacustre de Ricker em mm
split.screen(figs=c(1,2))
t<-c(2,3,4,5,6,7,8,9,10,11)
y<-c(172, 210, 241, 265, 280, 289, 294, 302, 299, 306)
fit<-nls(y~a*b^exp(-c*(t-2)), start=c(a=307, b=0.2, c=0.4))
fit
summary(fit)
av<-seq(2,11,1)
bv<-predict(fit,list(t=av))
screen(1)
plot(y,main='Gompertz', xlab='Idade, anos', ylab='Comprimento, mm')
lines(bv)
fit2<-nls(y~d/(1+((d-172)/172)*exp(-f*t)), start=c(d=307, f=0.7))
fit2
summary(fit2)
bv1<-predict(fit2,list(t=av))
screen(2)
plot(y, main='Logística', xlab='Idade, anos', ylab='Comprimento, mm')
lines(bv1)
A<-AIC(fit)
A
B<-AIC(fit2)
B
```

O bom ajustamento da EGZ é seguinte:

Formula: $y \sim a * b^{\exp(-c * (t - 2))}$

Parameters:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
a	3.076e+02	1.589e+00	193.63	2.59e-14 ***
b	5.563e-01	5.759e-03	96.59	3.36e-12 ***
c	4.465e-01	1.730e-02	25.81	3.35e-08 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 2.032 on 7 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 5

Achieved convergence tolerance: 3.334e-06

O menos adequado ajustamento da logística tem a seguinte expressão:

Formula: $y \sim d / (1 + ((d - 172) / 172) * \exp(-f * t))$

Parameters:

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

```
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
d 346.07385  34.19853  10.120 7.77e-06 ***
f  0.20692   0.05163   4.008 0.00391 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 15.57 on 8 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 9
Achieved convergence tolerance: 2.88e-06
```

Os valores de AIC são os seguintes:

```
> A<-AIC(fit)
> A
[1] 46.99654
>
> B<-AIC(fit2)
> B
[1] 87.05897
```

O valor de AIC associado ao ajustamento da EGZ (47) é claramente inferior ao do ajustamento da logística (87), pelo que o padrão de crescimento do comprimento do arenque lacustre é praticamente gompertziano. A listagem também nos proporciona o gráfico da figura 6.28.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

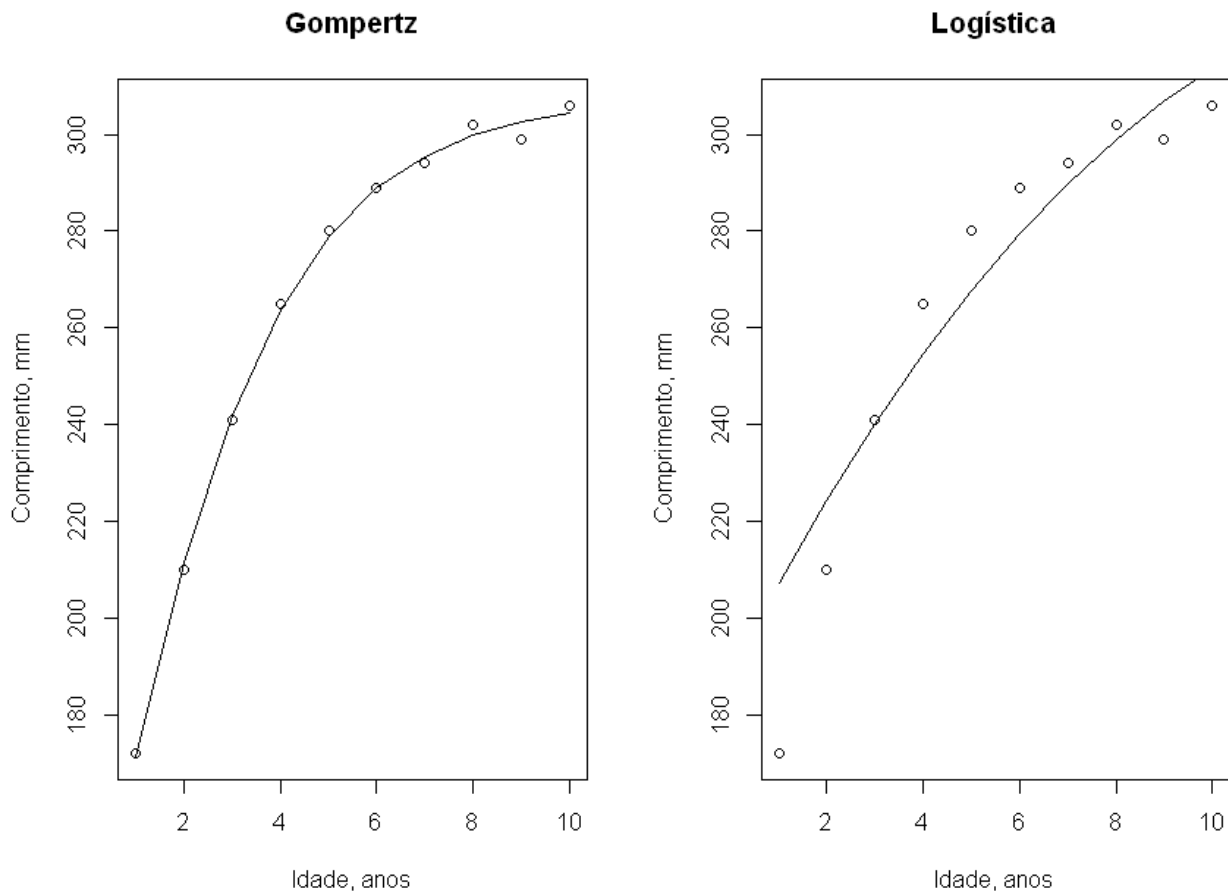


Figura 6.28. Ajustamentos da EGZ e da logística aos dados de Ricker (1975)

6.10.3 Ajustar um Modelo Recursivo

Em benefício da completude, vamos também apresentar o ajustamento de um modelo discreto da EGZ. Seja o modelo da equação (6.41) que relembramos:

$$y_{t+1} = y_t \exp(c \log(y_t) - c \log(y_t)) \quad (6.60)$$

Vamos dividir ambos os membros da equação por y_t e fazer o valor constante $c \cdot \log(y_t) = d$ pelo que temos:

$$\frac{y_{t+1}}{y_t} = e^{(d - c \ln y_t)} \quad (6.61)$$

Logaritmicamos a expressão sendo $q = \ln(y_{t+1}/y_t)$, para obter:

$$q = d - c \ln y_t \quad (6.62)$$

Transformámos o nosso problema no ajustamento de uma regressão linear. Agora temos de criar as variáveis adequadas às transformações introduzidas.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Seja uma série temporal de n dados $y_1, y_2, \dots, y_n$. Vamos construir duas variáveis auxiliares, cujos conjuntos de valores são:

$$y_1 = [y_1, y_2, y_3, \dots, y_{n-1}]$$

$$y_2 = [y_2, y_3, \dots, y_n]$$

pelo que teremos:

$$q = [y_2/y_1, y_3/y_2, \dots, y_n/y_{n-1}]$$

Fazendo $\ln y_1 = y_i$, a regressão a ajustar será:

$$q = d - c y_i$$

Obtivemos a trivial regressão linear que até as calculadoras menos caras ajustam.

Aplicando este procedimento aos mesmos dados de Ricker (1975), no Scilab, usando o comando **reglin**, que escreve a regressão que ajusta como $y = a * x + b$, este estimou $a = -0,3488225$, e $b = 2,0001611$, pelo que temos $y_f = \exp(b/-a) = 309,21477$, $c = -a = 0,3488225$, sendo o erro absoluto percentual médio igual a 0.4828878. É o ajustamento feito com maior erro. Na figura 6.29, apresentamos o gráfico do ajustamento conseguido.

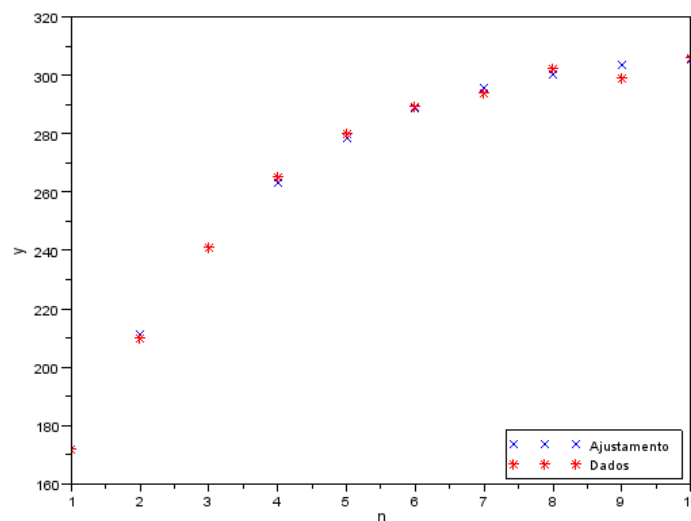


Figura 6.29. Ajustamento da equação (6.41) aos dados de Ricker

Para maior facilidade de comparação resumo os ajustamentos feitos no quadro 6.3.

Quadro 6.3. Resumos dos ajustamentos obtidos para os dados de Ricker. Erro absoluto percentual médio = eapm

Método	c	y_f	R_1	eapm
SBFASTG	0,44337	309,33165	0,56037	0,00682
Khilmi	0,44776	307,04940	0,56017	0,00046
Equação recursiva	0,34882	309,21477	0,55625	0,48289

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.11 O Ajustamento da EGZ no Software Scilab

Insiro quatro listagens, em linguagem do software Scilab, para realizar os ajustamentos do algoritmo SBFASTG, de Khilmi, ajustar a forma exponencial discreta da EGZ, e aplicar o comando **lsqrsolve**. Os programas abrem janelas para as entradas de dados e outra informação prévia, como o número de pontos dos dados. Surgem vectores e matrizes de zeros, nas janelas (figura 6.30). Os zeros devem ser substituídos pelos valores a introduzir.

Caixa 6.5. Algoritmo SBFASTGPZ

```
//Algoritmo SBFASTGPZ
t=evstr(x_matrix('Meter valores de x (idade)',zeros(1,3)))
v=evstr(x_matrix('Meter valores de y',zeros(1,3)))
t0=t(1);t1=t(2);t2=t(3);
v0=v(1);v1=v(2);v2=v(3);
disp('c, y0/yf')
r1 = v0 / v1; r2 = v1 / v2;
for c = .01:0.001:0.3
    a1 = r1 ^ (1 / (1 - exp(-c * (t1 - t0))));
    a2 = r2 ^ (1 / (exp(-c * (t1 - t0)) - exp(-c * (t2 - t0))));
    d = a1 - a2;
    if abs(d) < .01 then disp([c,a1])
    end
end
end
```

Nos ajustamentos que fizer, se subtraiu a primeira idade às idades antes de entrar com elas, deve escrever a equação como :

$$y_t = y_f R^{\exp(-c(t - \text{primeira idade}))}$$

Isto acontece com o método de Khilmi e uso do comando **lsqrsolve**. No emprego do algoritmo SBFASTG, veja a subsecção 6.10.1.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.6. Uso do comando **lsqrsolve**

```

//Ajustar uma curva de Gompertz
//usando o comando lsqrsolve.

//*****
//****Os valores de x são as idades****
//Subtrair a todas as idades o valor da primeira idade, T0
//Dada a maneira como a equação a ajustar foi definida
//*****
clear
X=[];Y=[];
a=evstr(x_matrix('Meter o número de dados',[0]))
m=a(1,1);
T=evstr(x_matrix('Meter primeira idade',[0]))
x=evstr(x_matrix('Meter valores das idades subtraídos da primeira',zeros(1,m)))
y=evstr(x_matrix('Meter valores de y',zeros(1,m)))
//*****
//meter valor inicial de yf e depois de c
//*****
vi=evstr(x_matrix('Meter valores iniciais para cálculo',zeros(1,2)))
//Definir a equação a justar
deff('y=FF(X)','y=a*(Y(1)/a)^exp(-b*X)');
X=[X,x];
Y=[Y,y];
//solução
function e=f1(ab, m)
a=ab(1);b=ab(2),
e=Y-a*(Y(1)/a)^exp(-b*X);
endfunction
[ab,v]=lsqrsolve([vi(1,1);vi(1,2)],f1,size(X,1));
ab
//Calcular a razão entre o valor inicial e final
R=Y(1)/ab(1)
//Simular dados com a curva ajustada
clf
t=x;
z=ab(1)*R^exp(-ab(2)*t);
//Calcular o vector dos erros absolutos percentuais
e=(abs(Y-z)./Y)*100;
//Calcular o erro absoluto percentual médio
eapm=mean(e)
//Criar a matriz dos valores medidos e simulados
M=[z;Y];
//Reajustar as idades para o gráfico
v0=T*ones(1,a)+X';
//Fazer o gráfico dos valores medidos e simulados
plot2d(v0,[M])
xtitle("Ajustamento da curva de Gompertz , usando lsqrsolve" ,"Idade","z,Y")
xgrid()

```

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.7. Ajustar a forma discreta exponencial da EGZ

```
//Ajusta a forma exponencial discreta da EGZ
clear
clf
global b c x1;k=[];z=1;
a=evstr(x_matrix('Meter o número de dados',[0]))
dad=a(1,1);
x1=evstr(x_matrix('Meter valores dos dados',zeros(1,dad)))
n=dad;m=dad;m1=m-1;
x=log([x1(1:1:m1)]);
y1=[x1(1,2:1:m)];y2=[x1(1,1:1:m1)];
y=log([y1]./[y2]);
[a,b]=reglin(x,y)
yf=exp(b/(-a));
c=-a;
disp([yf c])
p=x1(1,1);
for t=1:1:m
K(z,1)=p;
p1=p*exp(b-c*log(p));
p=p1;
z=z+1;
end
k=[K(:,1)]';
plot([k])
plot(x1)
```

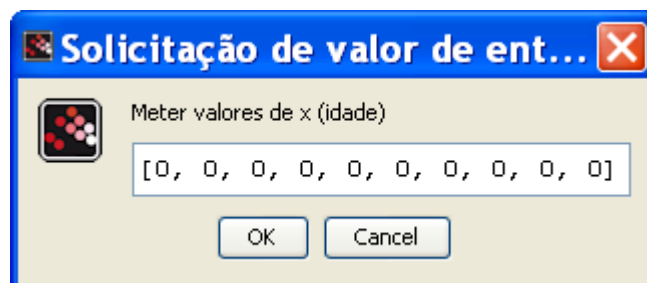


Figura 6.30. Exemplo da janela para entrada das idades, quando se dispõem de dez pontos, ao aplicar qualquer das listagens para ajustamento da EGZ, no Scilab

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.8. Método de Khilmi

```

//Ajustamento da Gompertz pelo método de Khilmi
//meter primeiro o vector das [idades]
//depois os [valores]
clear
clf
a=evstr(x_matrix('Meter o número de pontos',[0]))
dad=a(1,1);
t=evstr(x_matrix('Meter valores de x (idade)',zeros(1,dad)))
v=evstr(x_matrix('Meter valores de y',zeros(1,dad)))
g=dad;n=g-2;m=g;n1=n;
s=[log(v)];
t1=[t(1,1:1:n)];
v1=[v(1,1:1:n)];
s1=[log(v1)];
int1=intsplin([t1],s1);
int2=intsplin([t],s);
b=[s(n)-s(1),s(m)-s(1)];
A=[t(n)-t(1) int1;t(m)-t(1) int2];
b=b';
[x,kerA]=linsolve(A,b)
e1=abs(x(1)/x(2));
Vf=exp(e1);
c=abs(x(2));
R=v(1)/Vf;
disp([Vf c R])
deff("z=f(t)","z=Vf*R^exp(-c*(t-t(1)))");
erperc=[(f(t)-v)./v]
plot(v')
plot(f(t))

```

6.12 O Ajustamento da EGZ Contínua no Software R

Para o leitor familiarizado com o R, ou que nele se queira iniciar, deixo aqui duas curta listagens para ajustar a EGZ contínua, e as respectivas saídas numérica e gráfica.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.9. Ajustamento da EGZ no R

Listagem

```
##Criar uma série de dados somando uma variável aleatória N(10,5)
##à simulação com a equação (6.11)
t<-c(0:90)
y<-c(400*0.4076^exp(-0.05*(t-10))+rnorm(91,mean=10, sd=5))
plot(y) ##gráfico dos dados criados

##Ajustamento
fit<-nls(y~a*b^exp(-c*(t-10)), start=c(a=370, b=0.3, c=0.04))
fit
summary(fit)

##Predizer os valores com a equação ajustada
av<-seq(0,90,0.1)
bv<-predict(fit,list(t=av))
##Fazer o gráfico da curva ajustada
lines(av,bv)
```

Saída

```
Formula: y ~ a * b^exp(-c * (t - 10))

Parameters:
  Estimate Std. Error t value Pr(> |t|)
a 4.123e+02 1.435e+00 287.26 <2e-16 ***
b 4.209e-01 2.762e-03 152.38 <2e-16 ***
c 4.791e-02 7.238e-04 66.19 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 4.928 on 88 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 4
Achieved convergence tolerance: 1.94e-06
```

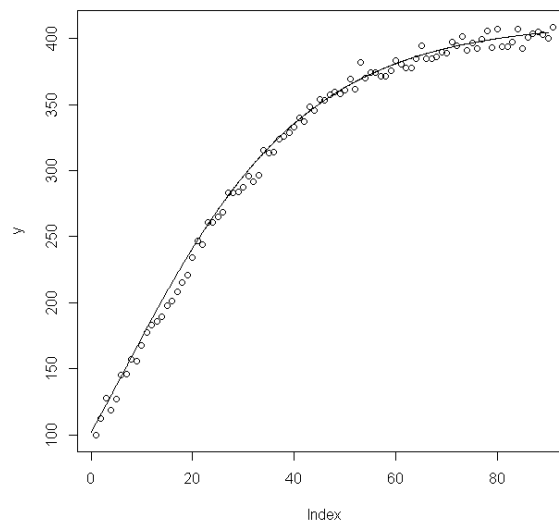


Figura 6.31. Ajustamento da equação (6.11) com o software R. Gráfico produzido pela listagem acima inserida

Também é possível obter uma simulação estocástica da EGZ a partir da sua EDO (equação (6.10)). Isto pode ser realizado, com resultados equivalentes, tanto recorrendo a uma EDO estocástica (por exemplo, Barreto, 2009) como ao algoritmo **SSA** (*stochastic simulator algorithm*) de Gillespie (1977). O SSA é tido como o procedimento padrão para simulações estocásticas de sistemas de EDO's. Sobre o SSA consulte-se Pineda-Krch (2008).

Em tempo contínuo, o algoritmo de Gillespie é usado na simulação Monte Carlo de processos aleatórios de nascimentos e mortes (estocacidade demográfica). O tempo entre os acontecimentos nascimento ou morte é obtido aleatoriamente de uma distribuição exponencial.

Existe uma biblioteca para o R, denominada **GillespieSSA** que aplica este algoritmo (Pineda-Krch, 2012) e que vamos utilizar numa sua aplicação, de acordo com a listagem abaixo inserida.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.10. Ajustamento da EGZ no R, com dados obtidos com o algoritmo SSA

Listagem

Saída

```
##usar o algoritmo SSA para gerar uma simulação
##estocástica da EGZ equivalente à correspondente
##equação diferencial estocástica e fazer o gráfico
##dos valores estocásticos

library(GillespieSSA)
parms <- c( c=0.05 , K=1000)
x0 <- c(N=50)
a <- c("c*N*log(K)", "c*N*log(N)")
nu <- matrix(c(+1,-1),ncol=2)
out <- ssa(x0,a,nu,parms,tf=100,method="D",
maxWallTime=40)
ssa.plot(out)

t<-out$data[,1]
y<-out$data[,2]

##Ajustamento
fit<-nls(y~a*b^exp(-c*t), start=c(a=999, b=0.05, c=0.05))
fit
summary(fit)

av<-t
bv<-predict(fit,list(t=av))
lines(av,bv)
```

```
Nonlinear regression model
model: y ~ a * b^exp(-c * t)
data: parent.frame()
      a      b      c
989.87821 0.04134 0.05760
residual sum-of-squares: 16652885

Number of iterations to convergence: 4
Achieved convergence tolerance: 1.351e-06
> summary(fit)

Formula: y ~ a * b^exp(-c * t)

Parameters:
      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
a 9.899e+02 3.183e-01 3110.0 <2e-16 ***
b 4.134e-02 2.601e-04 158.9 <2e-16 ***
c 5.760e-02 7.994e-05 720.6 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 21.38 on 36436 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 4
Achieved convergence tolerance: 1.351e-06
```

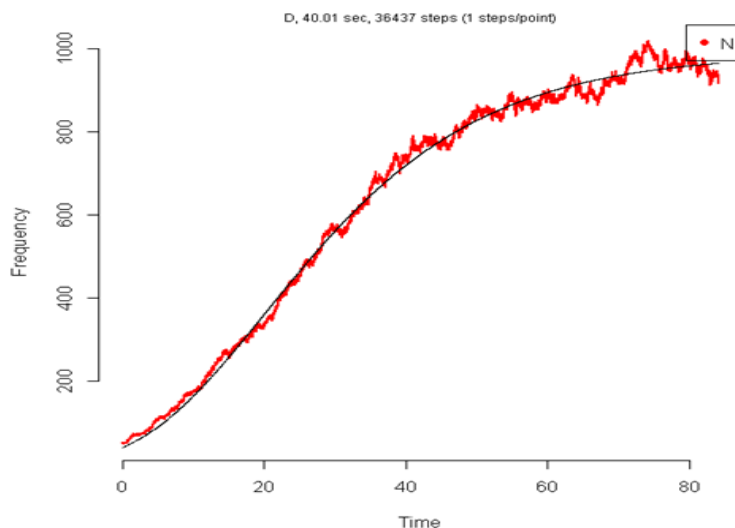


Figura 6.32. Simulação da equação (6.10) com o algoritmo SSA e respetivo ajustamento. Dados da simulação a vermelho, EGZ ajustada a preto. A saída é a da biblioteca utilizada, a que sobrepusemos a curva ajustada. $N=y$. Foi utilizado o método D, que levou 40,01 segundos e realizou 36437 passos, como surge em cabeçalho do gráfico

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.11. Método de Khilmi no R

```
##Método Khilmi
#criar uma série dados simulados obtendo os seus logaritmos naturais
x<-c(5, 15, 33, 70, 81, 100, 133)
y<-log((800*0.0891^exp(-0.041*(x-10))))

##criar uma sequência de dados simulados para depois achar os erros
##sequência de idades
xi<-seq(10,200,by=10)
##sequência de dados
v<-800*0.0891^exp(-0.041*(xi-10))

##obter uma função por interpolação com o comando splinefun
fp<-splinefun(x, y , method = c("fmm"),
ties = mean)

##calcular os integrais do método Khilmi
int2<-integrate(fp, 10,90)
int1<-integrate(fp, 10,70)

##criar o sistema de equações lineares
b<-c(fp(xi[7])-fp(xi[1]),fp(xi[9])-fp(xi[1]))
b<-matrix(c(b[1],b[2]),nrow=2)
a1<-xi[7]-xi[1]
a3<-xi[9]-xi[1]

##Achar a solução do sistema de equações
A<-matrix(c(a1, int1$value, a3, int2$value), nrow=2, byrow=T)
g <- solve(A, b)

##extrair os parâmetros de EGZ
e1<-abs(g[1]/g[2])
Vf<-exp(e1)
Vf
c<-abs(g[2])
c
R<-v[1]/Vf
R

##fazer o gráfico dos dados e dos criados pelo aumento
z<-Vf*R^exp(-c*(xi-10))
mt<-matrix(c(v,z),ncol=2)
matplot(xi, mt,type='l')

## calcular o erro absoluto médio percentual
emap<-mean((abs(v-z)/v)*100)
emap
```


6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Vou também apresentar a aplicação do método de Khilmi, no R, criando uma hipotética situação em que se conhecia o volume em pé de um carvalho roble, medido aos 5, 15, 33, 70, 81, 100 e 133 anos. Para simular os dados, os valores de y_i , R_1 e c usados são respetivamente: 800 m³, 0,0891, 0,041. Correndo o programa que abaixo se insere obtêm-se as estimativas seguintes: 800,259 m³, 0,08907117 e 0,0411951, associando-se a simulação executada o erro absoluto percentual médio igual a 0,1651016.

Insiro agora a listagem e a figura produzida, 6.33. Os valores dos dados e os simulados são praticamente coincidentes.

No software R, o comando **SSgompertz** ajusta a forma da EGZ da equação (6.26). Este comando fornece os valores dos parâmetros *Asym*, *b2* e *b3*, e o gradiente da equação ajustada. Para obter os parâmetros da equação (6.11), faz-se $y_i = \text{Asym}$, $c = -\log(b3)$ e $R = \exp(-b2)$.

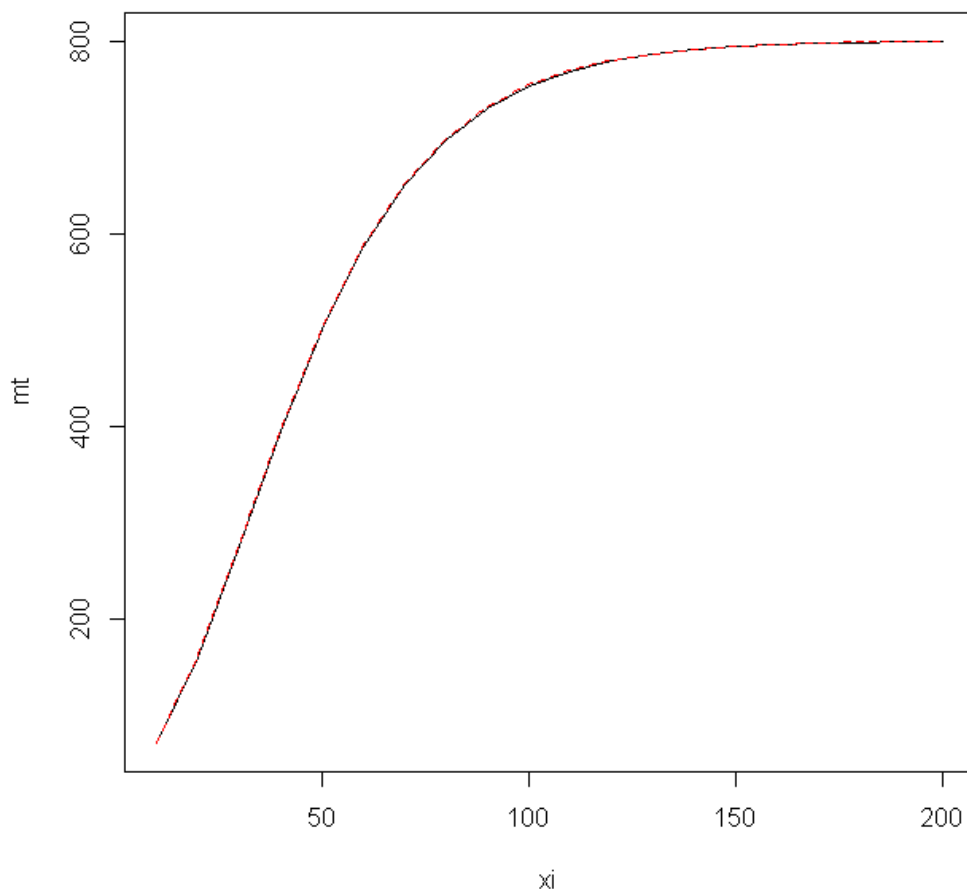


Figura 6.33. Dados e seu ajustamento pelo método de Khilmi, de acordo com a listagem anterior. xi=idades; mt=matriz em que as colunas são os dados (a vermelho) e os valores dados pelo modelo ajustado

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.13 Ajustar o Método de Khilmi no wxMaxima

Em benefício da completude, relativamente ao software utilizado, vou inserir uma aplicação do método de Khilmi ao ajustamento da EGZ, a dados simulados, como se insere abaixo.

Na figura 6.34, apresenta-se o gráfico onde se comparam os dados com os valores ajustados. Pode-se verificar que o ajustamento conseguido é altamente satisfatório.

Para calcular a média dos erros absolutos percentuais usámos o comando *mean*, da biblioteca *descriptive*, que é carregada (*load(descriptive)*).

6.14 Procedimento Geral par Caracterizar uma Espécie

Dispondo-se de uma série temporal dos valores de y_i , referentes a medições de um indivíduo, ou uma população, é fácil obter os valores característicos da espécie, como se explana no fluxograma da figura 6.34.

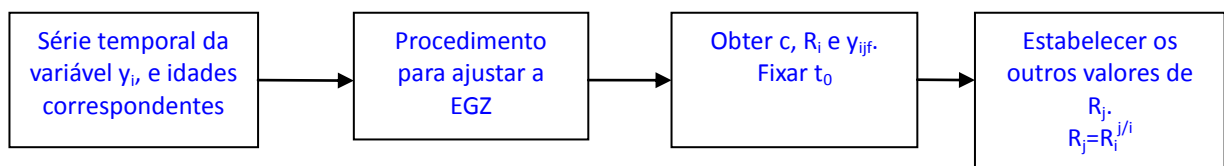


Figura 6.34. Fluxograma para obter os parâmetros característicos de uma espécie

Este fluxograma é aplicado na secção 7.6.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.12. Ajustamento da EGZ pelo método de Khilmi, no Maxima

0.1 Exemplo do ajustamento da EGZ pelo método de Khilmi

```
(%i25) kill(all);
(%o0) done
Criar os dados a que se ajusta a EGZ
(%i1) v:[167, 237, 293, 334, 361, 379, 390, 397, 403]$
s:float(log(v))$
(%i3) s1:[5.117993812416755,5.468060141135132,
5.680172609017068,5.811140992976701,5.888877958332881,
5.937536205082426,5.966146739123692]$
Criar o sistema de duas equações lineares
(%i4) t:[10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90]$
(%i5) t1:[10, 20, 30, 40, 50, 60, 70]$
(%i6) m:s1[7]-s1[1]$
(%i7) n:s[9]-s[1]$
(%i8) b:t[7]-t[1]$
(%i9) b1:t[9]-t[1]$
Integrais pela regra de Simpson
(%i10) a1:10/3*(s[1]+4*(s[2]+s[4]+s[6]+s[8])+2*(s[3]+s[5]+s[7])+s[9])$
(%i11) a:10/3*(s[1]+4*(s[2]+s[4]+s[6])+2*(s[3]+s[5])+s[7])$
Achar a solução do sistema de equações
(%i12) sol:float(linsolve([b*x+a*y-m=0,b1*x+a1*y-n=0],[x,y]));
rat: replaced -0.8481529267069 by -10717849/12636694 = -0.8481529267069
rat: replaced 343.6306368100579 by 493966635/1437493 = 343.6306368100579
rat: replaced -0.8809427495299 by -38256529/43426805 = -0.8809427495299
rat: replaced 463.3000648894551 by 398402845/859924 = 463.3000648894554
(%o12) [x=0.2933816384691,y=-0.048758008124579]
(%i13) sol;
(%o13) [x=0.2933816384691,y=-0.048758008124579]
Extraír os parâmetros da EGZ da solução obtida
(%i14) g:rhs(sol[1]);
(%o14) 0.2933816384691
(%i15) c:rhs(sol[2]);
(%o15) -0.048758008124579 ←
(%i16) vf:float(exp(-g/c));
(%o16) 410.3852972980019 ←
(%i17) R:v[1]/vf;
(%o17) 0.40693465652775 ←
Achar erros percentuais
(%i18) g(t):=vf*R^e^(c*(t-10));
(%o18) g(t):=vf R^e^(c*(t-10))
(%i19) est:g(t);
(%o19) [167.0,236.2635480132778,292.3688334641687,333.2402188742467,
361.1229353267459,379.3901913591862,391.063354526323,398.4092803772023,
402.9887183537152]
```

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

```

Estimar o erro absoluto percentual médio, erra
(%i20) err:((v-est)/v*100);
(%o20) [0.0, 0.31073923490388, 0.21541519994243, 0.22747937896806, -
0.034054107131829, -0.10295286522063, -0.27265500674949, -0.35498246277137,
0.0027994159515563]
(%i21) load(descriptive);
(%o21)
C:/Programas/Maxima-5.27.0/share/maxima/5.27.0/share/descriptive/descriptive.mac
(%i22) erra:mean(abs(err));
(%o22) 0.16900863018214
Fazer um gráfico com os dados e as estimativas
(%i23) xy: [[10, v[1]], [20, v[2]], [30, v[3]], [40, v[4]], [50, v[5]],
[60, v[6]], [70, v[7]], [80, v[8]], [90, v[9]]]$

plot2d([[discrete, xy], 410.38*0.40693^exp(-0.048758*(k-10))], [k,10,90],

[style, points, lines], [color, red, blue],

[point_type, asterisk],

[legend, "Dados", "Ajustamento"],

[xlabel, "Idade, anos"],

[ylabel, "Metros cúbicos"])]$

```

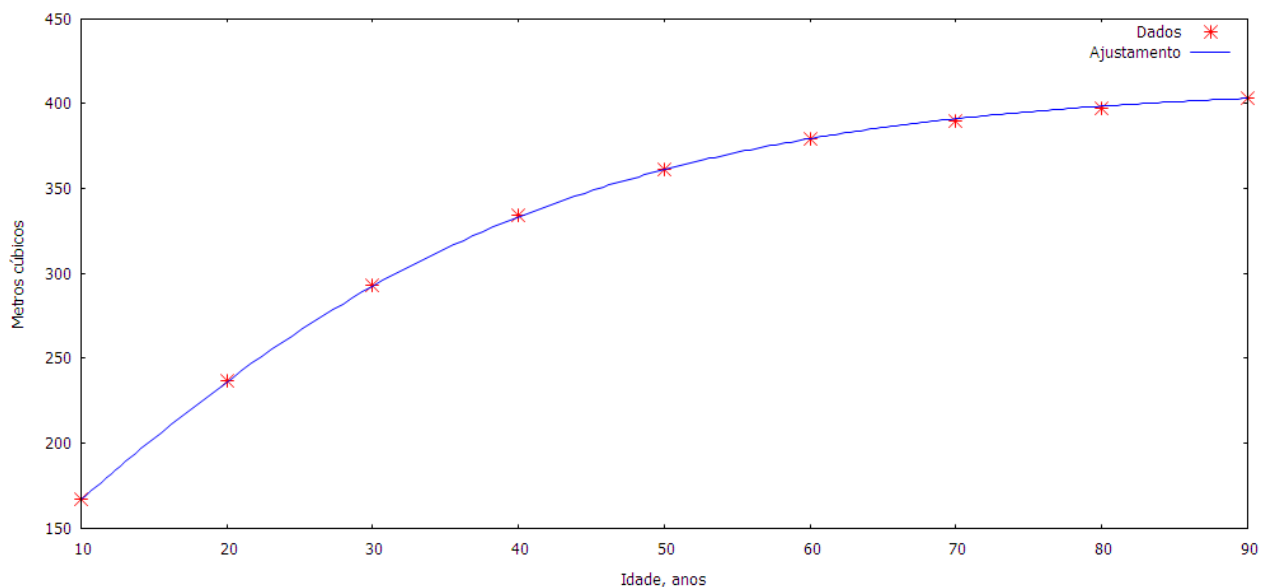


Figura 6.35. Comparação gráfica entre os dados iniciais e os valores obtidos pelo ajustamento pelo método de Khilmi, no software wxMaxima

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.15 Um Algoritmo à la Bartlett para a Simulação Estocástica da EGZ

A partir dos pressupostos da equação logística que conduzem à dedução apresentada na secção 5.3, Bartlett (1960) estabeleceu um procedimento para efetuar simulações estocásticas desta equação, também explanado e ilustrado em Poole (1974).

Analogamente, vamos apresentar um algoritmo para realizar simulações estocásticas da EGZ, a partir do material da subsecção 6.3.1.

A partir das equações (6.2) a (6.4) escrevemos:

$$N=y*(n_0-n_1*\log(y))$$

$$M=y*(m_0+m_1*\log(y))$$

$$D=y*((n_0+m_0)-(n_1-m_1)*\log(y))$$

D é a probabilidade de acontecer um nascimento ou uma morte intervalo de tempo Δt .

A probabilidade da população crescer de um indivíduo no intervalo de tempo Δt é:

$$\Pr(y \rightarrow y+1)=N/D$$

A probabilidade da população decrescer de um indivíduo intervalo de tempo Δt escreve-se:

$$\Pr(y \rightarrow y-1)=M/D$$

A simulação estocástica da EGZ obtém-se com o seguinte algoritmo:

1. Calcular N/D e M/D.
2. Obter um número casual c tal que $0 < c < 1$.
3. Se $c > N/D$, diminuir a população de um indivíduo, se menor aumentar a população de um indivíduo.
4. Voltar ao passo 1 e repetir o procedimento.

Vamos estabelecer quando acontecem, também aleatoriamente, os nascimentos e mortes.

Para cada acontecimento (nascimento ou morte) estimamos um período de tempo aleatório T:

$$T=-1/D \ln(1-r)$$

em que r é um número casual tal que $0 < r < 1$. Calcula-se um valor de T para cada acontecimento, e somam-se os seus valores para estimar o tempo t decorrido durante a execução iterativa do algoritmo, que se fizer.

Na figura 6.36, apresento 15 simulações da EGZ, em que ocorrem 100 eventos (nascimento ou morte) em cada uma.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

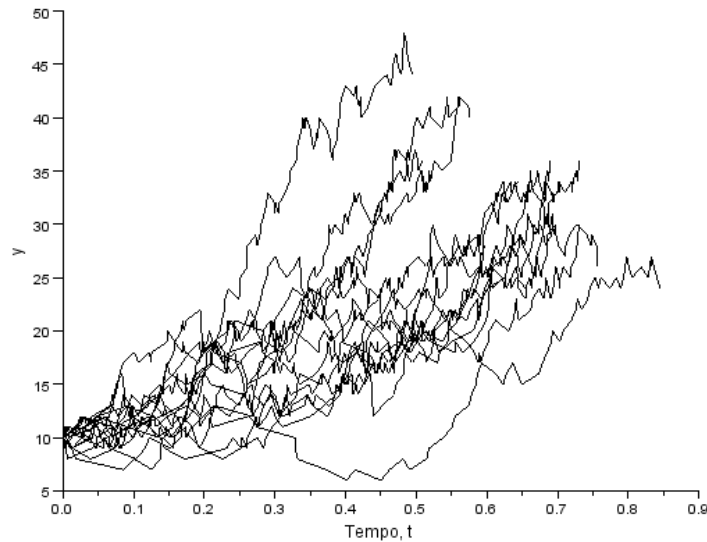


Figura 6.36. Quinze simulações estocásticas da EGZ, com o algoritmo *à la* Bartlett. Em todas as simulações tomou-se $y_0=10$, $n_0=5$, $m_0=3$, $n_1=0,01$, $m_1=0,06$

A seguinte listagem foi utilizada, no Scilab 5.3.2, para obter a figura 6.34.

Se aleatoriamente a população se extinguir, ocorre $\log(0)$ e o programa interrompe a sua execução.

Pode haver interesse em obter informação sobre a variação de uma população depois de atingir a capacidade de sustentação, y_f . Uma maneira de estimar y_f é fazer uma longa série de simulações, e achar a média dos últimos valores, depois da diferença entre os valores simulados passar a ser mais pequena. Este valor médio é tomado como y_0 , para realizar simulações da variação estocástica do tamanho da população depois de atingir y_f .

Suponhamos uma população em que $y_0=65$, $n_0=1,3$, $m_0=1$, $n_1=0,01$, $m_1=0,06$. Com estes parâmetros realizámos 30000 aplicações do algoritmo descrito. Com os valores obtidos traçámos um gráfico semelhante ao da figura 6.35.

Além disto:

- Traçamos um histograma das frequências relativas dos valores agrupados em classes de tamanho

- Calculámos a média (79,930702) e a variância (929,83817) dos 30000 valores obtidos, determinámos os seus valores máximos (154) e mínimo (12). O valor de y_f dado pela equação (6.5) é igual a 72,654424.

- Usámos estes valores para estabelecer uma curva da distribuição normal e inscreve-la no gráfico do histograma

O resultado obtido apresenta-se na figura 6.37.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.13. Listagem para obter a figura 6.34

```
clear
clf
n1=0.01;m1=0.06;
n0=5;m0=3;

N='y*(n0-n1*log(y))';
M='y*(m0+m1*log(y))';
D='y*((n0+m0)-(n1-m1)*log(y))';

for k=1:15
    y=10;Y=[y];T=[0];
    for i=1:100
        g=rand(666);
        pn=eval(N)/eval(D);
        pm=eval(M)/eval(D);
        if g>pn then y=y-1;
        else y=y+1;
        end
        Y=[Y y];
        roy=eval(D);
        f=1-rand(555);
        t=-1/roy*log(f);
        T=[T t];
    end
    x=cumsum(T);
    plot2d(x,Y)
end
xtitle(' ','Tempo, t','y')
```

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

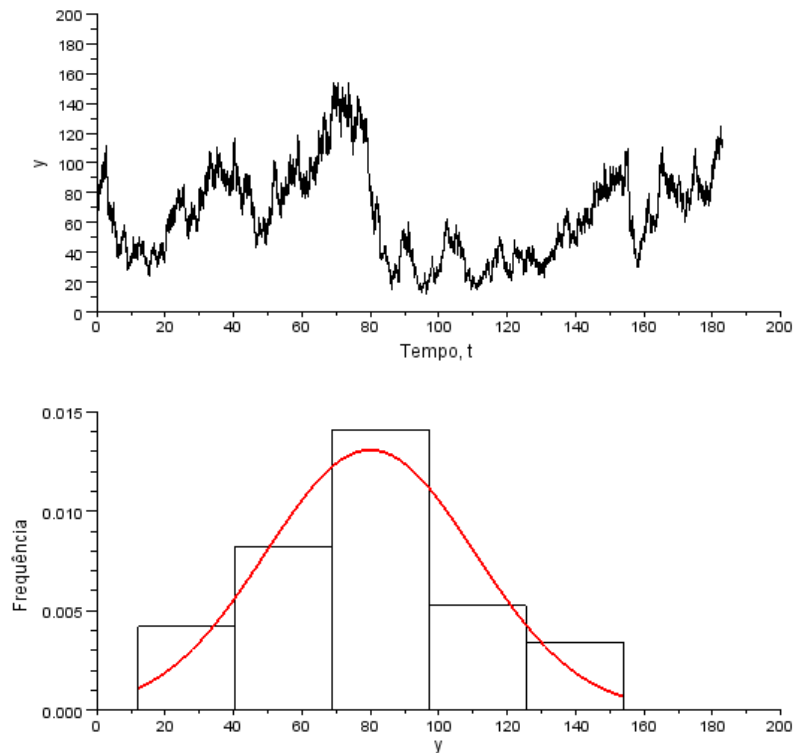


Figura 6.37. Simulação estocástica da EGZ, depois de atingida a capacidade de sustentação y_f . Para mais pormenores ver o texto

Sem empreendermos uma análise mais aprofundada, após se atingir a capacidade de sustentação, é aceitável admitirmos ser provável que os valores de y tenham uma distribuição normal. A robustez desta asserção será reforçada pela confirmação obtida com realizações de mais simulações iguais à única empreendida.

O algoritmo exposto simula a estocacidade demográfica, de acordo com o exposto na secção 1.2.

Recorrendo à forma explícita da EGZ (equação (6.11)), podemos simular a ocorrência de valores estocásticos de y_t , devido à estocacidade ambiental. No quadro 6.1, caracterizámos a dinâmica do carvalho roble. Vamos aplicar essa informação. Suponhamos um carvalhal regular crescendo num local em que devido à variação aleatória dos factores do meio que afectam o seu crescimento, o valor final da biomassa total $y_{0,7f}$ tem uma distribuição log-normal com média 7 e variância 0,025. Queremos obter gráficos análogos aos da figura 6.35. Vamos simular o crescimento até aos 500 anos, limite da longevidade do carvalho roble, e considerar só os valores da biomassa total dos 200 aos 500 anos. O que se pretende pode ser obtido com a seguinte listagem em Scilab:

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Caixa 6.14. Listagem para a simulação estocástica da biomassa total de um carvalhal

```
clear
clf

//Valores aleatórios de yf com N(7, 0.025)
yf=grand(1,500,'nor',7,0.025);
//Vetor de valores de yf
yf=exp(yf);
//Idades dos valores a calcular
g=1:1:500;
E=exp(-0.041*(g));
//Vetor do crescimento da biomassa total
TB=[yf.*0.08813.^E];

subplot(1,2,1)//Gráfico da biomassa total
plot(TB)

Y=TB(:,200:500);//extrair os valores dos 200 aos 500 anos
miu=mean(Y);//média dos valores
vari=st_deviation(Y)// desvio padrão

h=gsort(Y); //ordenar os valores extraídos
subplot(1,2,2)
histplot(5,h)//Histograma dos valores

li=min(Y);lsu=max(Y);//limites inferior e superior

var=st_deviation(Y)^2; //variância
x=li:1:lsu; //domínio
miu=mean(Y);
nor=1/(sqrt(var*2*pi))*exp(-(x-miu)^2/(2*var));//curva normal
plot2d(x,[nor])
```

Para obter uma distribuição log-normal gerei uma variável normal e exponenciei a variável aleatória obtida (Gentle, 1998:102). Os gráficos obtidos exibem-se na figura 6.39. Introduzimos as legendas e formatámos os gráficos com a interface gráfica da janela de gráficos do Scilab.

As frequências exibidas nas figuras 6.35 e 6.36 são relativas.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

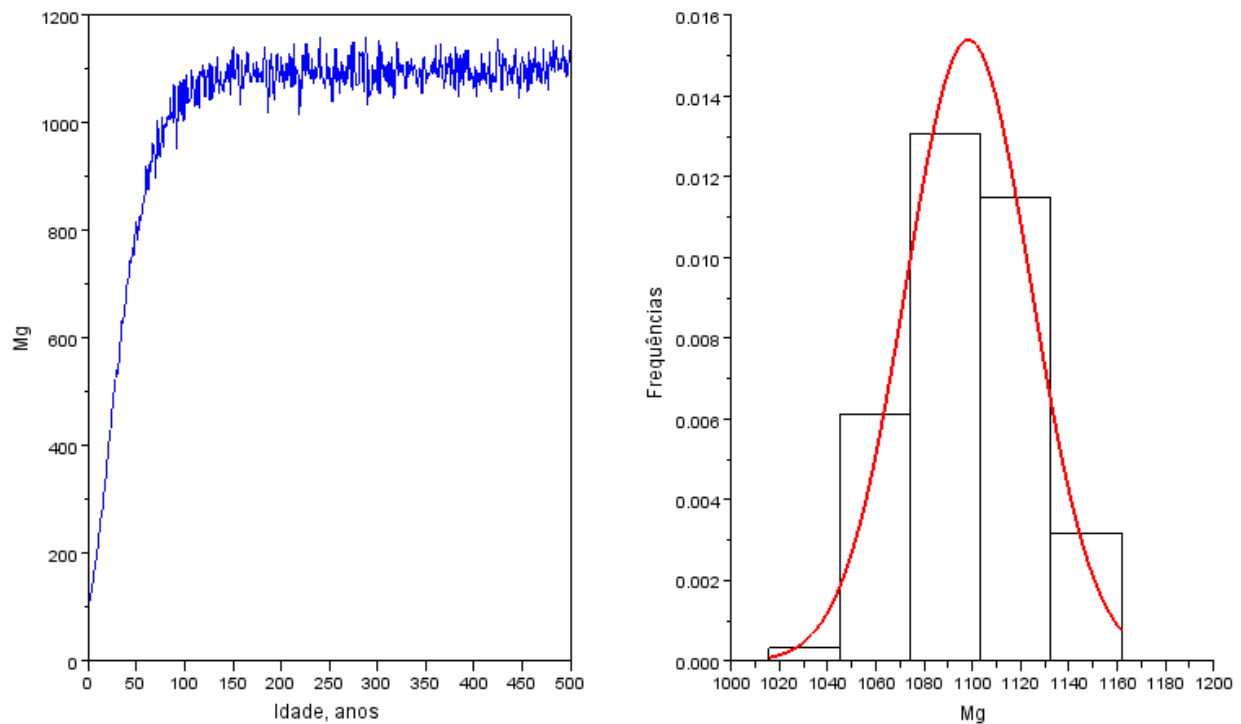


Figura 6.38. Simulação do crescimento de um carvalho roble com variação estocástica da biomassa final. O gráfico da direita brange os valores da biomassa dos 200 aos 500 anos de idade. Para mais pormenores ver o texto

O segundo gráfico da figura 6.39 reflete o procedimento simulatório utilizado.

No R, um exemplo de um exercício semelhante é o seguinte:

```
rm()
> f<-rnorm(500, 1100, 50) ## obter 1000 valores de LN(1100, 50)
> t<-seq(1,500,by=1) ## idades
> TB<-c(f*0.088^exp(-0.041*t)) ## vetor aleatório do valores finais
> Mg<-TB[200:500]##extrair valores dos 200 aos 500 anos
> library(MASS) ## chamar a biblioteca MASS (Venables e Ripley, 2002)
> fitdistr(Mg, 'normal') ## Ajustar a distribuição normal aos dados simulados
  mean      sd
1100.165411 47.619899  ← Saída do ajustamento, média, desvio padrão
( 2.744765) ( 1.940842)  ← Erros padrão do ajustamento
> hist(Mg) ## traçar o histograma dos dados simulados
```

O gráfico do histograma gerado exibe-se na figura 6.39.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

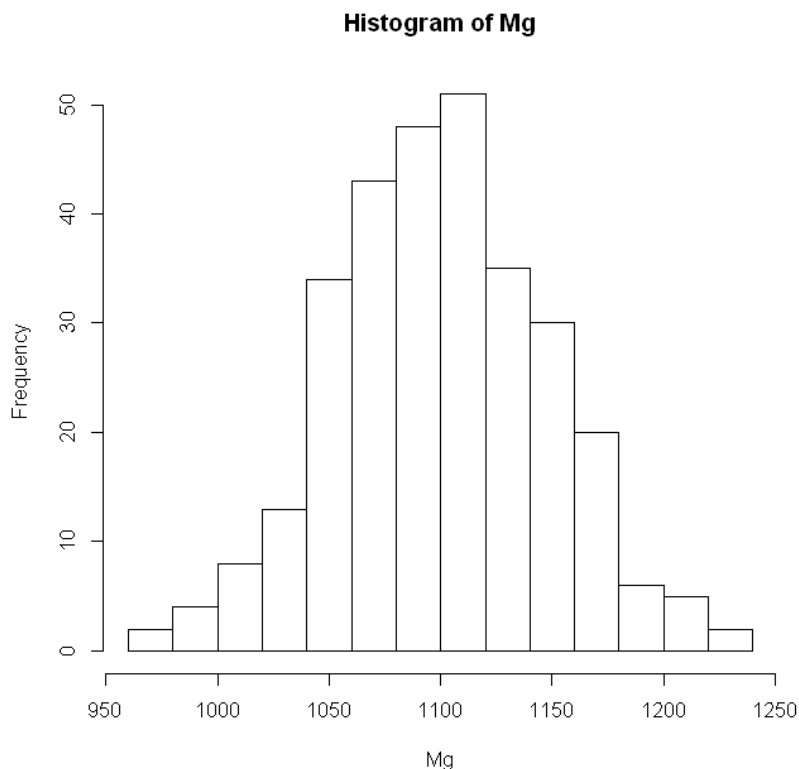


Figura 6.39. Histograma da simulação estocástica da biomassa final de um carvalhal roble, executada no R. Para mais pormenores ver o texto

A encerrar este capítulo, no quadro 6.4, insiro um roteiro para facilitar a localização das principais equações relativas aos modelos logístico e de Gompertz.

Quadro 6.4. Roteiro das equações logística e de Gompertz

	Modelo logístico	Equação de Gompertz
	Forma contínua	
Equação diferencial	Equação (5.8)	Equação (6.10)
Forma explícita	Equação (5.12)	Equação (6.12) Equação (6.24) Equação (6.25)
y^*	Caixa 5.2	Equação (6.29)
dy^*/dt	Caixa 5.2	Equação (6.34)
t^*	Equação (5.13)	Equação (6.30)
Condição de estabilidade	Caixa 5.4	Equação (6.36)
	Forma discreta	
Forma explícita	Equação (5.19) Equação (5.20) Equação (5.22)	Equação (6.40) Equação (6.42) Equação (6.43) Equação (6.44) Equação (6.46)

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

6.16 Bibliografia

- Bajzer, Z., 1999. Gompertzian Growth as a Self-Similar and Allometric Process. *Growth Dev Aging*, 63:3-11.
- Bajzer, T., S. Vuk-Pavlović e M. Huzak, 1997. Mathematical modelling of tumor growth kinetics. Em J. A. Adam and N. Bellomo (compiladores) *A Survey of Models for Tumor-Immune System Dynamics*, Birkhauser, Boston, pp. 89-132.
- Bajzer, Z. e S. Vuk-Pavlovic, 2000. New dimensions in Gompertzian growth. *J. Theor. Med.* 2, 307-315.
- Banks, R. B., 1994. *Growth and Diffusion Phenomena. Mathematical Frameworks and Applications*. Springer-Verlag, New York.
- Baranowitz, S. A., P. F. A. Maderson e T. G. Connely, 1979. Lizard and Newt Tail Regeneration: A Quantitative Study. *J. Exp. Zool.* 210: 17-38.
- Barreto, L.S., 1989. The 3/2 power law: a comment on the specific constancy of K. *Ecological Modelling*, 45:237-242.
- Barreto, L. S., 1991. SPESS - a simulator for pure even-aged self-thinned stands. *Ecological Modelling*, 54:127-132.
- Barreto, L. S., 1994. The clarification of the 3/2 power law using simulators SANDRIS and PINASTER. *Silva Lusitana*, 2(1):17-30.
- Barreto, L. S., 1995. *Povoamentos Jardinados. Instrumentos para a sua Gestão*. Publicações Ciência e Via, Lda., Lisboa.
- Barreto, L. S., 2000. *Pinhais Mansos. Ecologia e Gestão*. Estação Florestal Nacional, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2004. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. "e-book". Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. "e-book". Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Bartlett, S. E., 1960. *Stochastic Population Models in Ecology and Epidemiology*. Methuen and Company, Ltd, London.
- Bauer, F. e C. Castillo-Chávez, 2001. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. Springer, New York.
- Bertalanffy, L. von, 1973. *Teoria Geral dos Sistemas*. Editora Vozes, Petrópolis, Brasil.
- Causton, D. R. e J. C. Venus, 1981. *The Biometry of Plant Growth*. Edward Arnold, London.
- Deléage, J-P., 1993. *História da Ecologia. Uma Ciência do Homem e da Natureza*. Publicações Dom Quixote, Lisboa.
- France, J. e J. H. M. Thornley, 1984. *Mathematical models in agriculture*. Butherworths, London.
- Gentle, J. E., 1998. *Random Number Generation and Monte Carlo Methods*. Springer, New York.
- Gillespie, D. T., 1977. Exact Stochastic Simulation of Coupled Chemical Reactions. *Journal of Physical Chemistry*, 81, 2340-2360.
- Gompertz, B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new method of determining the value of life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc.*, 36, 513-585. Disponível na internet.
- Hamilton, G. C., and J. M. Christie, 1971. *Forest Management Tables (Metric)*. Forest Commission Booklet Nº 34, Her Majesty's Stationery Office, London.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hooker, P. F., 1965. Benjamin Gompertz. *Journal of the Institute of Actuaries*, 91:203-312.
- Hutchison, G. E., 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Karkach, A. S., 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic Research*, 15:347-400.
- Kingsland, S. E., 1985. *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Khilmi, . G. F., 1962. *Theoretical Forest Biogeophysics*. National Science Foundation, Washington, D. C.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kritzing, W. J., 2011. *Allometric Description of Ostrich (Struthio camelus var. domesticus) Growth and Development*. Department of Animal Sciences, Faculty of AgriScience, Stellenbosch University. Tese de Mestrado.
- Lauro, E. De, S. De Martino, S. De Siena, e V. Giorno, 2010. Stochastic origin of Gompertzian growths. <http://arxiv.org/abs/1012.4978v1> [q-bio.QM] 22 Dec 2010.
- Li, Y., 2011. Stability and bifurcation analysis of a discrete Gompertz model with time delay. *World Academy of Science, Engineering and Technology* 80 : 1441-1444.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

- Martinez-Vilalta, J., Lopez, B.C., Adell, N., Badiella, L. and Ninyerola, M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* **14**: 2868-2881.
- Medawar, P. B., 1940. Growth, growth energy, and ageing of the chicken's heart. *Proc. Roy. Soc. B. London* 129:332-355.
- Michaelis, L. e M. Menten, 1913. Die kinetic der invertinwirkung. *Biochemische Zeitung*, 49:333-369.
- Medin, D. E., Anderson, A. E., 1979. *Modelling the Dynamics of a Colorado Mule Deer Population*. Wildlife Monographs Nº 68. The Wildlife Society, Inc.
- Monod, J., 1958. *Recherches sur la Croissance des Cultures Bacteriennes*. Herman, Paris.
- Morris, W. F. e D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservation Biology. Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Peng, T., 2008. A Bioeconomic Model of Continuous Harvesting for a Single Species Fishery. *International Journal of Pure and Applied Mathematics*, 48(1): 21-31.
- Pineda-Krch, M., 2012. GillespieSSA: Gillespie's Stochastic Simulation Algorithm (SSA). R package version 0.5-2, URL <http://CRAN.R-project.org/package=GillespieSSA>.
- Pineda-Krch, M., 2008. GillespieSSA: Implementing the Stochastic Simulation Algorithm in R. *Journal of Statistical Software*, 25(12):1-18. <http://www.jstatsoft.org/>
- Poole, R. W., 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York.
- T. Pradhan e K.S. Chaudhuri, 1998. Bioeconomic Modeling of a Single-species Fishery with Gompertz Law of Growth. *J. Biol. Syst.*, 6:393-409.
- Pütter, A. (1920). Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 180:298-340.
- Ricker, W. E., 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 382 pp.
- Roughgarden, J., 1998. *A Primer of Theoretical Ecology*. Prentice Hall.
- Satoh, D., 2000. A discrete Gompertz equation and a software reliability growth model, *IEICE Trans.*, E83-D-7: 1508-1513.
- Scudo, F. M. e J. R. Ziegler, 1978. *The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940*. Springer-Verlag, Berlin.
- Soetaert, K. e P. M. J. Herman, 2009. *A Practical Guide to Ecological Modelling Using R as a Simulation Platform*. Springer, Berlin.
- Sibly, R. M., D. Barker, M. C. Denham, J. Hone e M. Pagel, 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science*, 309:607-610.
- Venables, W. N. e B. D. Ripley, 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. Springer, New York.
- von Bertalanffy, L., 1973. *Teoria Geral dos Sistemas*. Editora Vozes Ltda., Petrópolis, Brazil.
- Waring, R. H. and Schlesinger, W. H., 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, Orlando.
- Winsor, C. P., 1932. The Gompertz curve as growth curve. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1-8. Por citação.
- Yoda, K., et al., 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Biol. Osaka City Univ.*, 14:107-126. Por citação.
- Zullinger, E. M., Ricklefs, R. E., Redford, K. H., and Mace, G. M. (1984). Fitting sigmoidal equations to mammalian growth rates. *J. Mamm.*, 65 (4):607-636. Como descrito em Karkach (2006).

Apêndice I

Ajustamento expedito da EGZ a uma série de dados com padrão gompertziano

Provavelmente, o processo mais expedito de ajustar uma EGZ é o que se passa a descrever.

Seja a série de dados $Y=[y_1, y_2, \dots, y_n]$. Logaritmizar os dados obtendo uma variável $X=\log(Y)$. temos então:

$$X_{t+1}=a+bX_t \quad (6.1A)$$

em que $a=c*\log(y_f)$. Virá assim:

$$c=-(b-1), \quad y_f=\exp(a/c) \text{ e } R=y_1/y_f.$$

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Um exemplo no Scilab.

```
clear
clf
t=0:1:90;
g=[400*0.4076^exp(-0.05*t)];
plot(g,'r')

x=log(g(1:90));
y=log(g(2:91));
coefs=regress(x,y);

c=-(coefs(2)-1);
k=exp(coefs(1)/c);
R=g(1)/k
disp(['c=',+string(c),' K=',+string(k),' R=',+string(R)])
z=k*R^exp(-c*t);
plot(z)
```

A saída da listagem é a seguinte:

!c= 0.0487706 K= 400 R= 0.4076 !

onde $y_f = K$. O ajustamento obtido está correto como se confirma na figura 6.1A.

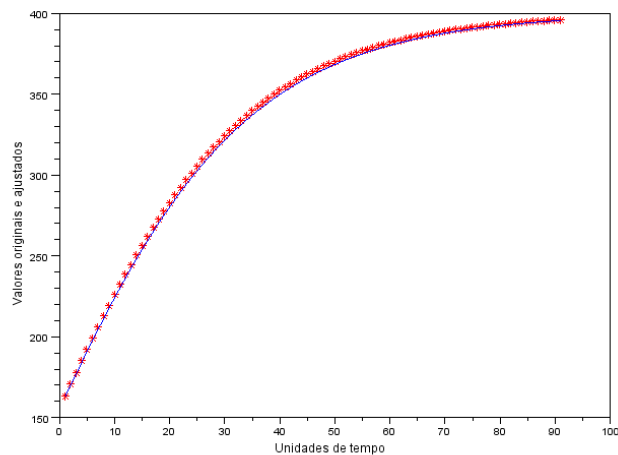


Figura 6.1A. Gráfico do ajustamento da EGZ pelo método inserido neste Apêndice, no Scilab

O ajustamento no R será:

```
t<-c(0:90)
y0<-c(400*0.4076^exp(-0.05*t))

x<-log(y0[-91])
y<-log(y0[-1])
```

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

```

model0<-lm(y~x)
summary(model0)
Call:
lm(formula = y ~ x)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-1.123e-15 -4.081e-16 -1.320e-17  2.317e-16  4.031e-15

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 2.922e-01  1.607e-15  1.819e+14 <2e-16 ***
x           9.512e-01  2.773e-16  3.430e+15 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 6.065e-16 on 88 degrees of freedom
Multiple R-squared:  1,    Adjusted R-squared:  1
F-statistic: 1.177e+31 on 1 and 88 DF, p-value: < 2.2e-16

> plot(x,y)
> cf<-coef(model0)
>
> a<- cf[1]
> b<-cf[2]
> yv<-a+b*x
> lines(x,yv)
>
> c<--(b-1)
> k<-exp(a/c)
> c
      x
0.04877058
> k
(Intercept)
      400
>
> R<-y0[1]/k
> R
(Intercept)
      0.4076
>

```

Obtendo-se igualmente o gráfico da figura 6.2A.

Dispondo-se destes parâmetros, tanto podemos estabelecer uma EGZ contínua como discreta.

A inserção deste procedimento em Apêndice foi com o propósito de lhe dar destaque e mais fácil localização.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

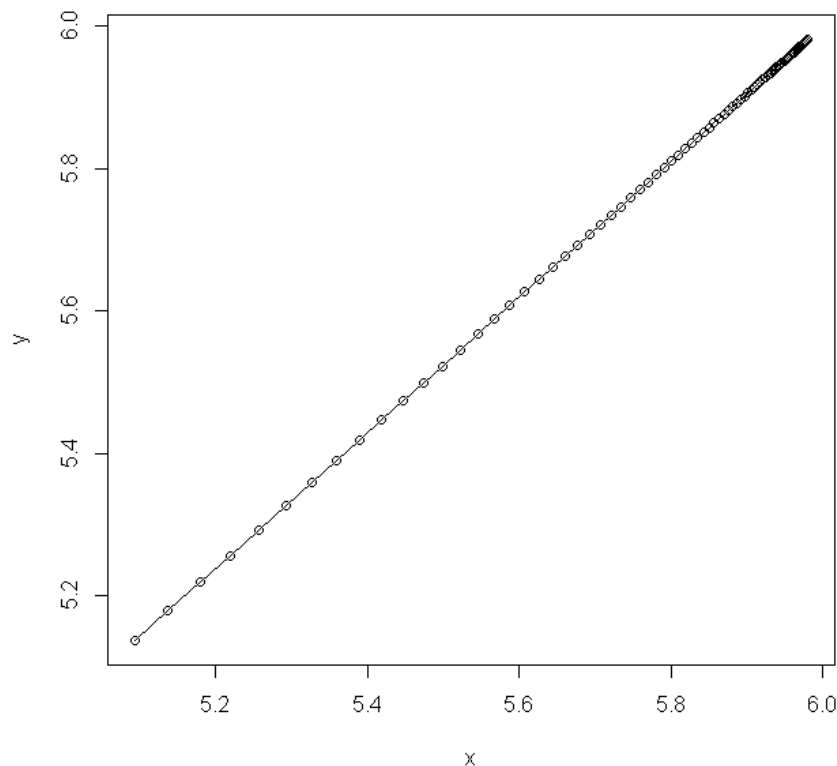


Figura 6.2A. Gráfico do ajustamento da EGZ, no R, pelo método inserido neste Apêndice. As escalas dos eixos são os logaritmos dos dados iniciais

Apêndice II

Ajustamento de uma distribuição a uma série temporal de contagens de uma população

Nós vimos que a ubiquidade de distribuições log-normais das variáveis na natureza é um dos esteios da aderência da EGZ a variáveis da maior diversidade. A vários títulos, o tipo de distribuição que os tamanhos de uma população vão revelando ao longo do tempo é um seu atributo importante. Neste apêndice, vamos ilustrar o ajustamento de distribuições probabilísticas contínuas a dados de contagens ou censos de populações. A maneira mais expedita e de mais informação gerada, de proceder aos ajustamentos de distribuições a dados, tanto quanto sei, é recorrente à biblioteca *fitdistrplus*, no R. Uma das séries disponíveis de contagens de populações mais extensa (1959-1997) e precisa é a das fêmeas adultas de ursos cinzentos (*Ursus arctos*), do Parque Nacional de Yellowstone, nos E.U.A.. Obtivemos o censo em Morris e Doak (2002:Table 3.1), e vamos utilizá-lo neste exercício estatístico. Não seremos exaustivos a interpretar as saídas obtidas.

Começamos por explorar o ajustamento de três distribuições, Weibull, gama e log-normal, para selecionar a que tem melhor aderência. Após isto, detalhamos o ajustamento da distribuição escolhida. A listagem para este propósito, no R, é a seguinte:

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

```
rm()
library(fitdistrplus)
#dados das fêmeas de ursus cinzentos
N <- c(44, 47, 46, 44, 46, 45, 46, 40, 39, 39,
42, 39, 41, 40, 33, 36, 34, 39, 35, 34,
38, 36, 37, 41, 39, 51, 47, 57, 48, 60,
65, 74, 69, 65, 57, 70, 81, 99, 99)

fitW <- fitdist(N,"weibull")
fitln <- fitdist(N,"lnorm")
fitg <- fitdist(N,"gamma")

split.screen(figs=c(2,1))
screen(1)
cdfcomp(list(fitW,fitln,fitg),legendtext=c("Weibull","lognormal","gama"),
main="Fêmeas de urso cinzento",xlab="Número",
ylab="FPA",xlim = c(0,250),xlegend = "center",lines01 = TRUE)

screen(2)
denscomp(list(fitW,fitln,fitg),legendtext=c("Weibull","log-normal","gama"),
main="Fêmeas de urso cinzento",xlab="Número",ylab="Densidade",xlim = c(0,250),xlegend = "topright")
```

Esta listagem proporciona-nos o gráfico da figura 6.3A. Seleccionamos as distribuições gama e a lognormal como candidatas à distribuição dos dados em análise, por as suas curvas teóricas estarem mais próximo das empíricas.

Comparemos, pois, os respetivos ajustamentos, recorrendo ao comando:

```
gofstat(list(fitg, fitln))
```

que nos proporciona a saída:

Goodness-of-fit statistics	1-mle-gamma	2-mle-lnorm
Kolmogorov-Smirnov statistic	0.2030888	0.1840968
Cramer-von Mises statistic	0.3280829	0.2663725
Anderson-Darling statistic	1.8246825	1.4925435

Goodness-of-fit criteria	1-mle-gamma	2-mle-lnorm
Aikake's Information Criterion	322.8232	318.6698
Bayesian Information Criterion	326.1503	321.9969

Estes estatísticos servem para comparar funções de probabilidade acumulada empíricas e teóricas

Os menores valores de AIC (**318,6698**) e BIC (**321,9969**) estão associados à log-normal, pelo que ela é a distribuição seleccionada.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

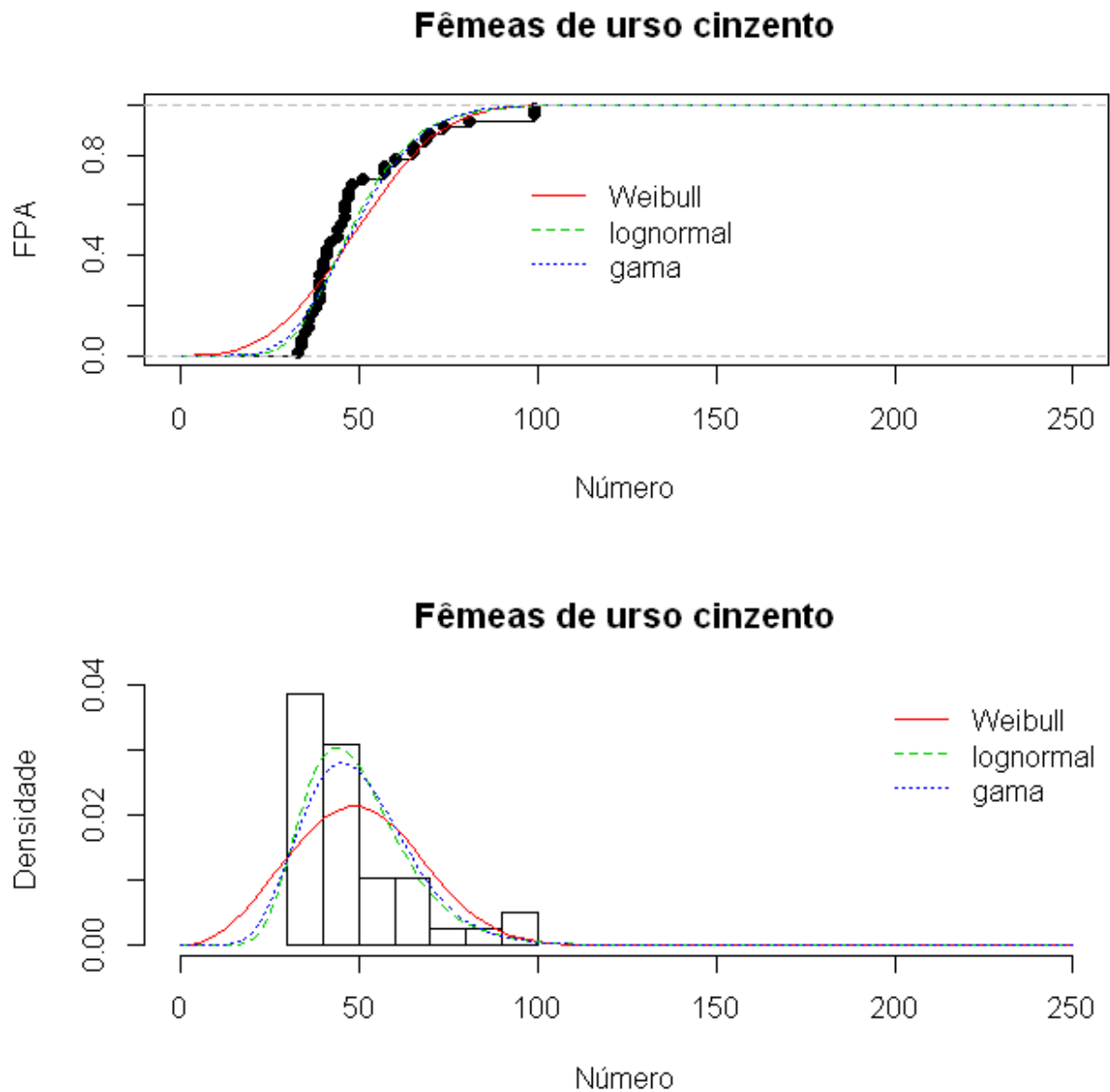


Figura 6.3A. Gráficos dos ajustamentos das distribuições Weibull, gama e log-normal à população de fêmeas adultas de urso cinzento, do Parque Yellowstone. No gráfico superior, inserem-se as funções de probabilidade acumulada (FPA) correspondentes às três distribuições e no inferior as da densidades da probabilidade. Os pontos negros correspondem aos dados das contagens e o histograma refere-se aos mesmos dados

Vamos ver agora o sumário do ajustamento da log-normal:

`summary(fitln)`

Fitting of the distribution 'lnorm' by maximum likelihood

Parameters :

	estimate	Std. Error
meanlog	3.8627017	0.04599636
sdlog	0.2872472	0.03252256

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

Loglikelihood: -157.3349 AIC: 318.6698 BIC: 321.9969

Correlation matrix:

	meanlog	sdlog
meanlog	1	0
sdlog	0	1

A distribuição log-normal da população de fêmeas é caracterizada pela média 3,8627017 e desvio padrão 0,2872472. Obtemos também os gráficos da figura .4A com os comandos:

```
split.screen(fig=c(2,2))
screen(1)
cdfcomp(fitln, addlegend=FALSE,main="Função da probabilidade acumulada empírica e
teórica",xlab="Dados",ylab="FPA")
screen(2)
denscomp(fitln, addlegend=FALSE,main="Histograma e densidades teóricas",xlab="Dados",ylab="Densidade")
screen(3)
ppcomp(fitln, addlegend=FALSE,main="Gráfico P-P", xlab="Probabilidade teórica",ylab="Probabilidade empírica")
screen(4)
qqcomp(fitln, addlegend=FALSE, main="Gráfico Q-Q", xlab="Quantil teórico",ylab="Quantil empírico")
```

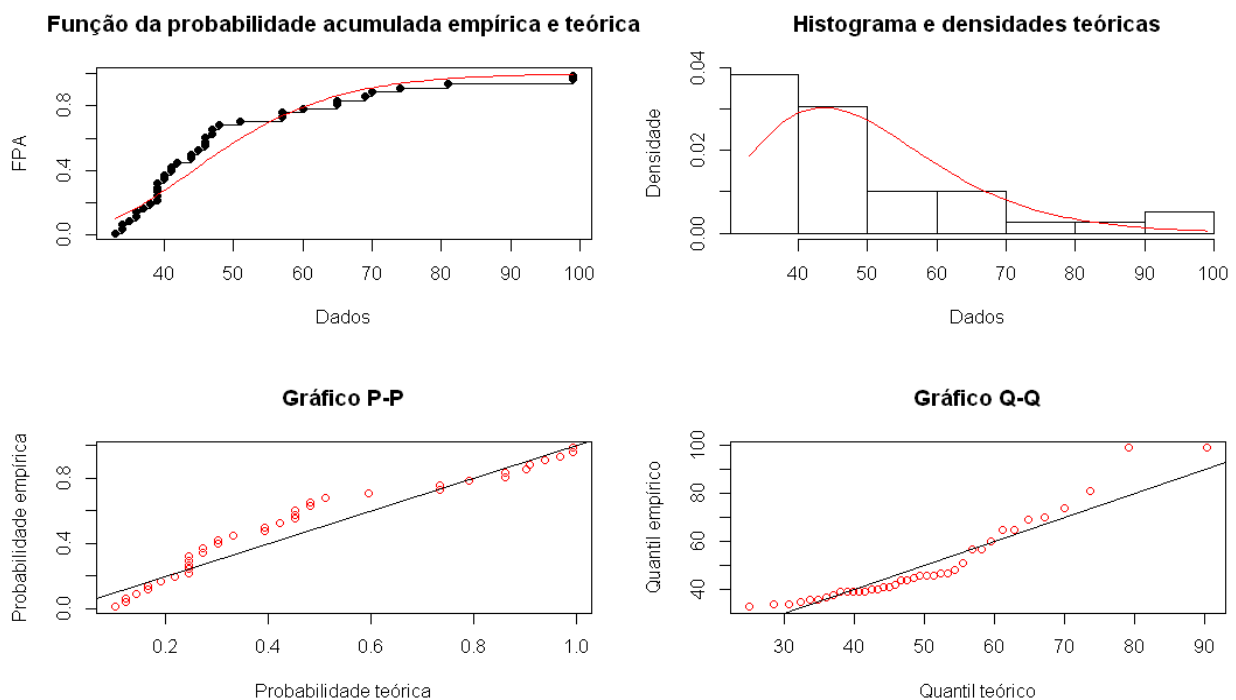


Figura 6.4A. Gráficos de apoio à avaliação do ajustamento da distribuição lognormal às contagens de fêmeas de urso cinzento do Parque de Yellowstone. FPA=função da probabilidade acumulada. A interpretação destes gráficos consta de qualquer texto introdutório de estatística

Embora a distribuição log-normal seja a que mostra melhor aderência aos dados, para um ajustamento mais convincente precisamos de uma série temporal com mais anos. Uma das características, menos conveniente e mais frequente, das séries temporais ecológicas é serem curtas. Ver os gráficos de um bom ajustamento na figura 15.19.

6 Crescimento Dependente da Densidade II: Equação de Gompertz

No capítulo 15, voltaremos a encontrar-nos com as ursos de Yellowstone.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

7.1 Introdução

Neste capítulo, vamos procurar as consequências, para a dinâmica dos organismos e populações, do facto de termos aceite o seguinte:

1. Um enquadramento determinístico da dinâmica dos organismos e populações.
2. As variáveis biológicas e ecológicas estarem relacionadas por relações alométricas.
3. A dinâmica das variáveis ser conforme a EGZ.
4. A constância de R_i e c para uma dada espécie.
5. A simetria espaço-tempo das populações.
6. A natureza fractal dos indivíduos ($i=2,66667$) e das populações ($i=0,66667, 4,66667, 5,77777$)

Acrescentamo ainda mais duas condições iniciais:

7. Os indivíduos de uma população estão aleatoriamente misturados espaço.
8. O ambiente físico ocupado pela população é homogéneo, não se verificando diferenças de micro habitat.

Como os indivíduos de todas as espécies têm o mesmo padrão básico de crescimento, a EGZ, as implicações dele a nível da população, são as mesmas para todas as espécies e as variáveis das suas populações isoladas também têm crescimento gompertziano. A ligação entre o nível organismo e o nível população faz-se através das implicações da alometria (capítulo 3) nos valores de R_i e das respectivas taxas relativas de variação (TRV_i).

7.2 As Leis Básicas

Vamos aqui justificar a última proposição da secção anterior. A TRV das variáveis com $EL=i$ será designada por TRV_i .

Para uma dada espécie, seja Y o conjunto de todas as variáveis relativas ao indivíduo e à população.

Aceitando que os elementos do conjunto Y seguem a EGP, tomemos dele duas variáveis y_a e y_b , em que $a/b=m$. Estas variáveis satisfazem a equação alométrica seguinte:

$$y_a = k_{ab} y_b^m \quad (7.1)$$

Sendo $E=e^{-ct}$ e $y_b=y_{bf} R_b^E$ (equação (6.10)), a equação alométrica pode escrever-se:

$$y_a = k_{ab} y_{bf}^m R_b^{mE} \quad (7.2)$$

sendo

$$\frac{dy_a}{dt} = -mcE k_{ab} y_{bf}^m R_b^{mE} \ln R \quad (7.3)$$

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

$$\frac{dy_a}{dt} = -mcE \ln R \quad (7.4)$$

e dada a equação (6.33), escrevemos:

$$TRV_a = m TRV_b \quad (7.5)$$

Dadas duas TRV, TRV_a e TRV_b , verifica-se $TRV_a > TRV_b$ se $a > b$.

A TRV_i , $i=-2, -3$, é também designada taxa relativa de mortalidade (de auto-desbaste, no caso de florestas puras e equiâneas). É negativa o que confirma a perda de indivíduos de uma coorte de organismos, pois verifica-se:

$$Y_{ijt+1} = Y_{ijt} + Y_{ijt} TRV_{it} \quad (7.6)$$

Quando conveniente, para mais fácil apreensão por parte do leitor/a, qualquer constante R_a poderá ser substituída pela constante R_1^a .

Na Caixa 7.1, insiro as principais características da dinâmica, conectividade intra e inter níveis dos sistemas organismo e população.

Caixa 7.1. Resumo das principais características das dinâmicas dos organismos e populações

$$\begin{aligned}
 Y &\subset \Re^+ \\
 c, R &\in \Re^+ \\
 y_a &= k_{ab} y_b^{a/b} \\
 E &= \exp(-c(t-t_0)) \\
 R &= \frac{y_0}{y_f} \\
 y_t &= y_f R^E \\
 \frac{dy_b}{dt} &= -c y_b \ln R_b E \\
 \frac{1}{y_b} \frac{dy_b}{dt} &= TRV_b \\
 R_a &= R_b^{a/b} \\
 TRV_a &= \frac{a}{b} TRV_b
 \end{aligned}$$

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

São estas equações que garantem a dinâmica harmonizada dos indivíduos, as relações alométricas do seu corpo, e a coerência entre a dinâmica do indivíduo e da respetiva população.

Para qualquer espécie, para qualquer variável y_i , considerando as idades t e $t+n$, a razão y_{it+n}/y_{it} é constante e igual a $R_i^{\exp(-(t-t_0)+n)) - \exp(-(t-t_0))}$. Por exemplo, em todas as florestas de pinhal bravo, auto-desbastadas e regulares, a razão entre o volume em pé aos 40 e 10 anos é $R_1^B = 0,4076^B$, sendo $B = e^{-0,05*(40-10)} e^{-0,05*(10-10)}$, pelo que $R_1^B = 2$. Isto é, aos 40 anos, a floresta duplica o volume em pé, e as árvores **duplicam** a altura e o diâmetro que tinham aos 10 anos. E o que se passa com a densidade (y_{-2})? É imediato: $2^{-2} = 0,25$, isto é, o auto-desbaste, dos 10 aos 40 anos, reduz o número de árvores para um quarto ($1/4 = 0,25$) das inicialmente existentes. Com maior precisão numérica, estes resultados são facilmente obtidos no wxMaxima, como se mostra na caixa 7.2:

Caixa 7.2. Ilustração da equação $R_i^{\exp(-(t-t_0)+n)) - \exp(-(t-t_0))}$

```

Obter uma equação geral
(%i1) y2:yf*R^exp(-c*(t+n-10));
      y1:yf*R^exp(-c*(t-10));
      y21:y2/y1;

(%o1) yf R %e^(-c*(t+n-10))

      (%o2) yf R %e^(-c*(t-10))

      (%o3) R %e^(-c*(t+n-10))_ %e^(-c*(t-10)) ←
Verificar o que se passa no pinhal bravo
com as variáveis com EL=1
(%i4) c:0.05;R:0.4076;t:10;n:30;
      R^(%e^(-c*(t+n-10))- %e^(-c*(t-10)));

(%o4) 0.05
      (%o5) 0.4076
      (%o6) 10
      (%o7) 30
      (%o8) 2.00815538323732 ←
Verificar o que se passa no pinhal bravo
com o número de árvores por unidade de área
(densidade, EL=-2)
(%i9) R:0.4076^(-2);
      R^(%e^(-c*(t+n-10))- %e^(-c*(t-10)));

(%o9) 6.019101256692036
      (%o10) 0.24797355740919 ←

```

Vamos ainda recorrer ao wxMaxima para verificar a coerência deste resultado, com um exemplo numérico. Eis o exemplo (caixa 7.3) :

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Caixa 7.3. Verificação da coerência da equação $R_i^{\exp(-(t-t_0)+n))-\exp(-(t-t_0))}$

```

Suponhamos um pinhal bravo aos 10 anos com 1943 árvores/ha
(%i29) y_2:1943;
(%o29) 1943
cujo diâmetro médio, à altura do peito, é de 0,1431 m
e tendo a altura média de 10,89 metros
(%i30) y11:0.1431;
        y12:10.89;
(%o30) 0.1431
        (%o31) 10.89
O volume do tronco, da árvore média, em metros cúbicos, é dada
pela equação seguinte, onde k é uma constante:
(%i32) y3110:k*y11^2*y12;
(%o32) 0.2230011729 k
Aos 10 anos, o volume em pé/ha é igual ao produto do
número de árvores pelo volume da árvore média:
(%i33) y1310:y3110*y_2;
(%o33) 433.2912789447 k
Aos quarenta anos, o diâmetro e a altura duplicaram,
sendo o volume da árvore média igual a
(%i34) y3140:k*(2*y11)^2*2*y12;
(%o34) 1.7840093832 k
Como aos 40 anos, a densidade é um quarto da densidade aos 10 anos,
o volume em pé por hectare será
(%i35) y1340:y3140*y_2/4;
(%o35) 866.5825578894001 k
Vamos agora calcular a razão entre o volume em pé aos 40 e 10 anos,
y1340/y1310
(%i36) y1340/y1310;
(%o36) 2.0 ←
Como se esperava, esta razão é igual a 2.
Formalmente, podemos escrever:
(%i37) kill(a11);
(%o0) done
(%i1) y1310:k*y11^2*y12*y_2;
      y1340:k*(2*y11)^2*2*y12*y_2/4;
      y1340/y1310;
(%o1) k y11^2 y12 y_2
      (%o2) 2 k y11^2 y12 y_2
      (%o3) 2 ←

```


7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

7.3 A Simetria Tempo-Espaço entre uma Coorte e uma População com Estrutura Etária

Todos nós já estivemos em florestas e sabemos que há dois tipos fundamentais de arvoredos de uma só espécie (puro):

- Arvoredos em que as árvores têm tamanhos quase iguais e por isso também idades praticamente idênticas (**povoamentos florestais regulares ou equiâneos**).
- Arvoredos em que há árvores dos mais diversos tamanhos e de todas as idades da longevidade da espécie, quando com estrutura etária estável (secção 1.8). São os **povoamentos irregulares, jardinados ou disetâneos**.

Verificamos que mesmo que não cortemos e extraíamos árvores, o número de árvores nos arvoredos mais jovens é maior que nos de maior idade, porque devido à competição por espaço para poderem obter recursos para crescer, ocorre um processo de auto-desbaste, a mortalidade natural. O número de árvores é regulado por R_{-2} .

Assumimos que se verifica **uma simetria espaço-tempo** entre a dinâmica do número de árvores de uma população inicial só submetida à mortalidade natural (coorte) e o número de árvores de cada idade de uma população com estrutura etária estável.

Vou começar por introduzir uma ilustração com povoamentos florestais puros auto-desbastados e regulares (PPAR) e povoamentos auto-desbastados puros irregulares (PAPI).

A hipótese formulada, implica que o que se passa no tempo num hectare de um PPAR passa-se no espaço num PAPI. Suponhamos um PPAR de 90 hectares de uma espécie florestal que tem a longevidade de 100 anos sendo $t_0=10$ anos, isto é, a sua dinâmica gompertziana começa aos 10 anos, antes disto as árvores não estavam a competir só entre si, mas também com outras plantas. Então o seu PAPI simétrico é a mistura de 90 PPAR de 1 ha com idades dos 10 aos 100 anos. No seu conjunto, o número de árvores de cada idade no PAPI de 90 ha segue a EGP. As árvores de idade inferior a 10 anos vivem sob o coberto das mais idosas. Isto esquematiza-se na figura 7.1.

Esta simetria não se confina só a y_{-21} , mas estende-se também às outras variáveis da população de árvores.

Agora o caso de uma população animal. Suponhamos que acompanhamos uma coorte inicial de 1000 lincos ibéricos que acabaram de nascer. No quadro 6.1, vemos que para esta espécie $c=0,392$ e $R_{-2}=9,773$. A dinâmica desta coorte dos 0 anos aos 13 anos é dada por (equação (6.25b)) onde *=multiplicação:

$$y_{-2}=1000*9,773^{(\exp(-0,392*t)-1)} \quad t=0,1,\dots,13$$

e obtêm-se os valores inseridos no Quadro 7.1.

Quadro 7.1. Variação do número de lincos ibéricos (y_{-2}) de uma coorte que se inicia com 1000 animais

Idade	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
y_{-2}	1000	477	290	207	164	141	127	118	113	109	107	105	104	103

Uma população etariamente estruturada, ocupando uma área treze vezes maior, não sujeita a qualquer restrição na reprodução terá os mesmos números de indivíduos de cada idade que os exibidos no quadro 7.1.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

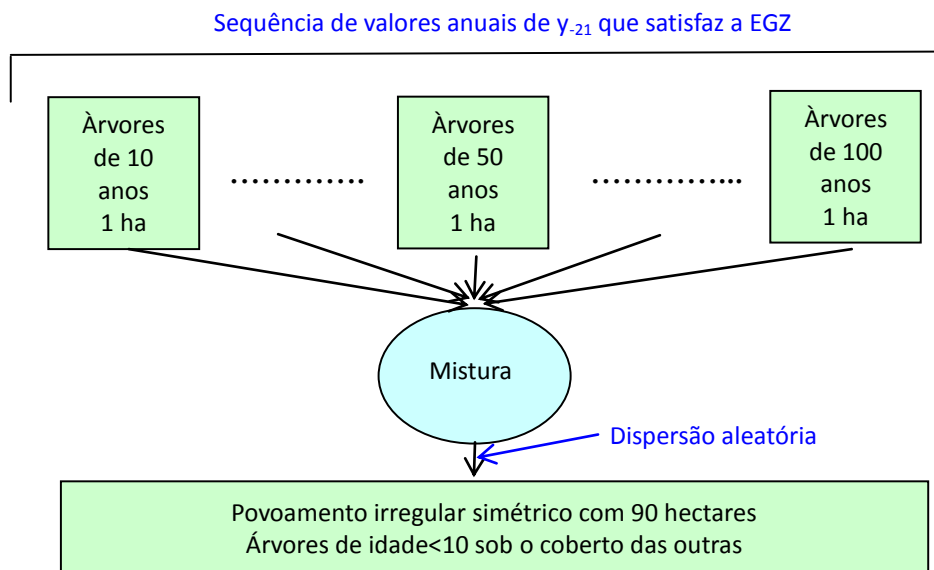


Figura 7.1. Ilustração da simetria tempo-espço entre PPAR e PAPI

Esta assunção da simetria espaço-tempo será explorada no capítulo 9, em benefício da modelação das populações estruturadas.

7.4 A Auto-Semelhança do Crescimento das Populações

A geometria fractal do organismos e das populações, mencionada na introdução a este capítulo e a simetria tempo-espço abordada na secção anterior, conduzem-me à seguinte hipótese: *No contínuo temporal, o crescimento das variáveis biológicas é auto-semelhante. Isto é, o crescimento utilizando uma unidade de tempo mais curta está inserido no crescimento gompertziano estabelecido usando uma unidade de tempo maior. Assim, é possível usar a mesma EGZ em todas as escalas temporais, para simular a variação gompertziana de uma dada variável biológica e populacional.*

Para avaliar a correcção desta hipótese, primeiro vou introduzir o modelo KHRONOSKHABA (Barreto, 2004b), e depois utilizá-lo em simulações comprovativas.

7.4.1 O Modelo KHRONOSKHABA

O modelo KHRONOSKHABA (MK) baseia-se na TRV.

Começemos por escrever a TRV referida a uma unidade de tempo inferior ao ano:

$$TRV_f = f(-c_t \ln R_i \exp(-c_t(t-t_0))) \quad (7.6)$$

onde:

$f=1/(\text{número de unidade de tempo na estação de crescimento})$

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

c_t é o valor de c em cada nova unidade de tempo, durante um ano.

O MK escreve-se:

$$y_{ijt+d} = y_{ijt} (1 + TRV_f) \quad (7.7)$$

sendo $d=1/(\text{número de unidades de tempo no ano})$.

É mais fácil detetar estações de crescimentos de organismos em plantas, por isso vou utilizar um exemplo florestal (as árvores são fáceis de individualizar, contar, obter medições básicas e têm uma longevidade de muitos anos). Consideremos um PPAR de uma espécie hipotética, $t_0=10$ anos, em que $R_{0,666}=0.0891$ e c (referido ao ano) é 0,05. Aos 10 anos $y_{0,6661}=50$ Mg ha⁻¹. Vamos pois simular a variação da biomassa total por hectare. A estação de crescimento estende-se de Março a Julho.

O vector dos valores mensais de c_t é [0, 0, 0,03 0,06, 0,08, 0,05, 0,03, 0, 0, 0, 0, 0], tendo pois um máximo em Maio.

Na figura 7.2, apresento um gráfico com as simulações com o MK e com a EGZ, pelo período de tempo de 200 anos (10-210 anos). Na figura 7.3, a mesma simulação dos 10 aos 15 anos, para destacar o padrão de variação associado ao MK.

Posso também usar a semana, como unidade de tempo. O crescimento decorre da nona à trigésima semana sendo, para este período, c_t igual a [0,029, 0,033, 0,0345, 0,0412, 0,0493, 0,0579, 0,0661, 0,0731, 0,0781, 0,0803, 0,0787, 0,0736, 0,066, 0,057, 0,0477, 0,0393, 0,0328, 0,0325, 0,0324, 0,0313, 0,031, 0,029]. Os resultados destas simulações exibem-se nas figuras 7.4 e 7.5.

Todas as figuras deste capítulo foram editadas usando a interface gráfica da janela de gráficos do Scilab.

Os resultados obtidos e inseridos nas figuras 7.2 a 7.5, sustentam a nossa hipótese.

Aplicações do MK a povoamentos do pinheiro bravo podem ser encontradas em Barreto (2004a:capítulo 8), onde se apresentam valores numéricos detalhados que comprovam a hipótese defendida.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

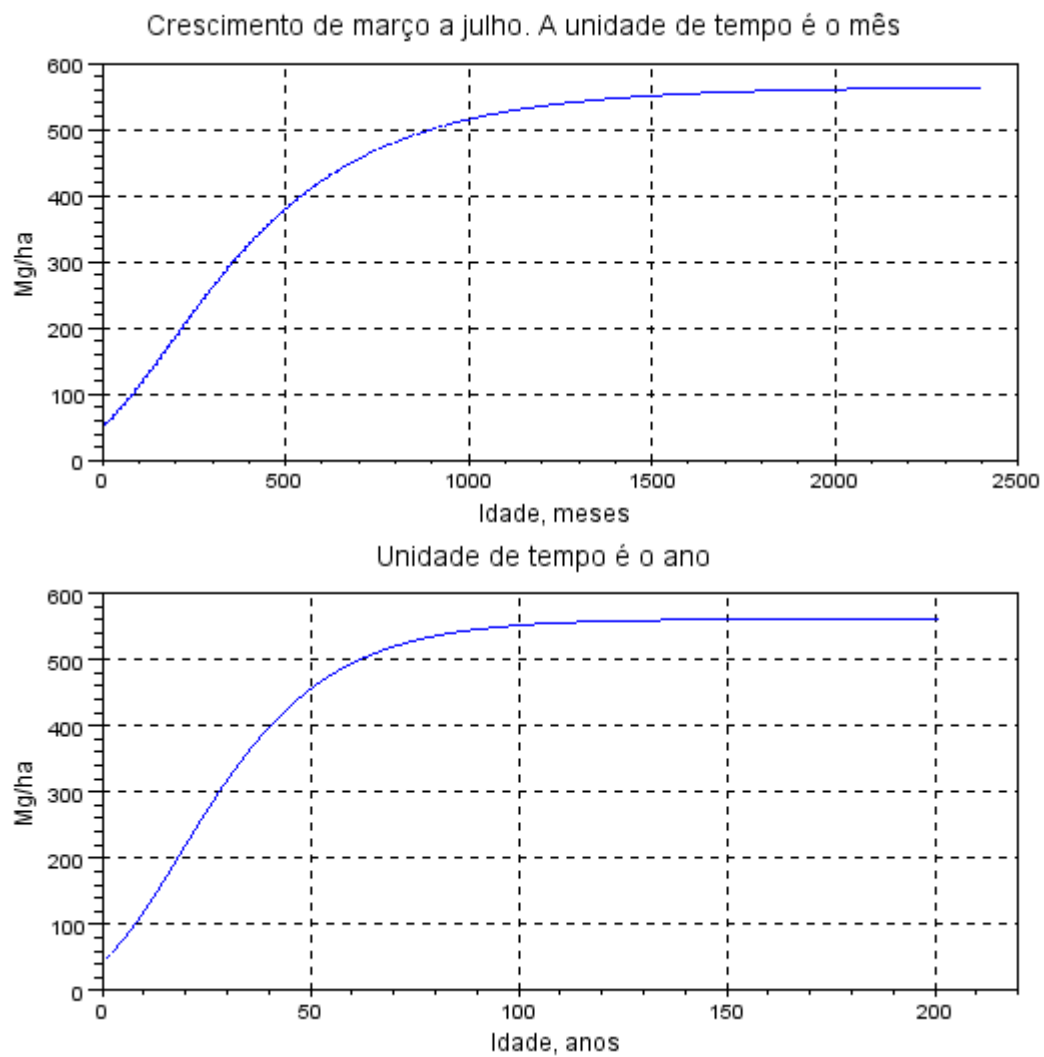


Figura 7.2. Simulação do crescimento da biomassa por ha, de um PPAR de uma espécie hipotética, usando o MK e a EGZ. Na idade de 210 anos, o erro percentual associado às estimativas do MK é 0.3350315

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

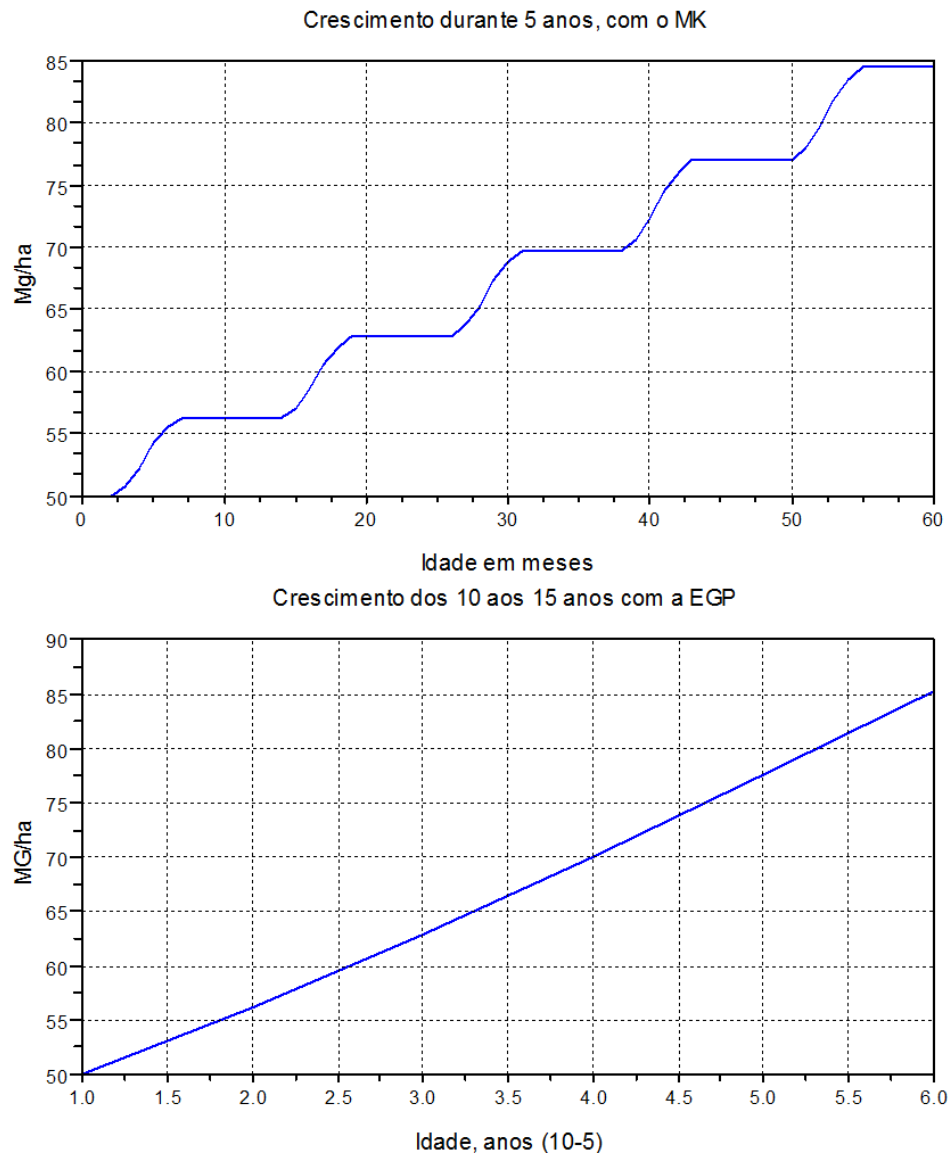


Figura 7.3. Primeiros 5 anos da simulação da figura 7.2.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

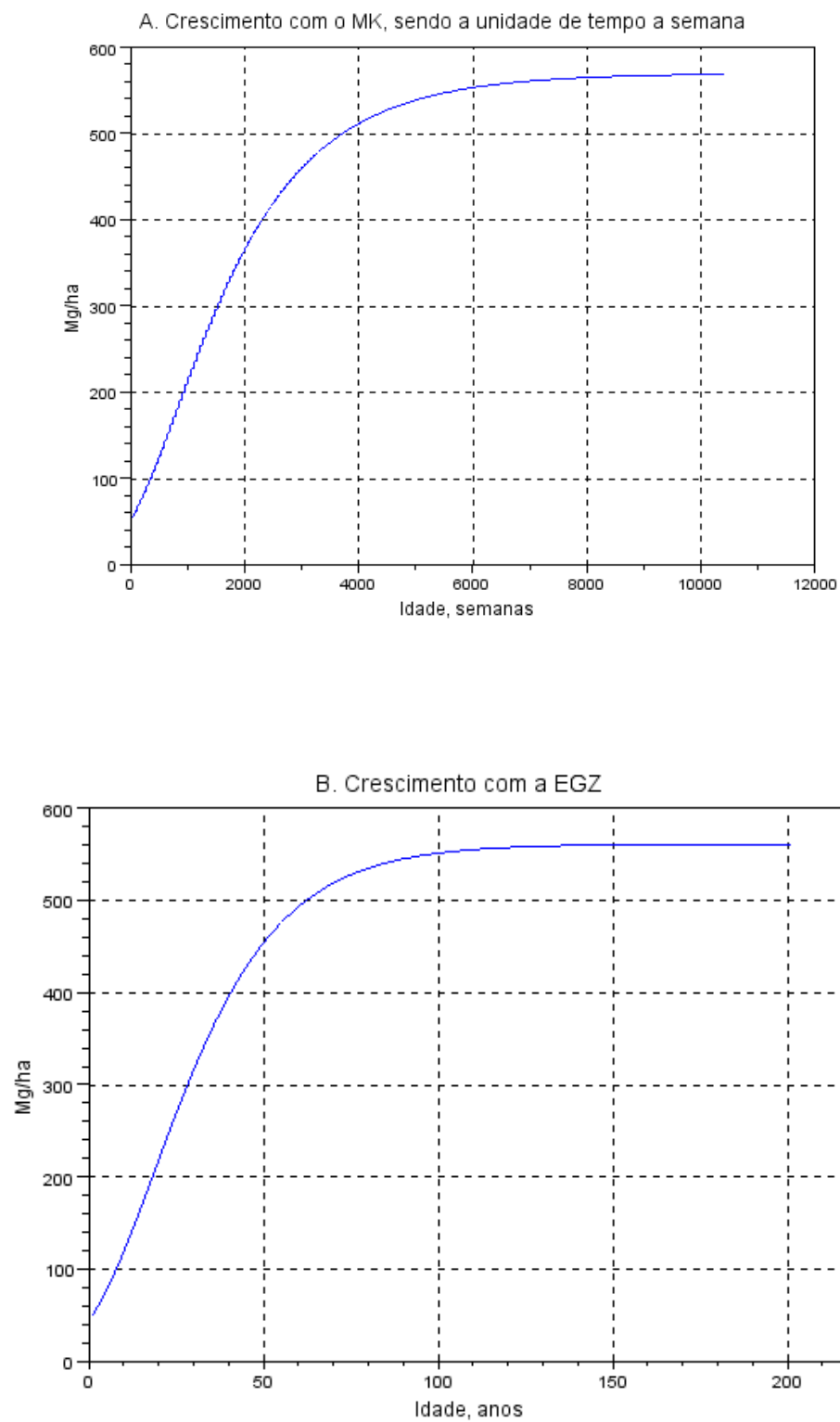


Figura 7.4. A mesma simulação da figura 7.2, usando como unidade de tempo a semana. Na idade de 210 anos, o erro percentual associado às estimativas do MK é 1.3443862

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

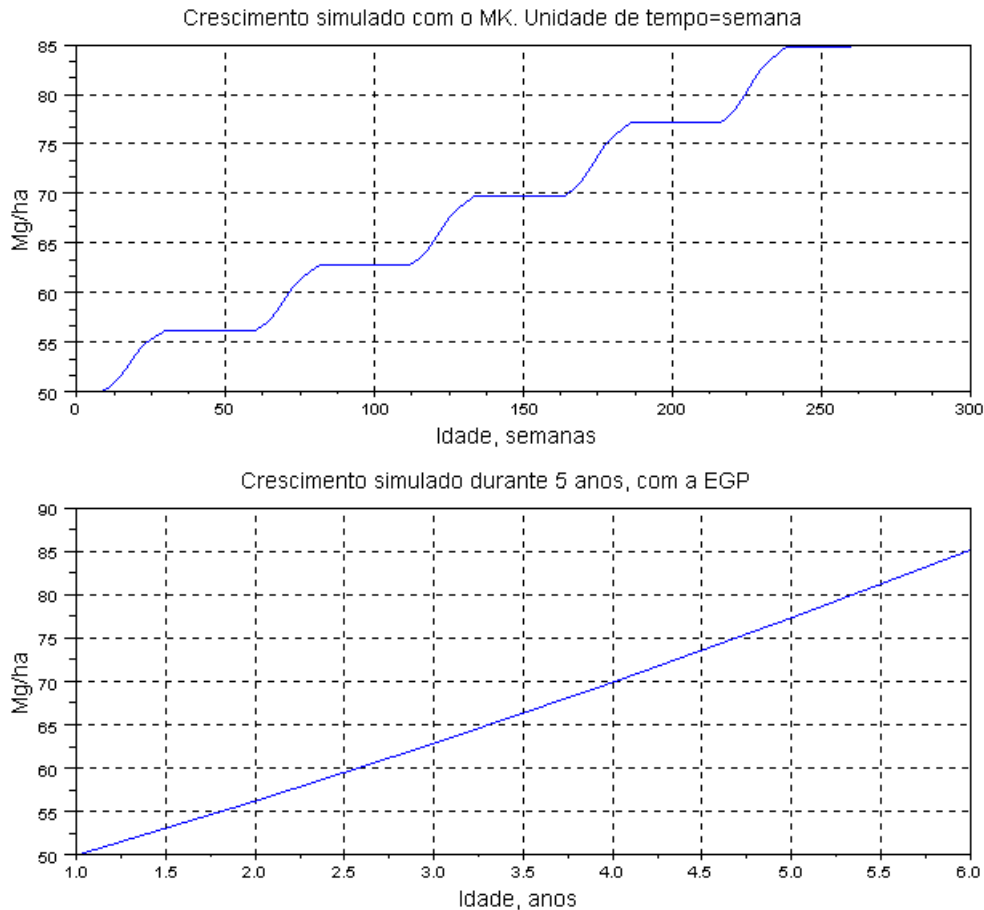


Figura 7.5. A mesma simulação da figura 7.4, usando um período de tempo só de cinco anos

7.5 Confirmação Empírica com uma Espécie Animal

Esta secção está diretamente relacionada com o que exarámos na secção 3.2, sobre a equação (3.6) aplicada aos animais, particularmente aos peixes.

Em Barreto (2010a) exarei várias confirmações da minha teoria aplicada a plantas. Interessa pois continuar a aferir a sua valia quando aplicada ao reino animal. As medições de Ricker (1975), mencionadas e utilizadas na subsecção 6.10.2, incluem também os pesos dos peixes, nas mesmas idades. Vou utilizar as medições dos comprimentos (y_1) e dos pesos ($y_{2,7}$) para verificar a teoria atrás exposta. Concretamente, a cada um das duas séries de dados, vou ajustar uma equação de Gompertz e verificar se é confirmada a igualdade $R_{2,7}=R_1^{2.7}$.

Para este propósito, utilizei o software R. Para comodidade do leitor/a, mais uma vez, volto a insiro ajustamento da GPZ às medições dos comprimentos, recorrendo à listagem da caixa 7.4:

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Caixa 7.4. Ajustamento da EGZ ao comprimento do arenque lacustre

```
##comprimento do arenque lacustre de Ricker em mm

split.screen(figs=c(1,2))
t<-c(2,3,4,5,6,7,8,9,10,11)
y<-c(172, 210, 241, 265, 280, 289, 294, 302, 299, 306)

fitc<-nls(y~a*b^exp(-c*(t-2)), start=c(a=307, b=0.2, c=0.4))
fitc
summary(fitc)

av<-seq(2,11,1)
bv<-predict(fitc,list(t=av))

screen(1)
plot(y,main='Comprimento, mm', xlab='Idade, anos', ylab='mm')
lines(bv)
```

O ajustamento que obtenho é o seguinte:

Formula: $y \sim a * b^{\exp(-c * (t - 2))}$

Parameters:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
a	3.076e+02	1.589e+00	193.63	2.59e-14 ***
b	5.563e-01	5.759e-03	96.59	3.36e-12 ***
c	4.465e-01	1.730e-02	25.81	3.35e-08 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 2.032 on 7 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 5

Achieved convergence tolerance: 3.334e-06

O ajustamento tem boa aderência aos dados. Fiquei a dispor dos valores característicos da espécie dos dois seguintes parâmetros: $R_1=0,5563$ e $c=0,4465$. Vou agora estabelecer $y_{2,7f}$, e $R_{2,7}$, sujeito ao facto de c ser igual ao valor já obtido. A listagem utilizada é a da caixa 7.5.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Caixa 7.5. Ajustamento da EGZ ao peso do arenque lacustre

```
##peso do arenque lacustre de Ricker em gramas

y<-c(99,193,298,383,462,477,505,525,539,539)
c1<-as.numeric(coef(fitc))
g<-c1[3]
fitp<-nls(y~a*b^exp(-g*(t-2)), start=c(a=540, b=0.2 ))
fitp
summary(fitp)

av<-seq(2,11,1)
bv<-predict(fitp,list(t=av))

screen(2)
plot(y,main='Peso, gramas', xlab='Idade, anos', ylab='Gramas')
lines(bv)
```

Com boa aderência os dados, o ajustamento obtido é:

Formula: $y \sim a * b^{\exp(-g * (t - 2))}$

Parameters:

```
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
a 567.72088    7.15695   79.32 7.11e-13 ***
b  0.20085    0.01356   14.82 4.24e-07 ***
```

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 13.44 on 8 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 3

Achieved convergence tolerance: 4.67e-06

Agora vou estabelecer a diferença $R_1^{2,7} - R_{2,7}$. Para além das condicionantes mencionadas na secção 3.2 relativamente à aplicação da equação (3.6) aos animais, dados os seguintes factos:

- Existem erros associados às medições;
- Ocorrem também erros ligados ao processo de cálculo;
- Ter o algoritmo usado no ajustamento (Gauss-Newton) as suas limitações, como qualquer outro;
- Ser a teoria aplicável a populações naturais, vivendo em situações de fatores exógenos de perturbação nulos, ou quase, e o lago norte-americano (Vermilion, no Minesota) onde foram feitas as medições estava longe de estar numa situação destas,

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

não espero que a diferença seja exatamente zero, mas desejo que o erro relativo (diferença/ $R_{2,7}$) seja inferior a 0,1 (10%).

O que se deseja obtém-se assim no R:

```
> c2<-as.numeric(coef(fitp))
> d<-c1[2]^2.6666667-c2[2]
> err<-d/c2[2]
> d
[1] 0.008479593
> err
[1] 0.04221934
```

A diferença é de oito milésimas e o erro relativo é 0,04, pelo que, no âmbito da tolerância considerada aceitável, *considero ter sido confirmada a relação $R_{2,7}=R_1^{2,7}$* .

A listagem exibida nas duas caixas de texto anteriores fornece o gráfico da figura 7.6.

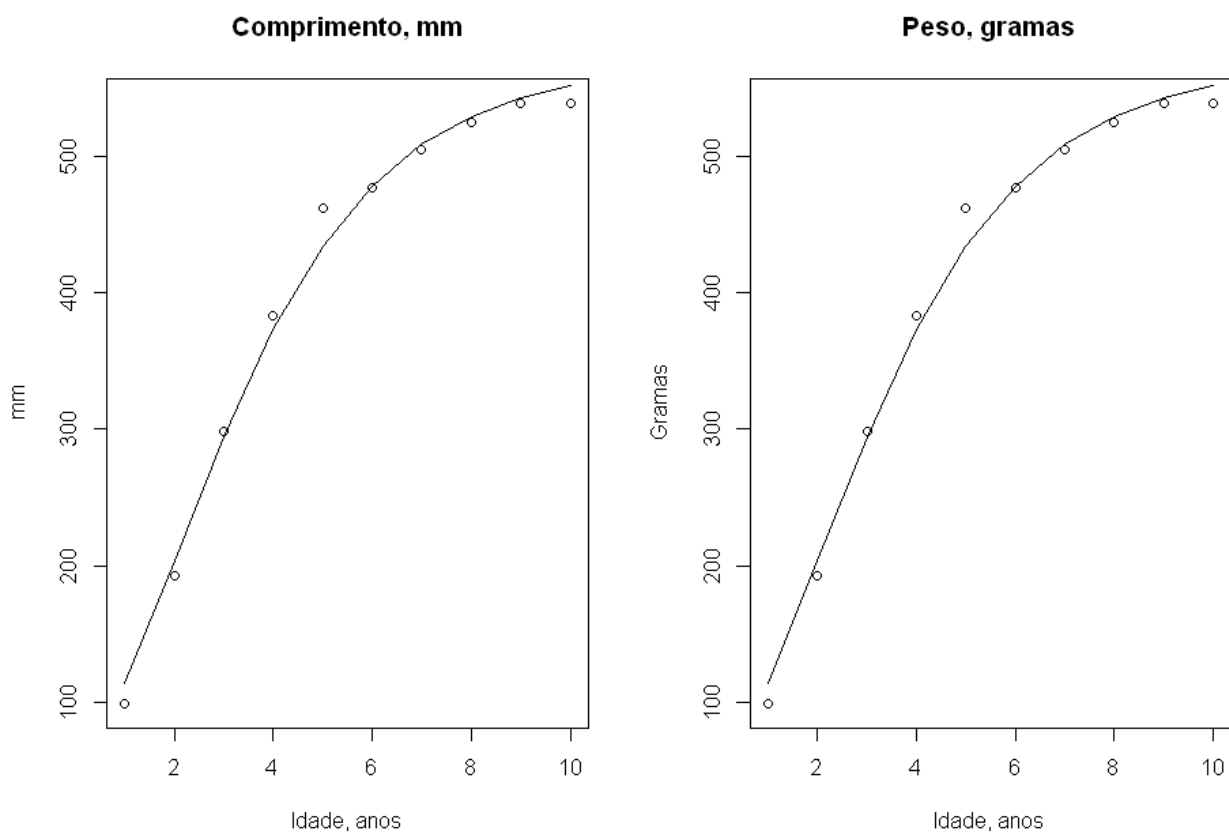


Figura 7.6. Ajustamentos da EGZ (linhas contínuas), aos dados do comprimento e do peso do arenque lacustre

O gráfico com as curvas usando $R_{2,7}$ (est1) e $R_1^{2,7}$ (est2) exibe-se na figura 7.7.

O valor do expoente que torna virtualmente exata, para os valores ajustados, a relação $R_{2,7} = R_1^x$ é facilmente obtido:

```
> x<-log(c2[2])/log(c1[2])
> d<-c1[2]^x-c2[2]
```

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

```
> d
[1] -5.551115e-17
> x
[1] 2.73718
```

O desvio em relação ao valor teórico é de **2,6%**.

Se na mesma idade os valores de est1 e est2 fossem iguais, a regressão linear entre estas duas variáveis teria um coeficiente de regressão igual a 1. Procedi ao ajustamento desta regressão no R e obtive o seguinte resultado:

```
Call:
lm(formula = est1 ~ est2)
Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.28635 -0.16413  0.01696  0.13703  0.34764
Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -1.112e+01  3.969e-01  -28.02 2.84e-09 ***
est2         1.019e+00  8.068e-04 1263.29 < 2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

O coeficiente de regressão difere 19 milésimas da unidade (1,9%), pelo que volto a aceitar a verisimilitude da relação **$R_{2,7}=R_1^{2,7}$** .

Dada a dedutibilidade e sistematicidade da minha teoria, a não rejeição da igualdade em análise e o exposto na secção 3.2 sustentam a extensão das leis da caixa 7.1, às populações de animais.

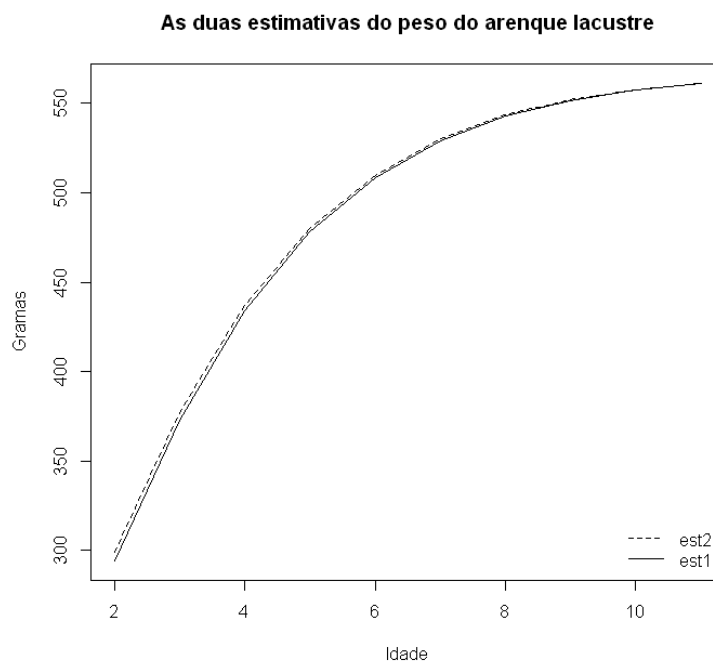


Figura 7.7. Estimativas do peso do arenque lacustre recorrendo a $R_{2,7}$ (est1) e $R_1^{2,7}$ (est2)

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

7.6 As Dinâmicas de uma Coorte de Árvores e de outra de Peixes

Estendida a verosimilhança da teoria às espécies animais, vou aplicá-la em duas simulações de coortes: uma de pinhais bravos, outra do arenque lacustre.

7.6.1 O Pinhal Bravo

A descrição da coorte de pinhal bravo não é exaustiva: começa nos 10 anos e só apresenta valores decenais. Exibirei uma tabela das seguintes variáveis: densidade, número de árvores por hectare; dap médio, cm; altura média, m; volume do tronco da árvore média, m^3 ; biomassa total da árvore média, kg; volume por hectare, $m^3 ha^{-1}$; biomassa total, $Mg ha^{-1}$; espaço ocupado pela árvore média, $m^2 árvore^{-1}$. A projeção numérica insere-se no quadro 7.2. Com otimismo, assumo que o pinhal perdura durante um século. Na figura 7.8, exibem-se os gráficos correspondentes. Foi usada a equação (6.12), sendo os valores de y_0 os inseridos na primeira linha do mesmo quadro.

Como vimos, particularmente no capítulo 3, podemos estabelecer relações alométricas simples, de qualquer par de variáveis que escolhermos. Numa floresta a varável mais fácil de estimar é a densidade, isto é, contar o número de árvores numa da área. Por isso vou estabelecer as relações alométricas entre a densidade (y_{-2} , variável independente), e os outros sete descritores da floresta. Pretendendo, pois, os valores de β_0 e β_1 , na equação (3.1), que se repete:

$$y_{aj} = \beta_0 y_{-2}^{\beta_1}$$

Os valores que estimamos para as várias equações alométricas inserem-se no quadro 7.1.

Quadro 7.2. Simulação da dinâmica de uma coorte de árvores de pinheiro bravo

Idade	Árv./ha	cm	m	m^3	kg	m^3/ha	Mg/ha	$m^2/árv.$
10	1943	14,3	10,9	0,08595	102,439	167	199,04	5,147
20	958	20,3	15,5	0,24793	262,682	237,7	251,9	10,429
30	624	25,2	19,2	0,47139	465,027	294,5	290,5	16,006
40	481	28,7	21,9	0,69604	657,547	335,4	316,8	20,755
50	411	31,1	23,7	0,88164	811,295	362,8	333,9	24,297
60	374	32,6	24,8	1,01756	921,565	380,6	344,7	26,734
70	352	33,5	25,6	1,11001	995,625	391,8	351,4	28,330
80	340	34,1	26,0	1,17012	1043,414	398,8	355,6	29,344
90	333	34,5	26,3	1,20816	1073,511	403,0	358,1	29,976
100	329	34,7	26,5	1,23183	1092,186	405,6	359,7	30,367

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

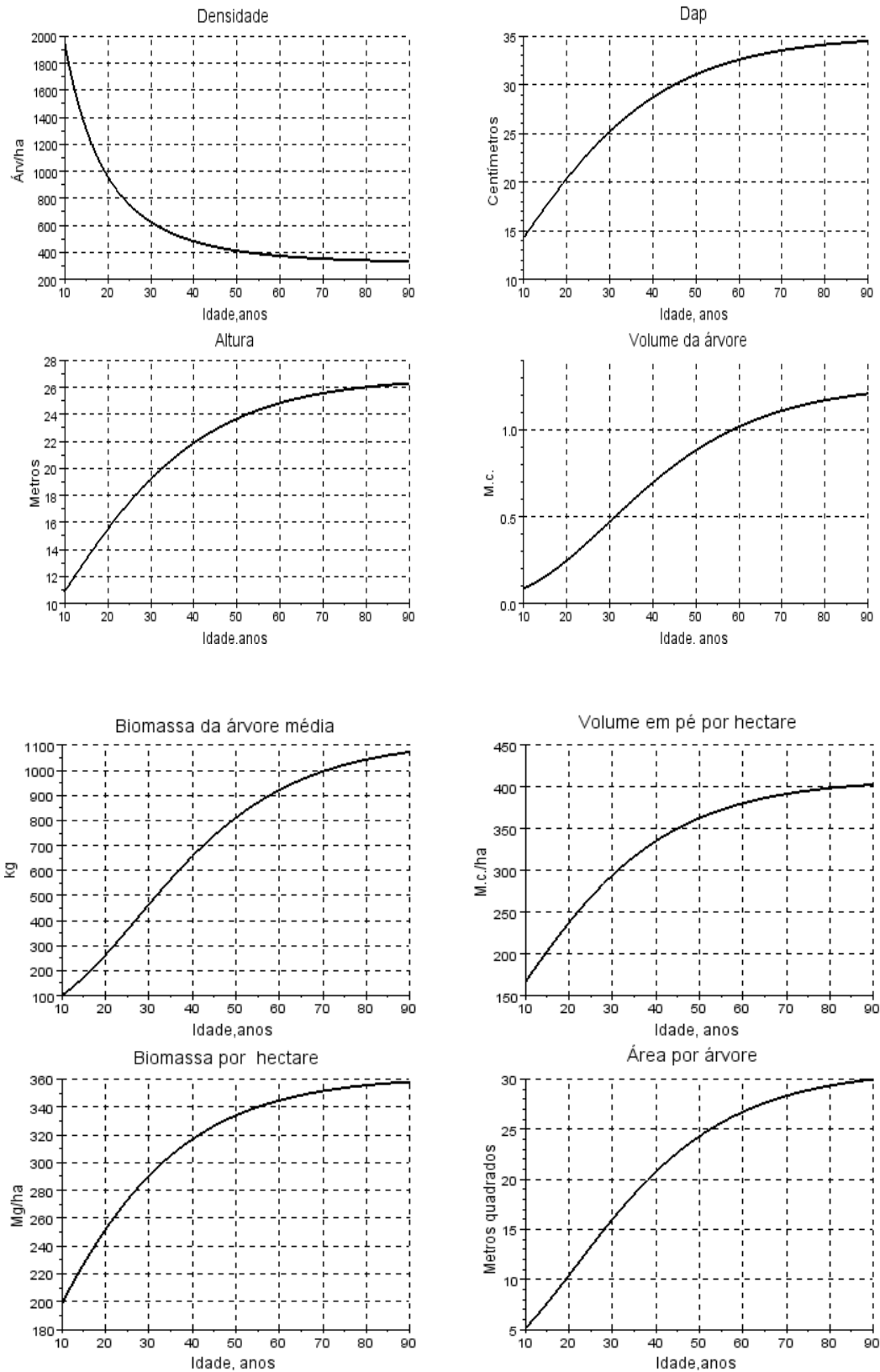


Figura 7.8. Dinâmica dos descritores de uma coorte de pinhais bravos

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Quadro 7.3. Parâmetros das equações alométricas ajustadas

Variável	β_0	β_1
Dap médio, y_{11}	630,33647	-0,5
Altura média, y_{12}	480,46626	-0,5
Volume em pé por há, y_{13}	7361,2721	-0,5
Biomassa por há, $y_{0,66}$	2483,6964	-0,333
Área por árvore, y_{27}	9999,992	-1
Biomassa da árvore, $y_{2,66}$	2483696,4	-1,333
Volume da árvore, y_{31}	7361,2721	-1,5

Os expoentes preditos pela teoria foram encontrados. Os valores absolutos de β_1 maiores do que 1 significam que o crescimento do volume do tronco da árvore e da sua biomassa total sobre compensam a mortalidade das árvores, e os valores por área crescem. Se estes expoentes fossem igual a 1, eles manter-se-iam constantes. Se inferiores a 1, decresceriam.

Na figura 7.9, exibem-se os valores do quadro 7.2, e os preditos pela equações alométricas respectivas. São virtualmente coincidentes.

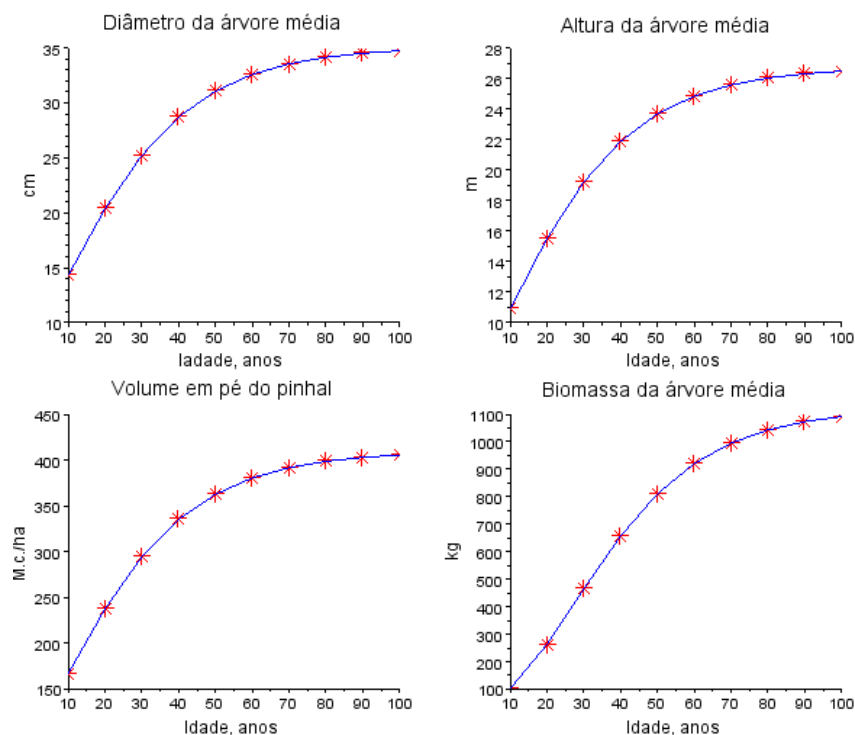


Figura 7.9. Dados do quadro 7.2 e valores estimados pelas relações alométricas (linha contínua)

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

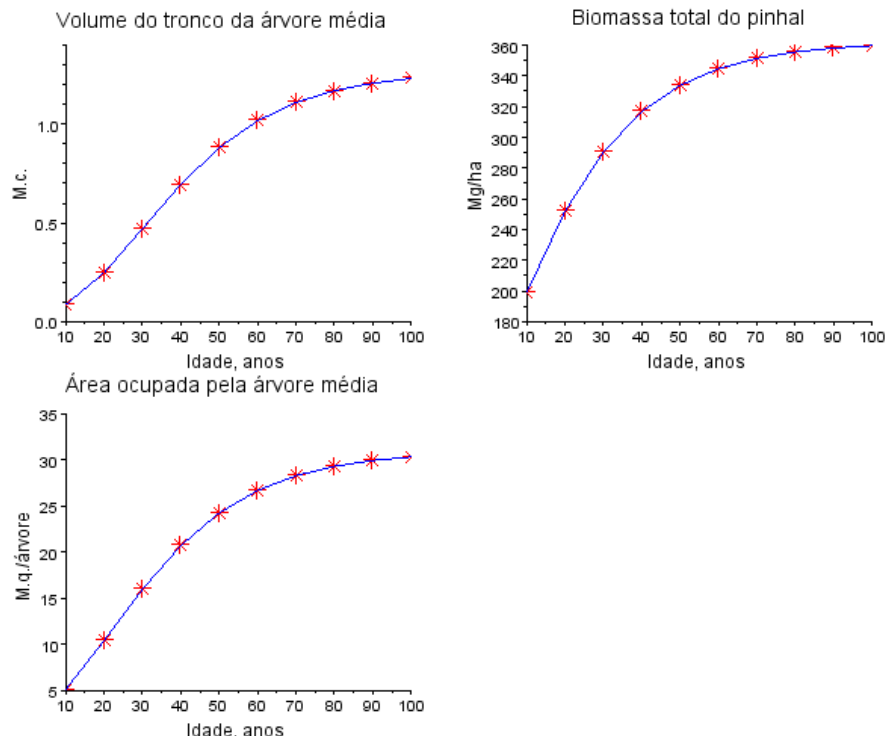


Figura 7.9. Conclusão

Todos os cálculos e gráficos dos resultados relativos à coorte de pinheiro bravo foram obtidos no Scilab.

Antes de prosseguir vou disponibilizar um simulador que estima a biomassa total, produtividade primária líquida e os seus conteúdos de carbono de um pinhal bravo. A biomassa das árvores de uma floresta pura dependem do espaçamento entre as árvores e da fertilidade (classe de qualidade) do local, para o crescimento da espécie arbórea presente.

A medida de espaçamento que utilizamos é o fator de Wilson, introduzido no capítulo 3, equação 3.13.

A altura dominante é usada como indicador da classe de qualidade do local onde a floresta existe, para o seu crescimento. Uma forma de a medir é achando a **média da altura das cem árvores de maior diâmetro à altura do peito, num hectare, aos quarenta anos de idade**. Assim medida, pode-se admitir que, no pinhal bravo, a classe de qualidade varia mais frequentemente entre os 14 e os 28 metros.

Nos locais de melhor qualidade, as árvores são maiores e o espaçamento é igualmente maior entre elas (menor densidade), e o contrário passa-se nos locais de pior qualidade.

O simulador proposto **BpplC**, um subproduto do trabalho de preparação de Barreto (2010b), a partir dos valores da classe de qualidade (h) e do fator de Wilson (f) estima as variáveis já mencionadas (a biomassa total, produtividade primária líquida e os seus conteúdos de carbono de um pinhal bravo). Depois de dar a instrução para executar o programa, deve entrar com $g(\text{valor de } h, \text{ valor de } f)$.

Para $g(22,0.22)$ obtêm-se os gráficos da figura 7.10 e uma tabela com os valores dos gráficos.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

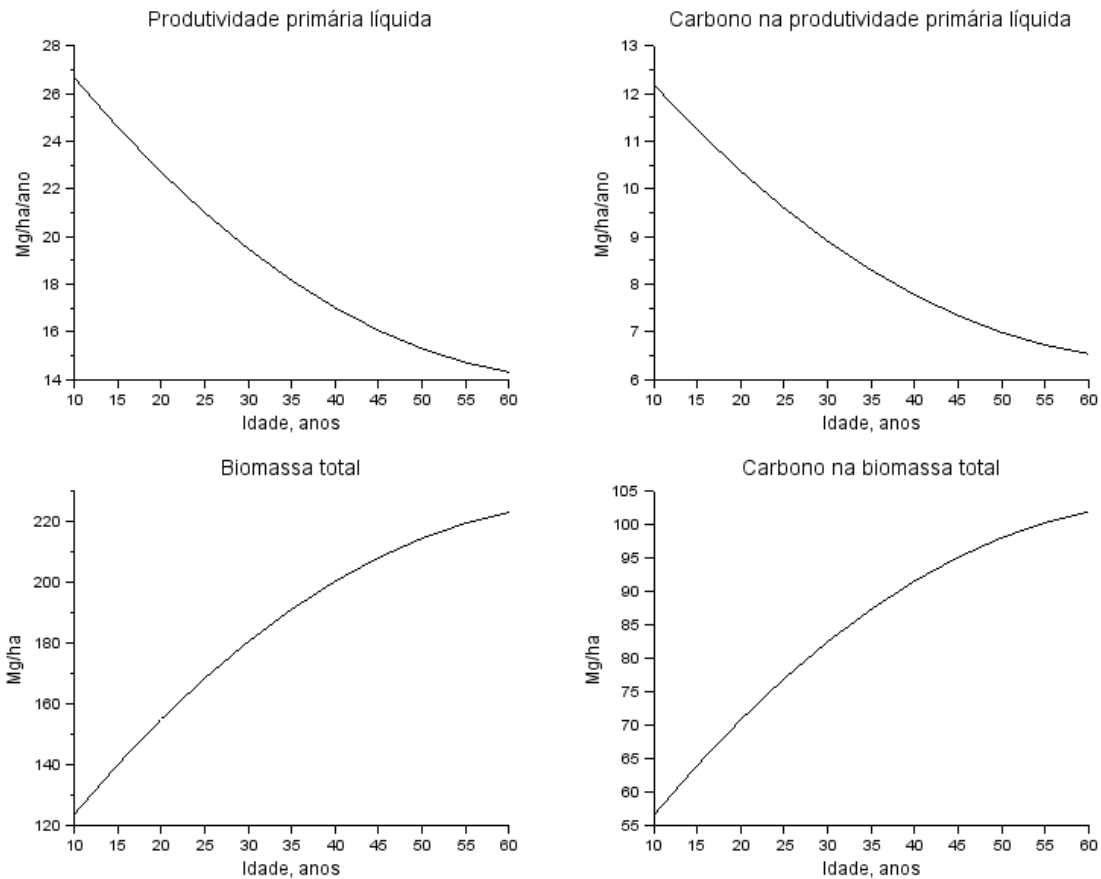


Figura 7.10. Saída do simulador BpplC para $g(22,0.22)$

A listagem do simulador BpplC é a seguinte:

Caixa 7.6. Simulador BpplC

```
//(c) L. S. Barreto, 2013
//Simulador BpplC para o pinhal bravo
//Gera a biomassa total, ppl e eseus teores de carbono
function []=g(h, f)
x=10:5:60;
disp([' t      PPL      C na PPL      BT      C na BT'])
cppl = '7.2857-0.0762*x-59.9635*f+0.0017*x^2+89.6814*f^2-0.0884*x*f...
+0.7478*h-0.0055*x*h-0.1157*f*h-0.0031*x*f*h';
ppl = '(7.2857-0.0762*x-59.9635*f+0.0017*x^2+89.6814*f^2-0.0884*x*f...
+0.7478*h-0.0055*x*h-0.1157*f*h-0.0031*x*f*h)/0.457';
cbt = '41.5399 +1.3836*x-227.3902*f-0.0130*x^2+429.5479*f^2-0.1312*x*f...
+3.3484*h+0.0592*x*h-9.5671*f*h-0.1735*x*f*h';
bt = '(41.5399 +1.3836*x-227.3902*f-0.0130*x^2+429.5479*f^2-0.1312*x*f...
+3.3484*h+0.0592*x*h-9.5671*f*h-0.1735*x*f*h)/0.457';

Ppl=eval(ppl);Cppl=eval(cppl);Cbt=(eval(cbt));Bt=(eval(bt));
```


7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

```
CP1=[x' Ppl Cppl Bt Cbt];disp([CP1])
```

Caixa 7.6. Conclusão

```
clf
subplot(2,2,1)
plot2d(x,Ppl)
xtitle('Produtividade primária líquida','Idade, anos','Mg/ha/ano')

subplot(2,2,2)
plot2d(x,Cppl)
xtitle('Carbono na produtividade primária líquida','Idade, anos','Mg/ha/ano')

subplot(2,2,3)
plot2d(x,Bt)
xtitle('Biomassa total','Idade, anos','Mg/ha')

subplot(2,2,4)
plot2d(x,Cbt)
xtitle('Carbono na biomassa total','Idade, anos','Mg/ha')

endfunction
```

Recorrendo a várias simulações, o leitor tem oportunidade para detetar a influência do meio físico e da estrutura espacial da população na sua biomassa total e na maneira como ela é acumulada.

Para além da questão do efeito de estufa e do sequestro de carbono, a avaliação do carbono retido é relevante porque os organismos revelam relativamente **constantes razões carbono/outro elemento químico** (estequiometria).

7.6.2 O Arenque Lacustre

Como já foi mencionado, recorro agora ao ajustamento obtido na subsecção 6.10.2, para ilustrar a dinâmica de uma coorte de arenques lacustres, **crescendo em condições pristinas**. No instante zero, admitimos que nasce um milhão de peixes, usando cada um deles, em média, os recursos de uma unidade arbitrária de volume “uv”. O comprimento médio final do arenque lacustre é de 300 mm, e a sua biomassa média final é de 540 g. Pela consulta da literatura que fizemos, temos estes valores como plausíveis. A listagem abaixo inserida, para o R, calcula a tabela da coorte do arenque lacustre e cria os gráficos correspondentes. A biomassa total é expressa em Mg. Os valores inseridos, dizem respeito ao instante zero, início dos anos 1, 2, 3, até ao último ano em que existem animais da coorte.

O programa cria a seguinte tabela da dinâmica da coorte de peixes:

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Idade	Concentração	Comprimento médio	Biomassa média	Biomassa total	Volume/peixe
id	y-3	y1	y2,66	y5,66	y3
[1,] 0	1000000	72,586	12,275	0,002	1,000
[2,] 1	215125	121,141	48,104	0,045	4,648
[3,] 2	80582	168,051	115,145	0,287	12,410
[4,] 3	43024	207,149	201,137	0,938	23,242
[5,] 4	28810	236,775	287,277	2,001	34,709
[6,] 5	22297	257,891	360,772	3,246	44,848
[7,] 6	18929	272,361	417,307	4,423	52,828
[8,] 7	17048	282,030	457,993	5,390	58,657
[9,] 8	15945	288,389	486,047	6,116	62,714
[10,] 9	15278	292,527	504,870	6,630	65,453
[11,] 10	14866	295,203	517,278	6,981	67,266
[12,] 11	14609	296,925	525,367	7,215	68,450
[13,] 12	14447	298,031	530,602	7,369	68,218
[14,] 13	14344	298,740	533,975	7,469	69,713
[15,] 14	14279	299,194	536,142	7,533	70,031
[16,] 15	14237	299,485	537,531	7,575	70,236
[17,] 16	14211	299,671	538,421	7,601	70,367
[18,] 17	14194	299,790	538,990	7,618	70,450
[19,] 18	14183	299,865	539,355	7,629	70,504
[20,] 19	14176	299,914	539,587	7,636	70,538
[21,] 20	14172	299,945	539,736	7,641	70,560
[22,] 21	14169	299,965	539,831	7,644	70,574
[23,] 22	14167	299,978	539,892	7,646	70,583
[24,] 23	14166	299,986	539,931	7,647	70,589
[25,] 24	14165	299,991	539,956	7,647	70,592
[26,] 25	14165	299,994	539,972	7,648	70,594

Os gráficos obtidos são inseridos na figura 7.11. Os indivíduos de 25 anos de idade atingem o limite da longevidade, morrem e já não alcançam os 26 anos de idade.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Caixa 7.7. Simulador da dinâmica de uma coorte de arenques lacustres

```

##Dinâmica de uma coorte de arenques lacustres
##Coregonus artedi
##aos 2 anos cada peixe ocupa uma unidade de volume arbitrária
##valores ajustados recorrendo ao método de Khilmi
r1<-0.56017; c<-0.44776

##calcular valores de Ri necessários
r_3<-r1^(-3);r566<-r1^5.666666;r3<-r1^3
r266<-r1^(2.666666)
##anos de existência da coorte
t<-seq(-2,23, by=1)
##exponencial da EGZ
ex<-exp(-c*t)
##### Tabela de valores
##densidade, peixes por um milhão de unidades de volume

y_3<-80582.7*r_3^(ex-1)
y_3<-floor(y_3)
##Biomassa total final num milhão de unidades de volume, em Mg
y566f=80582/r_3*540*10^(-6)
y566<-y566f*r566^ex
##mm, comprimento
y1<-300*r1^ex
##biomassa do peixe médio
y266<-540*r266^ex
##volume ocupado pelo peixe médio
y3<- 1*r3^(ex-1)
y3<-y3/0.0805827
id<-seq(0,25,by=1)
TB<-matrix(c(id,y_3,y1,y266,y566,y3),nrow=26,ncol=6,byrow=FALSE)
colnames(TB) <-c('id','y-3','y1','y2,66','y5,66','y3')
tb<-round(TB, 3)
tb

##### gráficos
split.screen(figs=c(1,3))
screen(1)

plot(id,tb[,2],type='l',col=1,main="Concentração",xlab='Idade,anos',ylab='Peixes/Muv')

screen(2)
plot(id,tb[,3],type='l',col=1,main="Comprimento médio",xlab='Idade,anos',ylab='mm')
screen(3)
plot(id,tb[,4],type='l',col=1,main="Biomassa média",xlab='Idade,anos',ylab='g')

windows()
split.screen(figs=c(1,2))
screen(1)

plot(id,tb[,5],type='l',col=1,main="Biomassa total",xlab='Idade,anos',ylab='Mg')

screen(2)
plot(id,tb[,6],type='l',col=1,main="Volume ocupado pelo peixe médio",xlab='Idade,anos',ylab='uv/peixe')

```

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

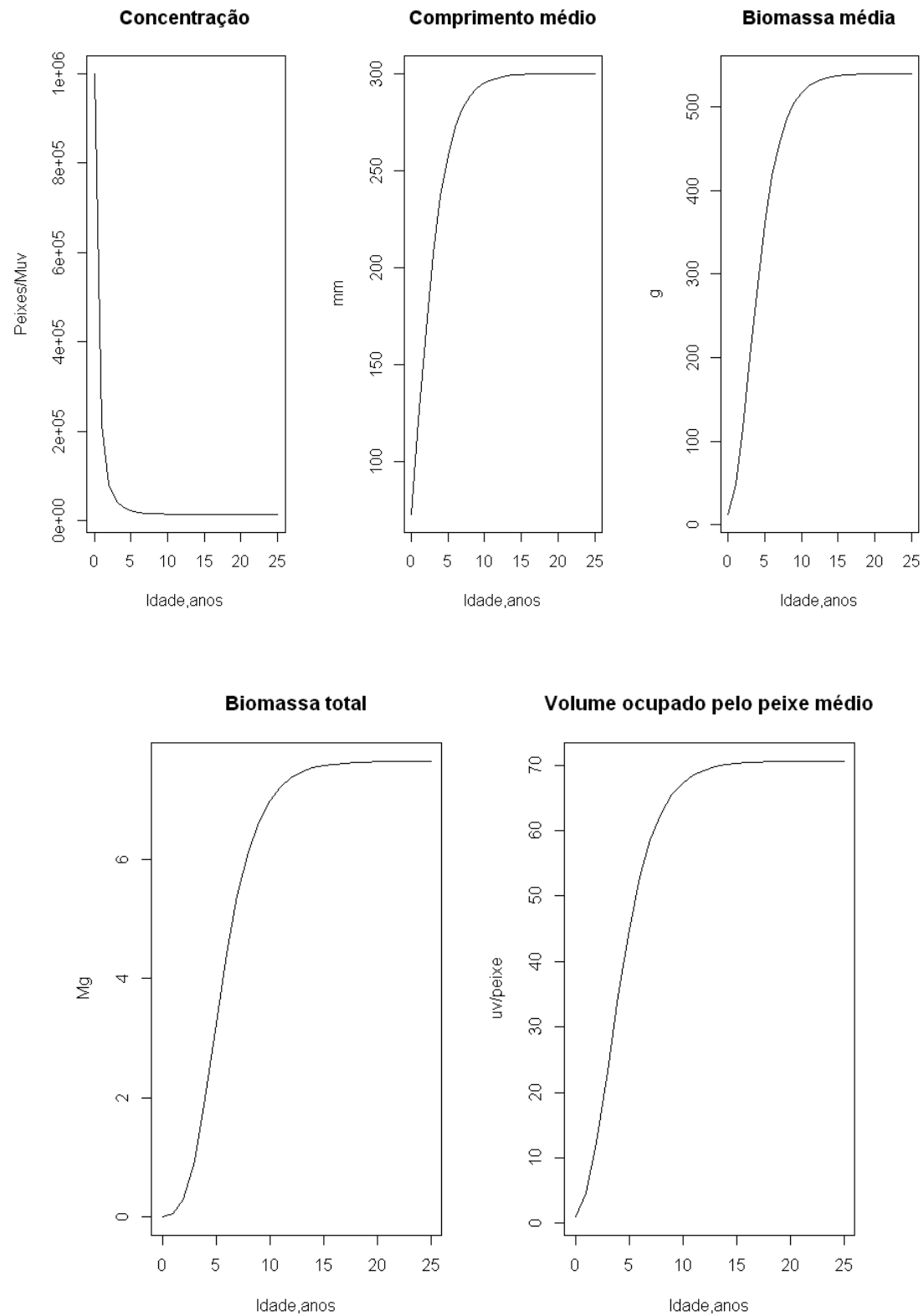


Figura 7.11. Simulação da dinâmica de uma coorte de arenques lacustres (*Corogonus artedi*)

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

A partir dos valores insertos na tabela da saída do R, o leitor pode estabelecer as relações alométricas que desejar, recorrendo a uma curta listagem como a que se insere abaixo. Ela estabelece a relação alométrica entre o volume ocupado pelo peixe médio e a concentração. O expoente esperado é -1 (3/-3).

```
x<-log(y_3)
y<-log(y3)
fit3<-lm(y~x)
summary(fit3)
```

O sumário do ajustamento é o seguinte:

```
Call:
lm(formula = y ~ x)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-3.005e-05 -8.493e-06  2.312e-06  1.071e-05  2.309e-05

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  1.130e+01  2.937e-05  384663  <2e-16 ***
x           -1.000e+00  2.919e-06 -342561  <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.468e-05 on 24 degrees of freedom
Multiple R-squared:  1,    Adjusted R-squared:  1
F-statistic: 1.173e+11 on 1 and 24 DF, p-value: < 2.2e-16
```

A constante da equação alométrica é assim obtida:

```
exp(fit3$coefficients[1])
```

```
(Intercept)
80574.51
```

Temos assim a seguinte equação alométrica:

$$y_3 = 80574,51 y_{-3}^{-1}$$

O valor da constante depende das unidades adotadas, para as duas variáveis envolvidas na relação alométrica.

7.7 A Produção Total de uma Coorte

No quadro 7.1, vimos que uma coorte de lince ibéricos que se iniciava com 1000 animais nascidos todos no mesmo instante, no início do ano 13 tinha 103 animais que iriam morrer por terem atingido o limite da longevidade, antes de completarem mais um ano de idade. Admitindo

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

que a biomassa média dos animais é de 12 kg indivíduo⁻¹, a biomassa total final da coorte é de 1236 kg (12*103). Mas esta não é toda a produção de biomassa, pois ignora os pesos dos animais das idades 0 a 13 que foram morrendo, ao longo da vida da coorte. A **produção total da coorte (PT)** será:

$$PT = \text{Biomassa da mortalidade (BM)} + \text{Biomassa final (BF)}$$

Suponhamos que em cada ano a biomassa média dos indivíduos que morrem é igual à biomassa média individual antes de a mortalidade atuar (mortalidade neutra). Neste caso, num dado instante, a biomassa da mortalidade torna-se igual à taxa de mortalidade vezes a biomassa total dos animais vivos:

$$BM_t = TRM_{-2t} y_{4,6667t} \quad (7.8)$$

A biomassa total da mortalidade da idade zero a treze, supondo o tempo contínuo será:

$$BM = \int_0^{13} BM_t dt \quad (7.9)$$

No caso do lince ibérico, a TRM é dada por:

$$TRM_{-2} = -0,392 * \ln 9,773 * \exp(-0,392 * t) \quad (7.10)$$

e o crescimento da biomassa total é dado por:

$$y_{4,7} = y_{4,7f} * 0,0049^{\exp(-0,392*t)} \quad (7.11)$$

pelo que a biomassa da mortalidade tem a seguinte expressão:

$$BM = -0,392 \ln 9,773 y_{4,7f} \int_0^{13} 0,0049^{\exp(-0,392t)} e^{-0,392t} dt \quad (7.12)$$

O valor de $y_{4,7f}$ vimos atrás que é 1236 kg. Pelo que podemos escrever:

$$BM = 1104,505 \int_0^{13} 0,0049^{\exp(-0,392t)} e^{-0,392t} dt \quad (7.13)$$

$$BM = 1104,505 * 0,462 = 510,281 \text{ kg}$$

A produção total da coorte descrita no quadro 7.1 será:

$$PT = 510,281 + 1236 = 1746,281 \text{ kg}$$

Este procedimento aplica-se a qualquer coorte, quer de animais quer de plantas.

7 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

Suponhamos que desejamos avaliar o volume total de lenho dos fustes produzido por um PPAR, da idade t_0 à idade w , e que a mortalidade é estacional. Lembremos que para o volume em pé por unidade de área tem-se $EL=1$.

Como o auto-desbaste é neutro, o seu volume no ano t , BM_t , pode ser obtido multiplicando a taxa relativa de mortalidade pelo volume em pé.

$$BM_t = TRV_{-2t} y_{13t} \quad (7.14)$$

sendo o volume total do auto-desbaste ($m^3 \text{ ha}^{-1}$), da idade t_0 a w , igual a:

$$y_{19t_0w} = -c \ln R_{-2} y_{13f} \sum_{t_0}^w ER_1^E \quad (7.15)$$

onde

$$E = e^{-c(t-t_0)}$$

Analogamente, a biomassa total da árvore no auto-desbaste (Mg ha^{-1}) virá:

$$y_{0,6662t_0w} = -c \ln R_{-2} y_{0,6661f} \sum_{t_0}^w ER_{0,6666}^E \quad (7.16)$$

Adicionando aos valores das eqs. (7.15) e (7.16), respectivamente, o volume em pé e a biomassa total em pé, por hectare, logo no fim do ano w , temos as respectivas **produções totais**.

Se a mortalidade natural não incidisse aleatoriamente sobre todos os indivíduos, as relações alométricas envolvendo variáveis da população e a sua auto-semelhança seriam violadas (capítulo 3).

Em Barreto (2010a:secção 6.4) mostro que o auto-desbaste tem de atuar de modo neutro.

7.8 Bibliografia

- Barreto, L. S., 2004a. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. "e-book". Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2004b. *SB-KHRONOSKHABA. A Gompertzian Model for the Seasonal Growth of Forest Trees and Stands An Application to Pinus pinaster Ait.* Research Paper SB-05/04. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardina*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Barreto, L. S., 2010a. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2010b. Simulação do Carbono Retido no Pinhal Bravo e da sua Acreção. *Silva Lusitana*, 18(1):47-58.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 382 pp.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

8.1 Introdução

Depois do que foi escrito anteriormente, sobre o crescimento exponencial (por exemplo, fim do capítulo 4, e introdução ao capítulo 5) o leitor deve ter ficado surpreendido, e com razão, com o título deste capítulo. Mas a verdade é que o único tratamento de populações estruturadas encontrado em qualquer livro de ecologia quantificada (e.g., Gotelli, 2008:capítulo 3) assenta no crescimento exponencial da população estruturada. Este facto faz com que os modelos matriciais associados a esta abordagem não sejam da simpatia de todos ecologistas. Por exemplo, Soetaert e Herman (2009:332) expressam a sua baixa adesão ao uso destes modelos. No entanto, no contexto da teoria que estabeleci, é possível uma abordagem gompertziana, por isso dependente da densidade, para as populações estruturadas, que explanarei no capítulo seguinte.

A matéria das secções 8.2 a 8.6 é também conhecida por **demografia**. A assunção de agregação de todos os organismos num conjunto único de indivíduos idênticos, associada aos modelos dos capítulos 4, 5 e 6, é abandonada, o que por outro lado confere mais realismo à análise. Na generalidade, os outros pressupostos dos modelos independentes da densidade (capítulo 4) prevalecem, como suporte dos modelos apresentados neste capítulo.

As populações são estruturadas em grupos segundo dois critérios diferentes. Os grupos podem ter uma unidade de tempo em que se mede a idade (**estrutura etária**) ou não. No segundo caso os grupos podem ter um número igual ou desigual de idades. Na última situação, temos a chamada **estrutura de estádios**, refletindo os grupos, geralmente, a história biológica da espécie em análise (por exemplo, nascidos, jovens, fase reprodutiva, fase pós-reprodutiva, ou as fases das metamorfoses de insetos). Em demografia humana, também pode ser considerada a função social dos indivíduos. Por exemplo, a população pode ser dividida em três grupos: jovens (com idades inferiores a 15 anos), ativos no mercado de trabalho (idades dos 15 aos 64 anos), idosos (idade igual ou superior a 65 anos) compreendendo os reformados já saídos do mercado de trabalho.

Os grupos considerados são caracterizados fundamentalmente pelas suas **taxas de sobrevivência, de reprodução** e a sua **proporção na população total**. Para conferir maior precisão à análise, são criados vários descritores, chamadas taxas vitais por alguns autores, tais como esperança de vida e valor reprodutivo, que serão introduzidos neste capítulo.

O leitor português está familiarizado com o envelhecimento da nossa população. Hoje morre-se menos em cada idade depois dos 65 anos, vive-se durante mais tempo (maior longevidade), e por outro lado nascem menos portugueses. Segundo informação difundida hoje (2012.11.20), na população portuguesa, a **proporção dos idosos é de 19% e a dos jovens 15%**. A nossa população não tem diminuído por que vêm viver para Portugal estrangeiros (imigração), nomeadamente brasileiros e cabo-verdianos. O contrário passa-se nos outros países da lusofonia. Emerge aqui o conceito de pirâmide etária de uma população (representação gráfica das proporções do número de indivíduos em cada grupo etário), com que se familiarizou na cadeira de ecologia que frequentou. Temos uma pirâmide etária de base estreita em contraste com os outros países mencionados, que exibem uma de base larga, associada a uma população em crescimento.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Fenómenos desta natureza afetam a dinâmica das populações de todas as espécies, incluindo as que exploramos em nosso benefício e cuja permanência queremos manter, e outras que enfrentam um risco variável de extinção e desejamos conservar.

Vamos admitir que os nascimentos ocorrem no início dos períodos de tempo considerados para expressar a idade dos indivíduos da coorte (ano, mês, semana,...) e da população com estrutura. Podíamos ter adotado outra convenção por exemplo, no meio ou no fim da unidade de tempo. Uma coorte inicia-se no instante zero. Na figura 8.1, introduz-se um esquema esclarecedor. Por enquanto, adotamos uma perspectiva discreta, perfilhada por outros autores, como Caswell (2001).

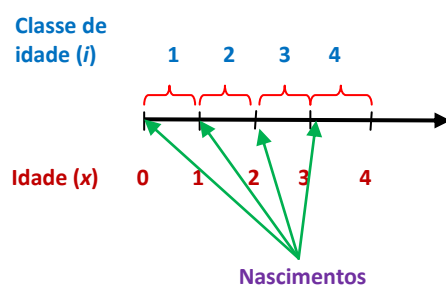


Figura 8.1. Convenção temporal adotada sobre idades, classes de idade e ocorrência de nascimentos de indivíduos

A classe de idade i compreende os indivíduos com idade entre $i-1$ e i . Consideramos as classes de idade homogêneas, isto é, os seus atributos de sobrevivência e reprodução são iguais para todos os seus indivíduos.

Neste capítulo assume-se que as populações atingem uma distribuição etária estável (secção 1.8) e crescem exponencialmente (capítulo 4).

A elaboração deste capítulo beneficiou de Barreto (1979, 1980).

8.2 Curvas de Sobrevivência

Na secção 7.6, verificámos como o número de pinheiros (y_{-2}) e peixes (y_{-3}) que tinham nascido no mesmo instante iam diminuindo ao longo do tempo. Isto é, acompanhámos a sobrevivência dos nascidos ao longo da longevidade das populações. Estas séries temporais de valores representam as **curvas de sobrevivência** de uma coorte e delas fizemos os respectivos gráficos nas figuras 7.8 e 7.10. Este padrão gompertziano de sobrevivência só será abordado e explorado no capítulo seguinte.

Genericamente, utiliza-se a variável S_x para designar o número de sobreviventes com a idade x . Conforme o meio em que a espécie em estudo ocupa, corresponde a y_{-2} ou y_{-3} .

O número de sobreviventes na idade x referidos como fração do número inicial representa-se por l_x . Isto é, temos:

$$l_x = \frac{S_x}{S_0} \quad (8.1)$$

l_x estima a probabilidade de um indivíduo sobreviver do nascimento até à idade x .

A probabilidade de um indivíduo sobreviver da idade x até à idade $x+1$, $g(x)$, é dada por:

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$g_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} = \frac{S_{x+1}}{S_x} \quad (8.2)$$

S_{x+1}/S_x é também referida como s_x , por alguns autores.

S_{15} é assim igual a $g_{14} * S_{14}$, pelo que g_x ou s_x podem ser entendidas também como a **taxa relativa de sobrevivência** ou **taxa de sobrevivência per capita**, na idade x .

O número de mortos d_x na idade x é dado por

$$d_x = S_x - S_{x+1}$$

A letra d , de uso consagrado, vem de *death* (morte em inglês). Como todos os indivíduos de uma coorte acabam por morrer, a **soma de todos os valores de d_x é igual a 1**. O que permite escrever $l_x = 1 - \sum_{j=0}^{x-1} d_j$. A fração ainda viva dos nascidos é igual a 1 menos a soma das frações que morreram nas idades anteriores.

Se sobrevivem 30% é porque morrem 70%. Podemos então introduzir o conceito de **taxa relativa de mortalidade** ou **taxa de mortalidade per capita**, q_x

$$q_x = 1 - g_x = 1 - s_x \quad (8.3)$$

Agora, S_{x+1} será dado pelo número de vivos na idade x menos aqueles que entre eles morrem, isto é, temos

$$S_{x+1} = S_x - q_x S_x = S_x(1 - q_x) \quad (8.4)$$

Nós apresentamos valores de S_x das coortes de pinheiro bravos e de arenque lacustre.

No caso do arenque, a partir da coluna “ $y-3$ ”, que corresponde à variável y_{-3} , para a idade 15, ($x=15$) podemos estabelecer as variáveis inseridas na caixa 8.1:

Caixa 8.1. Exemplo de cálculos demográficos

$$\begin{aligned} S_{14} &= 14279 \\ S_{15} &= 14237 \\ d_{14} &= 14279 - 14237 = 42 \\ l_{14} &= 14279 / 10^6 = 0,014279 \\ l_{15} &= 14237 / 10^6 = 0,014237 \\ g_{14} &= 0,014237 / 0,014279 = 0,997059 \\ s_{14} &= 14237 / 14279 = 0,997059 \\ s_{14} &= g_{14} \\ q_x &= 42 / 14279 = 0,002941 \\ q_x &= 1 - s_{14} = 1 - 0,997059 = 0,002941 \end{aligned}$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Não se admite que exista um só padrão de sobrevivência. Reconhecem-se três padrões-tipo de curvas de sobrevivência, ilustrados na figura 8.2.

A curva do **tipo I** aplica-se às espécies em que a mortalidade infantil, juvenil e dos adultos seja muito baixa até a idade se aproximar do termo da longevidade, quando a mortalidade se acelera. A população humana, sobretudo nos países mais desenvolvidos, segue este padrão. Como se sabe, uma baixa taxa de mortalidade infantil é tida como índice de qualidade de vida e desenvolvimento social e económico. Ocorre geralmente entre mamíferos que investem no cuidado e proteção das crias.

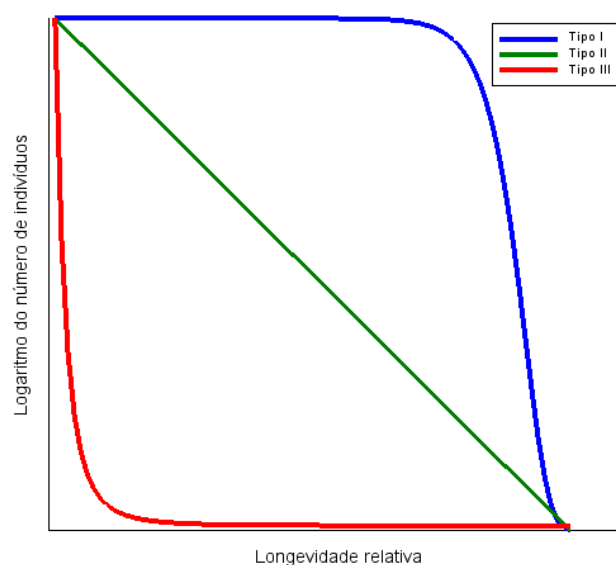


Figura 8.2. Tipos de curvas de sobrevivência. Longevidade relativa=idade/idade máxima da espécie; varia entre 0 e 1. A escala logarítmica faz com que as taxas de variação sejam independentes do número de indivíduos que tenham morrido e permite comparar facilmente a mortalidade de coortes com números de indivíduos diferentes

Na curva do **tipo II**, a taxa de mortalidade mantém-se constante ao longo da vida dos indivíduos. Este tipo de curva é pouco comum. Algumas aves apresentam este tipo de curva depois de ultrapassarem os primeiros anos de vida, onde a mortalidade é maior.

A curva do tipo III é a mais comum. A taxa de mortalidade é muito elevada nos primeiros anos de vida, o que é compensado pela produção elevada de ovos, sementes e larvas dos quais poucos chegam a adultos e passam a ter taxas de mortalidades mais baixas. As curvas de sobrevivência do pinheiro e do arenque lacustre, simuladas na secção 7.6, são deste tipo.

A curva de sobrevivência de uma espécie pode evidenciar uma mistura de mais de um tipo e ser alterada pelas condições em que ela cresce. Por exemplo, os carvalhos a crescerem num carvalhal puro e regular, onde ocorre o auto-desbaste, têm uma sobrevivência do tipo III. O mesmo número de árvores, **isoladas** e dispersas numa paisagem, no seu conjunto, apresenta uma curva de sobrevivência do tipo I. Na natureza, as curvas de sobrevivência refletem a estratégia bionómica das espécies e o processo coevolutivo por que elas passaram.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

No geral, dado o facto de a mortalidade ser maior nas idades iniciais e finais da vida dos indivíduos de uma espécie, a **curva de mortalidade** tem uma forma próxima de **U**, como se ilustra na figura 8.3.

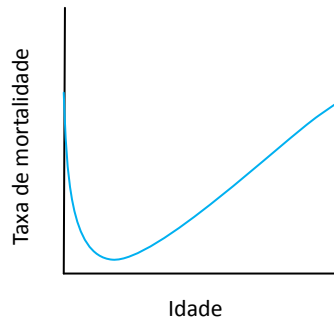


Figura 8.3. Padrão comum da curva de mortalidade

Antes de terminar esta secção, detenhamo-nos na **curva de sobrevivência do tipo II**. De acordo com a figura 8.2, o eixo vertical em vez de se referir ao logaritmo do número de sobreviventes pode ser graduado com o logaritmo natural de l_x ($\ln l_x$). Esta curva é então expressa pela equação da reta seguinte:

$$\ln l_x = \ln l_0 - px \quad (8.4)$$

onde p é o valor do declive da reta. Desta equação podemos obter:

$$\ln l_x - \ln l_0 = -px \rightarrow \ln(l_x/l_0) = -px \rightarrow l_x/l_0 = e^{-px}$$

donde se obtém:

$$l_x = l_0 e^{-px} \quad (8.5)$$

Esta equação permite obter o seguinte resultado:

$$\begin{aligned} l_1 &= l_0 e^{-p} & \text{donde } l_1/l_0 &= e^{-p} \\ l_2 &= l_0 e^{-2p} = (l_0 e^{-p}) e^{-p} = l_1 e^{-p} & \text{donde } l_2/l_1 &= e^{-p} \\ l_3 &= l_0 e^{-3p} = (l_0 e^{-2p}) e^{-p} = l_2 e^{-p} & \text{donde } l_3/l_2 &= e^{-p} \\ & \dots & & \\ l_{x+1} &= l_0 e^{-(x+1)p} = (l_0 e^{-xp}) e^{-p} = l_x e^{-p} & \text{donde } l_{x+1}/l_x &= e^{-p} \end{aligned}$$

Isto é, verifica-se:

$$\frac{l_1}{l_0} = \frac{l_2}{l_1} = \frac{l_3}{l_2} = \dots = \frac{l_{x+1}}{l_x} = e^{-p} = g_x = s_x \quad (8.6)$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

A equação (8.6) diz-nos que dos animais vivos no início da idade x sobrevive uma proporção constante e^{-p} , até à idade $x+1$.

Do mesmo modo, e no mesmo período de tempo, morre uma proporção constante igual a $q_x = 1 - e^{-p}$.

A constância da taxa de mortalidade q_x implica ser independente da idade o risco de morrer numa população que exiba a curva de sobrevivência do tipo II. Morrendo a mesma proporção de jovens do que idosos, conjecturamos que a ocorrência de mortes devidas a causas acidentais é tão elevada que os indivíduos não chegam a atingir o envelhecimento fisiológico.

8.3 O Padrão de Fecundidade

Outro atributo importante das espécies é a sua capacidade de se reproduzirem. As espécies podem apresentar indivíduos que se reproduzem uma só vez durante toda a vida ou várias vezes. A capacidade de gerar novos indivíduos pode estar associada a um processo de maturação sexual, que faz o padrão da fertilidade ser inverso do da mortalidade: inexistente, fertilidade, infertilidade associada à senilidade. Nos humanos, esta sequência leva a um padrão triangular da curva de fertilidade, do tipo exibido na figura 8.4. Podem ocorrer padrões com mais de um pico de fertilidade.

A variável biológica aqui adotada é o número médio de nascimento por fêmea de idade x na unidade de tempo, representada tanto por b_x (de *birth*, nascimento em inglês) ou m_x (de *maternity*).

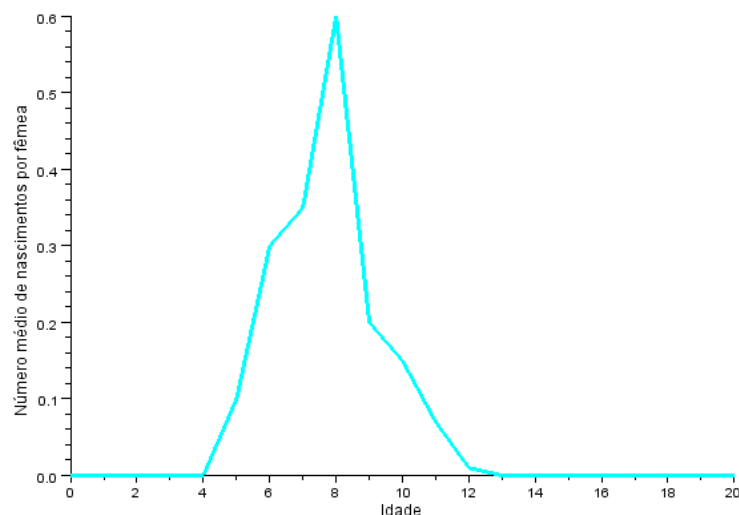


Figura 8.4. Exemplo do padrão triangular de variação da fecundidade. Se entendermos a escala referindo-se a classes de idade de 5 anos, o padrão é verosímil para a população humana de um país desenvolvido

No caso de plantas, ou outros seres vivos sésseis e acessíveis, a obtenção dos dados para traçar a curva de sobrevivência não levanta muitas dificuldades. Existem, na Europa Central,

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

séries temporais de medições da mesma floresta que ultrapassam os 100 anos, e outras com longevidade comparável.

O acompanhamento dos animais da mesma coorte, registrando a sua sobrevivência e fecundidade, desde o seu nascimento até o último morrer é raro. Este método permite estabelecer as chamadas **tabelas de vida horizontais**.

Os outros métodos, que conduzem às **tabelas de vida verticais**, recorrem a uma ou mais contagens, num dado instante, de uma ou mais populações locais, e deduzem a sobrevivência a partir do número de indivíduos contados em cada idade da vida da espécie. Pode também recorrer-se a métodos de marcação e recaptura. Na internet, é possível obter software grátis para a realização dos cálculos necessários para estabelecer a curva de sobrevivência, quando se utilizam estes procedimentos. Esta abordagem assume que a população tem uma estrutura etária estável, está em equilíbrio e a dinâmica das coortes é idêntica. Existem processos de correção para a violação de alguns destes pressupostos.

Obtida a informação sobre a espécie, sobrevivência e fecundidade, o passo seguinte é utilizá-la na melhor caracterização da sua dinâmica, estabelecendo a tabela de vida, atributos e relações conexas.

8.4 A Tabela de Vida

A opinião sobre a tabela de vida (**TV**) tem evoluído. Uns têm-na como um importante instrumento empregue na ordenação e conservação de espécies do brávio. Outros, não lhe negando utilidade, enfatizam as suas limitações por os pressupostos em que assenta a sua construção nem sempre estarem verificados. Quando as espécies têm os dois sexos, a prática corrente é calcular a TV das fêmeas.

Uma TV apresenta várias colunas, cada uma correspondente a uma variável biológica, cujos valores são calculados a partir da sobrevivência. Além de variáveis biológicas inseridas na caixa 8.1, inserem-se as relativas ao cálculo da **esperança de vida (e_x)**. Esclareçamos este conceito.

Na figura 8.5, insiro um trecho de uma curva de sobrevivência. Nesta figura, a área **L_x** representa o número total de tempo vivido pelos indivíduos vivos no intervalo de tempo de x a $x+1$.

Rigorosamente, temos:

$$L_x = \int_x^{x+1} l_x dx \quad (8.8)$$

Se entendermos a área L_x como tendo a forma aproximada de um trapézio de bases l_x e l_{x+1} com a altura igual a 1 ($x+1-x=1$) podemos escrever:

$$L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2} \quad (8.9)$$

Na figura 8.6, ilustramos o total de unidades de tempo a serem vividas por um indivíduo com a idade x , **T_x** , que é igual a (w =termo da longevidade):

$$T_x = \int_x^w l_x dx \quad (8.10)$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

T_x pode ser aproximada pela expressão:

$$T_x = \sum_{j=x}^w L_j \quad (8.11)$$

Se dividirmos o tempo total que a sobrevivência dos indivíduos de idade x ainda viverá, até a coorte se extinguir, pelo número de indivíduos de idade x , temos uma estimativa da vida futura média de cada um deles, ou seja **a esperança de vida de um indivíduo de idade x** :

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad (8.12)$$

Como se sabe, a esperança de vida dos humanos é um indicador do desenvolvimento e qualidade de vida, nas sociedades em que vivem.

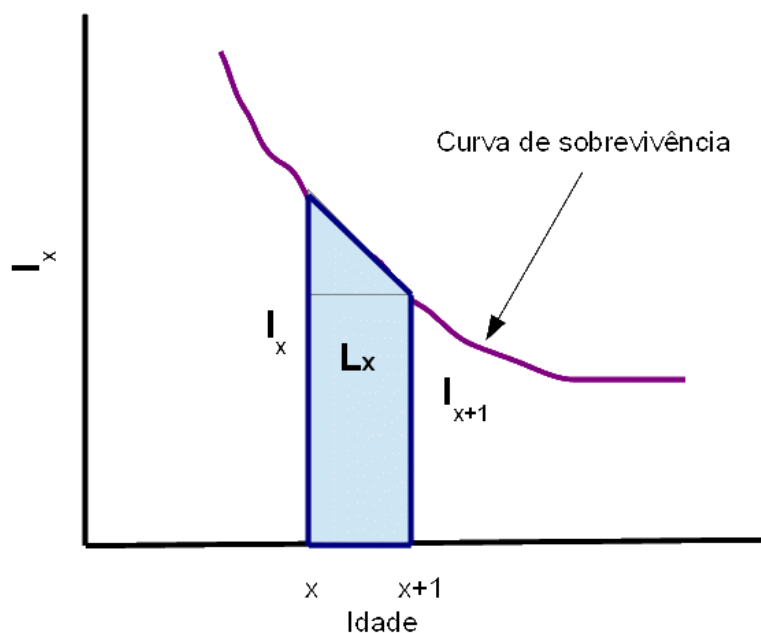
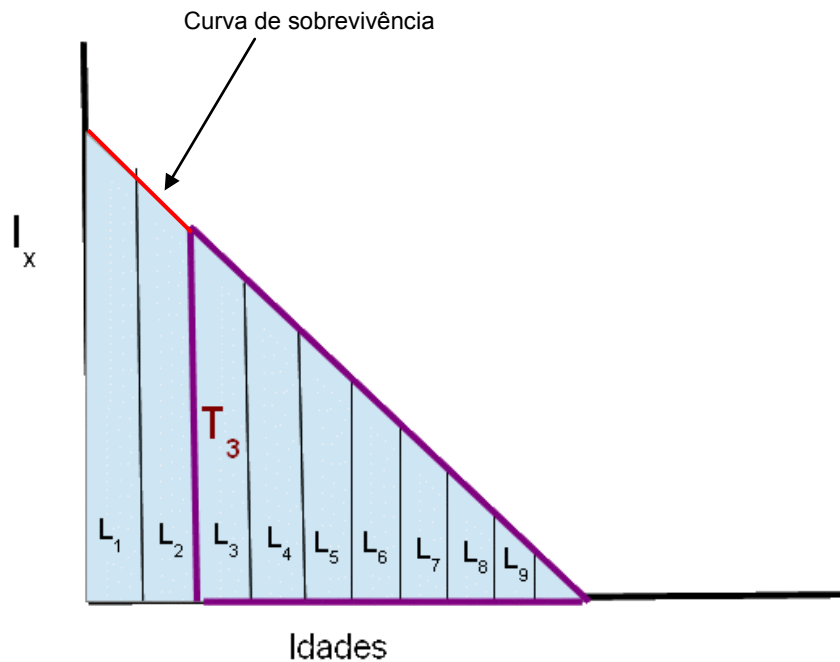


Figura 8.5. A área L_x

Vou inserir um exemplo de uma TV hipotética, no quadro 8.1. Fundamentalmente, estende os cálculos ilustrados, na caixa 8.1, a todas as idades e calcula as equações (8.6) e (8.8), estimando-se a última do fim para o princípio da coluna. Finalmente, aplica-se a equação (8.9) para obter e_x .

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Figura 8.6. Ilustração do conceito T_x . Na situação hipotética mostra-se a área correspondente a T_3 (tri

Quadro 8.1. Exemplo de uma tabela de vida

x	S_x	l_x	d_x	s_x	q_x	L_x	T_x	e_x
0	1000	1	450	0,550	0,450	0,775	1,370	1,370
1	550	0,550	300	0,454	0,546	0,4	0,595	1,082
2	250	0,250	190	0,240	0,760	0,155	0,195	0,780
3	60	0,060	50	0,167	0,833	0,035	0,040	0,667
4	10	0,010	10	0	1	0,005	0,005	0,500
5	0	0						

Exemplo do cálculo empreendido para obter a esperança de vida:

Equação (8.9)

$$L_0 = (1 + 0,550)/2 = 0,775; L_1 = (0,550 + 0,250)/2 = 0,400; L_2 = (0,250 + 0,060)/2 = 0,155;$$

$$L_3 = (0,060 + 0,010)/2 = 0,035; L_4 = (0,010 + 0)/2 = 0,005$$

Equação (8.11)

$$T_4 = L_4 = 0,005; T_3 = L_4 + L_3 = 0,005 + 0,035 = 0,040; T_2 = 0,040 + 0,155 = 0,195; T_1 = 0,195 + 0,400 = 0,595;$$

$$T_0 = 0,595 + 0,775 = 1,370$$

Equação (8.12)

$$e_0 = 1,370/1 = 1,370; e_1 = 0,595/0,550 = 1,082; e_2 = 0,195/0,250 = 0,780; e_3 = 0,040/0,060 = 0,667;$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$e_4 = 0,005 / 0,010 = 0,500$$

Vou inserir uma listagem em Scilab, na caixa 8.2, que calcula as colunas das TV.

Caixa 8.2. Cálculo de uma tabela de vida

```
clear
clf

t1=[0:1:9];
t2=[0:1:8];
t3=[0:1:7];

//introduzir o vetor do número de sobreviventes, S
S=[100 46 28 20 15 13 12 11 10 0];
subplot(2,2,1)
plot2d(t1,S)
xtitle('Curva de sobrevivência','Idade','Número de indivíduos')

//dx
dx=diff(S);
//lx
lx=S/S(1);
//lx1=lx(1:8);lx2=lx(2:9);
S1=S(1:8);S2=S(2:9);
//s-taxa de sobrevivência
ts=S2./S1;ts=[ts 0];
subplot(2,2,2)
plot2d(t2,ts)
xtitle('Taxa de sobrevivência','Idade','s')
//q-mortalidade
qx=ones(1,9)-ts;
subplot(2,2,3)
plot2d(t2,qx)
xtitle('Taxa de mortalidade','Idade','q')

//cálculo de Lx
Lx=(S1+S2)/2;
//inverter a ordem e somar
L=Lx(8:-1:1);
Tx=cumsum(L);
//retorna à ordem das idades
Tx=Tx(8:-1:1);
//calcular ex
ex=Tx./S1;
subplot(2,2,4)
plot2d(t3,ex)
xtitle('Esperança de vida','Idade','e (anos)')
```

Este programa produz uma janela com quatro gráficos relativos aos valores do número de sobreviventes (S), taxas de sobrevivência (s) e de mortalidade (q) e esperança de vida (e). Insere-se na figura 8.7.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Podemos facilmente obter os valores das variáveis (colunas) da TV, como se mostra abaixo.

-->dx

dx =

- 54. - 18. - 8. - 5. - 2. - 1. - 1. - 1. - 10.

-->lx

lx =

1. 0.46 0.28 0.2 0.15 0.13 0.12 0.11 0.1 0.

-->ts

ts =

0.46 0.6086957 0.7142857 0.75 0.8666667 0.9230769 0.9166667 0.9090909 0.

-->qx

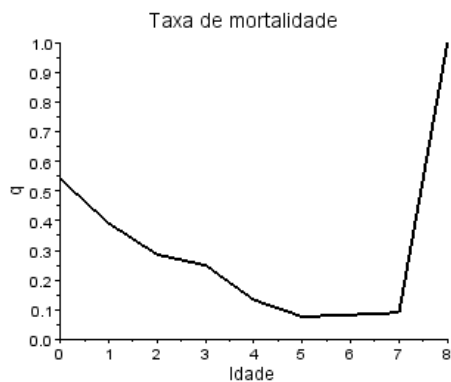
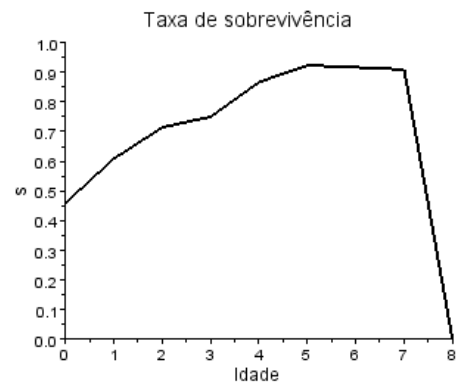
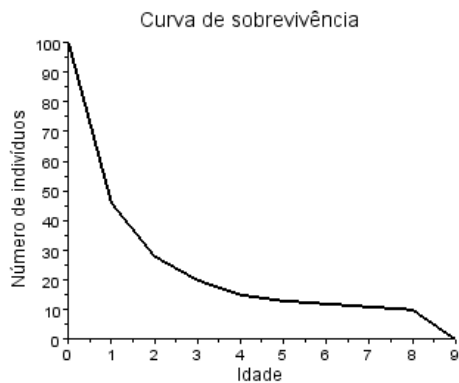
qx =

0.54 0.3913043 0.2857143 0.25 0.1333333 0.0769231 0.0833333 0.0909091 1.

-->ex

ex =

2. 2.7608696 3.2142857 3.3 3.2333333 2.6538462 1.8333333 0.9545455



8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Figura 87. Tabela de vida gráfica produzida no Scilab pela listagem inserida acima

No caso da sobrevivência exibida por esta coorte, as variáveis demográficas têm um padrão de variação diferente do exibido no quadro 8.1 (sempre decrescente ou crescente). A esperança de vida tem um padrão parabólico e atinge o máximo aos três anos ($e_3=3,3$). A taxa de mortalidade apresenta o padrão em **U** e a taxa de sobrevivência em U invertido, como seria de esperar.

No software R, recorrendo à biblioteca *fishmethods*, é possível obter uma tabela de vida para o bufalo africano (*Syncerus caffer*), com os seguintes comandos:

```
library(fishmethods)
data(buffalo)
lifetable(age=buffalo$age,numbers=buffalo$nx,type=2)
```

8.5 A Equação de Euler-Lotka

Nesta secção, vou usar a notação mais frequentemente empregue, ao abordar a sua matéria.

Numa população que cresça exponencialmente com distribuição etária estável, o número total de nascimentos no instante t , B_t , também cresce exponencialmente à mesma taxa de crescimento da população. Vou explicar uma ilustração numérica.

Seja uma população com fêmeas de idades 0, 1, 2, só procriando as fêmeas de idade 1, tendo cada uma delas duas filhas. O valor de r da população é 0,4054651 e por isso $\lambda=1,5$. No instante $t=0$, o número de fêmeas nas três idades é, respetivamente, 100, 75, 30. A dinâmica do número total de fêmeas, dos indivíduos de cada idade, de B_t e da razão B_{t+1}/B_t exibem-se na figura 8.8. Como se verifica esta razão é constante e igual a 1,5, **confirmando o crescimento exponencial de B_t à mesma taxa de crescimento da população.**

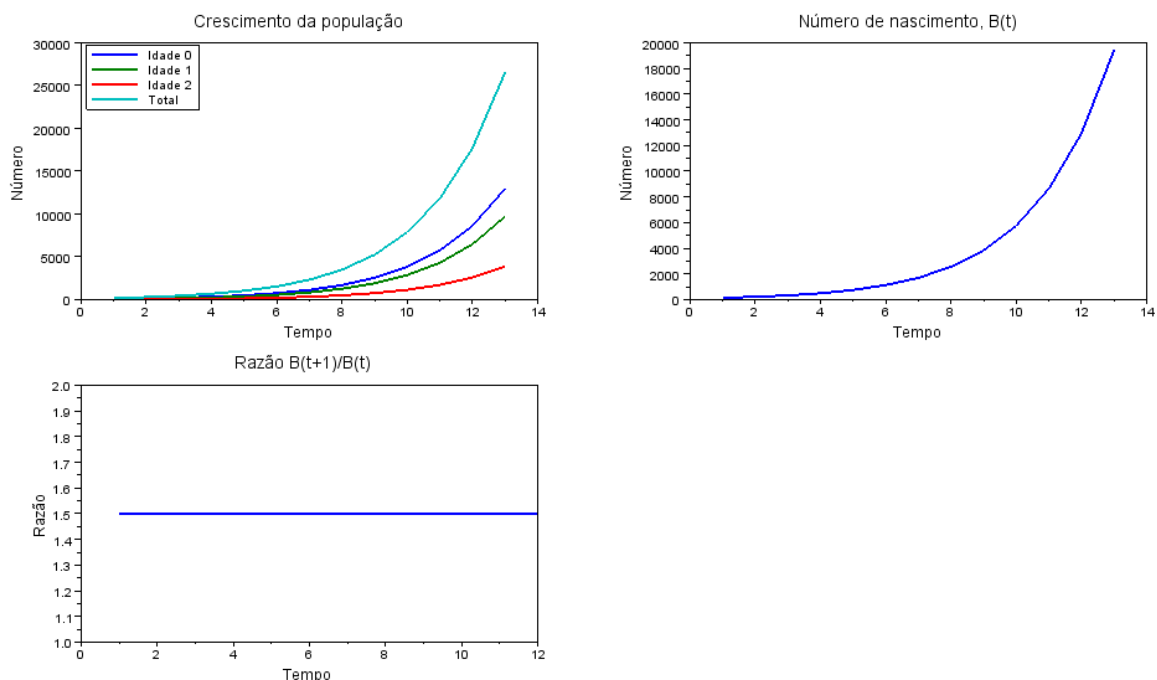


Figura 8.8. Caracterização da dinâmica de uma população de fêmeas de distribuição etária estável com crescimento exponencial

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

As equações das curvas do gráfico superior esquerdo são
 $\text{total}=205 e^{0,4054651t}$, Idade 0: $100 e^{0,4054651t}$, Idade 1: $75 e^{0,4054651t}$, Idade 2: $30 e^{0,4054651t}$
 e do gráfico superior direito $B(t) = (75 \cdot 2) e^{0,4054651t} = 150 e^{0,4054651t}$.

Genericamente, podemos escrever:

$$B_t = B e^{rt} \quad (8.13)$$

Num país qualquer, consideremos as senhoras de 20 anos de idade que este ano (2012) têm filhos. O seu número é igual ao número de senhoras que nasceu há vinte anos atrás (1992) vezes a fração delas que sobreviveu de 1992 até 2012. Isto é:

$$\text{Número de senhoras em 2012} = B_{2012-20} l_{20}$$

Generalizemos. Numa dada população no ano t , o número de fêmeas de idade x , $n_{x,t}$ é igual ao número das nascidas x anos atrás, B_{t-x} vezes à sua taxa de sobrevivência desde o nascimento até à idade x l_x :

$$n_{x,t} = B_{t-x} l_x$$

O número de filhas que terão será dado por $B_{t-x} l_x b_x$, pois cada uma tem b_x filhas.

Todos os nascimentos que ocorrem da primeira idade de fertilidade, f_1 , até à última idade em que as fêmeas ainda procriam, f_2 , serão:

$$B_t = \int_{f_1}^{f_2} B_{t-x} l_x b_x dx \quad (8.14)$$

Substituindo o segundo membro da equação (8.13) no primeiro membro desta equação obtemos:

$$B e^{rt} = \int_{f_1}^{f_2} B e^{r(t-x)} l_x b_x dx \quad (8.15)$$

Dividindo ambos os membros por $B e^{rt}$ conduz-nos à equação de Euler-Lotka:

$$1 = \int_{f_1}^{f_2} e^{-rx} l_x b_x dx \quad (8.16)$$

Para uma escala discreta do tempo escrevemos:

$$1 = \sum_{x=f_1}^{f_2} \lambda^{-x} l_x b_x \quad (8.17)$$

É possível provar analiticamente, sem dificuldade, que o integral da equação (8.16) é estritamente decrescente, com a concavidade virada para cima (e.g., Kot (2001):354) e por isso só encontra uma vez a linha reta de ordenada 1, ou qualquer outra, como se ilustra na figura 8.9.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

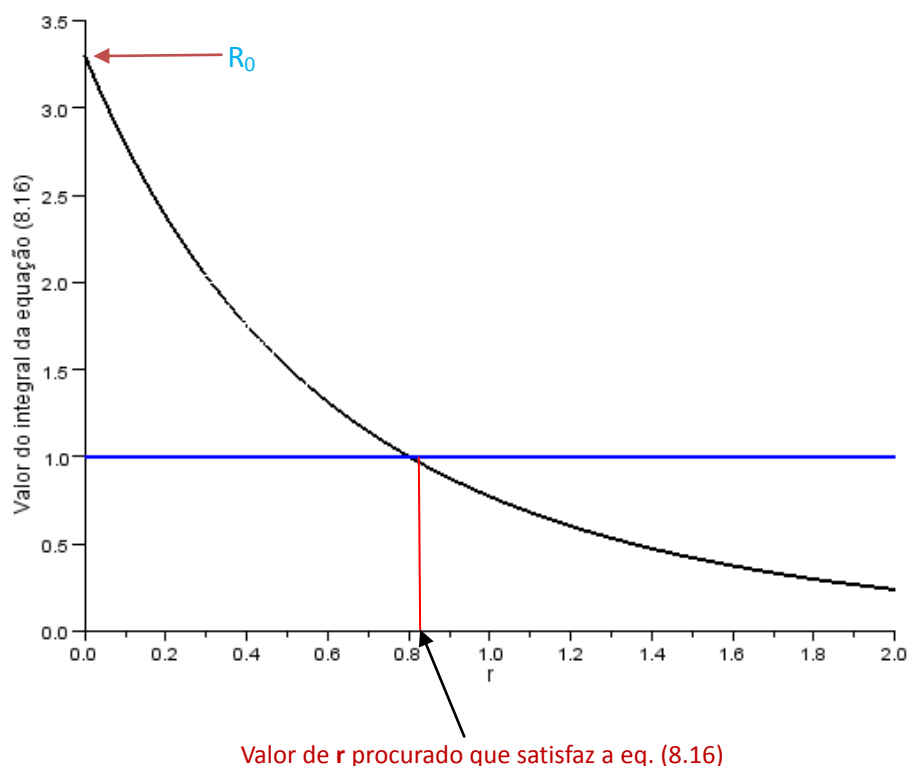


Figura 8.9. Solução gráfica da equação de Euler-Lotka

A equação de Euler-Lotka não tem solução explícita. Esta é obtida calculando-a para vários valores de r , até obtermos um valor do somatório com a aproximação de 1 dentro da tolerância do erro adotada. Vou ilustrar a solução da equação de Euler-Lotka no caso de uma população hipotética caracterizada no quadro 8.2.

Quadro 8.2. População hipotética e solução da equação (8.16)

x	l_x	b_x	$r^{-x}l_x b_x, r=0,801$
0	1,0	0	0
1	0,8	2	0,7182078
2	0,4	3	0,2417918
3	0,2	2	0,0361785
4	0,1	1	0,0040599
5	0	0	0
		Soma	1,000238

Como uma proporção zero de qualquer coisa representa sempre zero, a última linha quando se projetar a população será sempre zero e não tem qualquer influência em qualquer tipo de análise que façamos. Foi introduzida para ilustrar que não havia sobreviventes da idade 4.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

A solução da equação de Euler-Lotka foi obtida no Scilab com a listagem da caixa 8.3, que tem um ciclo que ensaia vários valores de r e é interrompido quando a soma está próximo de 1, satisfazendo a tolerância pré-estabelecida:

Caixa 8.3. Solução numérica da equação Euler-Lotka

```
//Eq. Euler-Lotka
clear
clf

//dados da população
x=[0 1 2 3 4 5];
lx=[1 0.8 0.4 0.2 0.1 0];
bx=[0 2 3 2 1 0];
//Variáveis para guardar resultados
R=[];
euler=[];
//Ciclo para ensaiar valores de r
for i=0.1:0.001:2
    r=-i;
    er=exp(r*x);
    e1=lx.*bx;
    e2=e1.*er;//elementos do somatório da equação
    T=sum(e2);//valor do somatório da equação
    d=1-T;//diferença para 1
    euler=[euler T];
    R=[R abs(r)];
    //testar se a diferença é aceitável
    //e interromper se o for
    if abs(d)<0.001 then break;
end
end
disp('Valor de r')
disp(abs(r))
disp('Valor do somatório')
disp(T)
plot2d(R,euler)
xtitle('Somatório da equação de Euler','r','Somatório')
//imprimir tabela com os dados e últimos valores de  $e^{-xr} \cdot l_x \cdot b_x$ 
M=[x' lx' bx' e2'];
disp(M)
```

Além do gráfico da figura 8.10, esta listagem produz a seguinte saída:

Valor de r

0.801

Valor do somatório

1.000238

0.	1.	0.	0.
1.	0.8	2.	0.7182078
2.	0.4	3.	0.2417918
3.	0.2	2.	0.0361785
4.	0.1	1.	0.0040599
5.	0.	0.	0.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

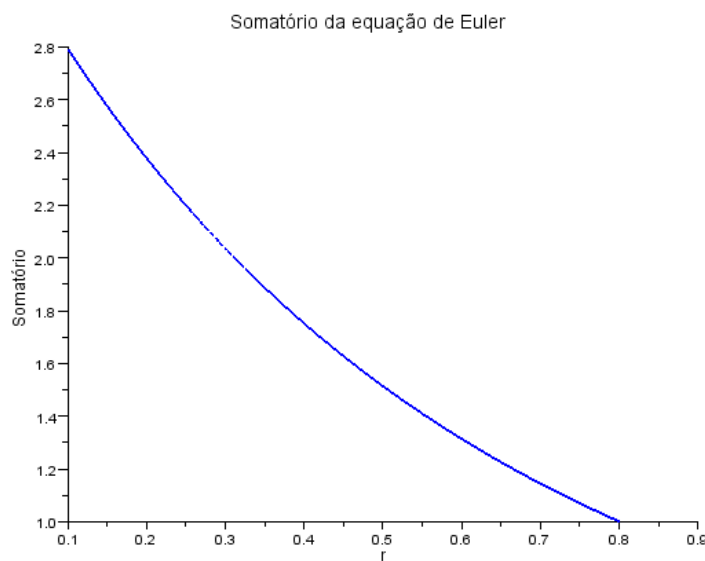


Figura 8.10. Gráfico associado à solução numérica da equação de Euler-Lotka

A equação de Euler-Lotka foi primeiro proposta, no século 18, no âmbito da demografia humana, por Leonhard Euler (1707-1783), um dos matemáticos mais produtivos de todos os tempos. Euler deixou trabalhos publicados no domínio da matemática, astronomia, hidráulica, artilharia e construção naval (Struik, 1997: 199) pelo que existem várias equações com o seu nome. Posteriormente, sem conhecer o trabalho de Euler, o pioneiro da ecologia matemática Alfred J. Lotka (1880-1949) aperfeiçoou a equação de Euler na segunda década do século 20. O trabalho de Euler só foi descoberto em 1970 (Caswell, 2010). Como vimos nos capítulos 4 e 5, com os atuais recursos da informática, podemos ajustar a exponencial e a logística sem que esta equação seja utilizada.

8.6 Atributos das Populações

As populações são ainda caracterizadas recorrendo a vários atributos ou variáveis demográficas que vamos abordar nesta secção. Vamos considerar tempo discreto. A extensão dos resultados ao tempo contínuo opera-se substituindo os somatórios por integrais.

8.6.1 As Taxas Líquida e Bruta de Reprodução

Na equação de Euler-Lotka, quando $r=0$ obtemos uma expressão designada por **taxa líquida de reprodução R_0** (ver figura 8.8):

$$R_0 = \sum_{x=f1}^{f2} l_x b_x \quad (8.18)$$

A taxa líquida de reprodução é o número médio de filhas produzida por fêmea durante a sua vida. É o potencial reprodutivo de uma fêmea corrigida pela sua sobrevivência.

Para a população do quadro 8.2, depois de termos corrido a listagem inserida na caixa 8.1, escrevemos na consola do Scilab:

```
-->disp(sum(lx.*bx))
```

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

3.3

O valor de R_0 da mesma população é 3,3 fêmeas geradas. Se $R_0 > 1$ os nascimentos excedem as mortes e a população cresce. Se $R_0 < 1$ a mortalidade não é compensada pela natalidade e a população decresce. Quando $R_0 = 1$ a população mantém-se estacionária. A interpretação é semelhante à inserida no capítulo 4 a-propósito da taxa finita de crescimento λ .

O somatório de b_x não corrigido pela sobrevivência é designado **taxa bruta de reprodução TBR** e é simplesmente:

$$TBR = \sum_{x=f1}^{f2} b_x \quad (8.19)$$

Continuando a analisar a população do quadro 8.2, no Scilab, escrevemos na consola:

```
-->disp(sum(bx))
```

8.

A taxa bruta de reprodução é igual a oito fêmeas por fêmea.

8.6.2 O Tempo de Vida de uma Geração

Existem várias definições de **tempo de vida ou duração de uma geração T**. Vou apresentar duas.

Na primeira é a duração de uma geração é entendida como **o tempo necessário para uma população com N_0 indivíduos atingir o tamanho $N_0 R_0$** .

Escrevemos então:

$$N_T = N_0 R_0$$

Mas como assumimos crescimento exponencial temos igualmente:

$$N_T = N_0 \lambda^T = N_0 e^{rT}$$

o que implica verificar-se:

$$R_0 = e^{rT}$$

Esta equação logaritmizada proporciona

$$\ln R_0 = rT$$

donde se obtém a expressão para T

$$T = \frac{\ln R_0}{r} \quad (8.20)$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Continuando a análise da mesma população no Scilab, depois de correr a listagem da caixa 8.2, para obter o valor T escrevo na console. No Scilab obtivemos já o valor de $r=0,801$, pelo que escrevemos na consola:

```
-->disp(log(sum(lx.*bx))/0.801)
```

```
1.4905399
```

A duração de uma geração são 1,490 na mesma unidade de tempo em que x está expresso, no quadro 8.2.

Uma outra definição de T muito comum em livros de ecologia das populações é a seguinte:

$$T = \frac{1}{R_0} \sum_{x=f1}^{f2} l_x b_x x \quad (8.21)$$

Continuando a analisar a mesma população no Scilab, na sequência dos cálculos já efetuados, escrevo na consola:

```
-->sum((lx.*bx).*(x)/sum(lx.*bx))
```

```
ans =
```

```
1.6969697
```

Este valor (1,6969697) é superior ao obtido com a equação (8.20), sendo a diferença igual a 0,2064298.

8.6.3 Distribuição Etária Estável

Consideremos uma população com estrutura etária estável a crescer em progressão geométrica.

Na equação de Euler-Lotka (8.17), vimos que as fêmeas atualmente vivas de idade x se podem estilar como $\lambda^{-x} l_x$. Para saber que fração da população (c_x) elas representam da população dividimos este número pelo número total de indivíduos ($\sum_{x=0}^{máx} \lambda^{-x} l_x$). Sendo $máx$ a idade máxima que os indivíduos atingem. Podemos agora apresentar a equação de c_x :

$$c_x = \frac{\lambda^{-x} l_x}{\sum_{x=0}^{máx} \lambda^{-x} l_x} \quad (8.22)$$

Se a população se mantém estacionária, isto é, quando ocorre $\lambda=1$, teremos:

$$c_x = \frac{l_x}{\sum_{x=0}^{máx} l_x} \quad (8.23)$$

Para a população abordada na listagem do Scilab, na sequência do anteriormente já calculado, escrevemos na consola:

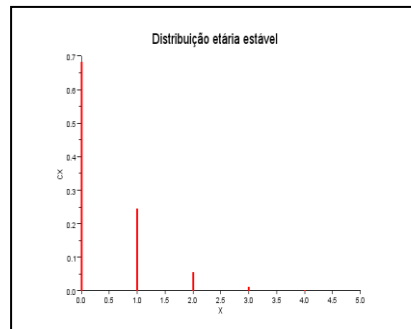
```
lxx=lx.*bx;//produto lx por bx
e1=r*x;//expoentes de lambda
col6=lx.*exp(e1); //produto lx por lambda elevado a -x
cx=col6/sum(col6);
disp(cx')
```

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

e obtemos a saída do vetor dos valores c_x :

```
-->disp(cx')
```

```
0.6840646
0.2456502
0.0551337
0.0123742
0.0027773
0.
```



A soma dos valores de c_x é igual a 1, como se esperaria.

Com os valores de c_x podemos construir a pirâmide etária. Esta população tem uma pirâmide de base larga e está em franco crescimento, pois verifica-se $\lambda = e^{0.801} = 2.2277676$. Uma consequência de serem os valores de c_x decrescentes com a idade é verificar-se $\lambda > 1$, como se constata na saída do Scilab.

8.6.4 O Valor Reprodutivo

Introduzamos a seguinte definição de **valor reprodutivo v_x** :

$$v_x = \frac{\text{Número de filhas geradas por fêmeas desde a idade } x \text{ até à idade máxima}}{\text{Número de fêmeas da idade } x} \quad (8.24)$$

Os resultados obtidos na secção 8.5 permitem traduzir a equação verbal anterior na seguinte:

$$v_x = \frac{\sum_{j=x}^{máx} \lambda^{-j} l_j b_j}{\lambda^{-x} l_x} \quad (8.25)$$

Continuemos a analisar a população da listagem da caixa 8.1. Desejamos agora avaliar o valor reprodutivo das idades. Na continuidade dos últimos comandos do Scilab executados, escrevemos na consola:

```
col8=col6.*bx;
V=[];
for j=1:1:5
    v1=col8(1,j:5);
    V=[V sum(v1)];
end

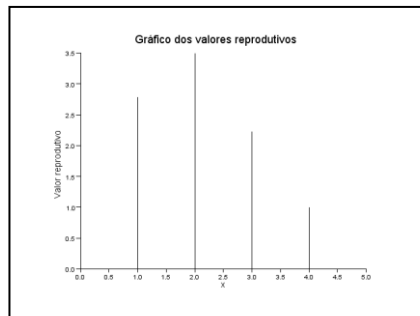
col9=V./col6(1,1:5);
VR=[col9 0];
disp(VR')
```

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

A saída que se obtém é a seguinte, previamente formatada para só exibir quatro casas decimais:

```
-->disp(VR')
```

```
1.0002
2.7854
3.4993
2.2244
1.
0
```



Teoricamente o valor reprodutivo da primeira idade (0) devia ser exatamente 1. A pequena diferença deve-se a razões de processamento numérico nos cálculos efetuados pelo computador. Este padrão de variação (o valor reprodutivo cresce, atinge um máximo e depois declina) é comum em várias espécies de animais e plantas.

A informação do valor reprodutivo das idades é relevante no ordenamento de uma população ou em situações de recuperação de espécies em extinção. Ela indica-nos as idades dos indivíduos que futuramente mais contribuirão para o seu crescimento. Explorar indivíduos de alto valor reprodutivo desfavorece o crescimento da população e deve ser evitada.

Do mesmo modo, quando introduzimos indivíduos no seio de populações em declínio, devemos fazê-lo com animais na idade do maior valor reprodutivo.

Para o R, existe uma biblioteca denominada “*demography*” e outra “*fishmethods*”, ambas dispondo de várias rotinas de cálculo demográfico. É também possível encontrar na internet rotinas para realizar cálculos demográficos no Excel.

8.7 O Modelo Matricial de Leslie

Depois de abordarmos uma só coorte vamos abordar todo o conjunto de coortes que formam uma população etariamente estruturada só de fêmeas.

O nosso propósito fundamental é estabelecer um modelo que feito o censo de uma população no instante t , possamos prever a sua estrutura nos instantes $t+1$, $t+2$, ... É este o problema que procuramos solucionar.

Como a leitora já antecipou, vamos iniciar a explanação de matéria ecológica que se apoia na álgebra linear. Se não está familiarizada com este assunto é fácil obter na internet textos de vários níveis (de introdutório a avançado) produzidos por matemáticos, em língua portuguesa, tais como Santos (2012). A ‘bíblia’ neste domínio é Caswell (2001).

Relembremos alguma notação anteriormente introduzida. Representamos matrizes por letras maiúsculas a cheio e vetores por letras minúsculas a cheio.

A população tem indivíduos de idade 0 até à máxima w , no instante t , o número de indivíduos de idade x será designada $n_{x,t}$, pelo que toda a população será assim descrita:

$$\mathbf{n}_t = [n_{0,t} \ n_{1,t} \ n_{2,t} \ n_{3,t} \ \dots \ n_{w,t}]$$

As fêmeas que no instante $t+1$ têm a idade x são as que no instante t tinham a idade $x-1$ e sobreviveram do instante t ao $t+1$. A sua taxa de sobrevivência é $s_{x-1} = g_{x-1}$ donde se obtém:

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$n_{x,t+1} = s_{x-1} n_{x-1,t}$$

O tamanho total da população no instante t , N_t é dado pelo somatório dos indivíduos de todas as idades: $N_t = \sum_{j=0}^w n_{j,t}$

A contagem dos indivíduos é feita logo após o nascimento e estes ocorrem pontualmente no tempo. O chamado **censo pós-reprodução**. Este pressuposto é coerente com a figura 8.1 e ilustra-se na figura 8.11.

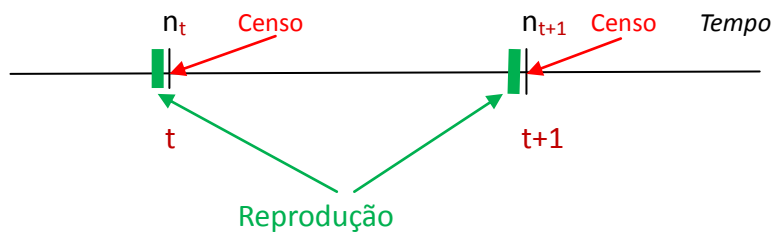


Figura 8.11. Representação gráfica dos censos pós-reprodutivos, em que se contam todos os indivíduos de todas as idades

Agora desejamos escrever os valores de $n_{t+1} = [n_{0,t+1} \ n_{1,t+1} \ n_{2,t+1} \ n_{3,t+1} \ \dots \ n_{w,t+1}]$. Para as idades diferentes de zero é simplesmente:

$$n_{x,t+1} = s_{x-1} n_{x-1,t} \quad x \geq 1 \quad (8.25)$$

Fica por estimar $n_{0,t+1}$, que é igual à soma das filhas nascidas de todas as fêmeas que procriam.

As fêmeas de idade x no instante t geram, cada uma delas, b_{x+1} filhas justamente antes do instante $t+1$. Mas nessa altura já morreram algumas delas de t para $t+1$ pelo que o número de filhas gerada é proveniente só das sobreviventes cujo número é igual a $s_x n_{x,t}$ (equação (8.25)). As fêmeas acabadas de nascer justamente antes do instante $t+1$ não têm filhas.

$$n_{0,t+1} = b_1 s_0 n_{0,t} + b_2 s_1 n_{1,t} + b_3 s_2 n_{2,t} + \dots + b_w s_{w-1} n_{w-1,t} \quad (8.26)$$

Façamos:

$$F_0 = b_1 s_0, \ F_1 = b_2 s_1, \ \dots, \ F_{w-1} = b_w s_{w-1}, \ F_w = 0 \quad (8.27)$$

Podemos agora escrever a expressão que pretendíamos:

$$n_{0,t+1} = F_0 n_{0,t} + F_1 n_{1,t} + F_2 n_{2,t} + \dots + F_{w-1} n_{w-1,t} + F_w n_{w,t} \quad (8.28)$$

Em benefício da completude, introduzamos a expressão genérica quando o censo é **pré-reprodução** temos: $F_x = s_0 b_x$.

Juntemos as equações estabelecidas (8.25 e 8.28) para apresentar o modelo na sua totalidade:

As equações anteriores são o **modelo de Leslie** (figura 8.12). Como se trata de um sistema de equações lineares podemos escrevê-lo sobre a forma matricial:

ou com mais detalhe:

The diagram illustrates a sequence of nodes $n_0, n_1, n_2, \dots, n_w$. Each node n_i receives a green input arrow s_i and produces a red output arrow F_i . A red arrow also connects n_0 to n_1 .

Detenhamo-nos na matriz L e no seu grafo orientado (GO). A cada idade corresponde um quadrado (vértice) e a transição de uma idade para outra é representada por uma seta (arco orientado) a indicar o sentido da transição. Vejamos os elementos da matriz L , l_{ij} . A letra i representa a linha e a j a coluna. Os elementos da coluna j referem as transições do vértice j para os vértices das linhas i . São as contribuições, de período a período, dos indivíduos de idade j para todas as outras idades. Por exemplo, $F_3 = l_{14}$, são as filhas acabadas de nascer de mães de idade 3. Do mesmo modo, $s_1 = l_{32}$ representa a contribuição das fêmeas de idade 1 para o número de fêmeas de idade 2, no período seguinte, e estas são as sobreviventes da idade 1 ($s_1 n_1$). Isto reflete o termos adotado um censo pós-reprodutivo e a idades começarem em zero (logo após o nascimento, quando se faz a contagem).

Repare-se no seguinte: considerámos as idades uma a uma sem as agrupar e obtivemos predições da unidade de tempo atual (t) para a seguinte ($t+1$). Estas condições podem ser

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

alteradas, isto é, podemos considerar grupos de idades e projeções de n em n unidades de tempo (semanas, anos, por exemplo). Também ocorrem modelos em que os indivíduos são agrupados segundo o seu tamanho. Podemos apresentar um gráfico mais geral da população estruturada, na figura 8.13.

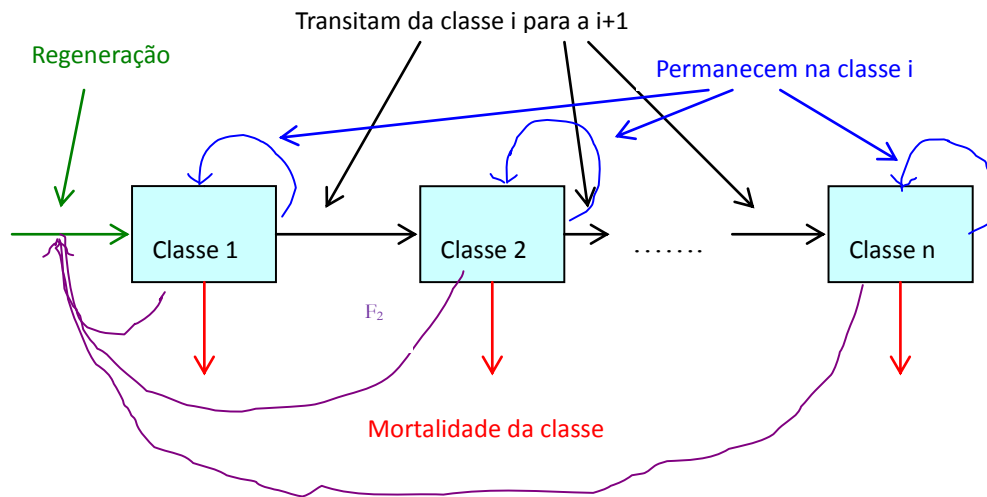


Figura 8.13. GO de uma população estruturada em classes de indivíduos

Explicamos a figura 8.13. Suponhamos que consideramos classes de indivíduos agrupados por estarem no mesmo estágio da vida de uma espécie. Se estas classes abarcam um intervalo de idade superior à periodicidade das projeções, nem todos os indivíduos que sobrevivem na classe i transitam para a classe $i+1$. Suponhamos classes de indivíduos abarcando 10 anos e projeções de 5 em 5 anos. Se a primeira idade da classe $i+1$ for 30 anos, só os indivíduos que **sobreviveram** na classe i de idade igual e superior a 25 anos **transitam** para a classe $i+1$.

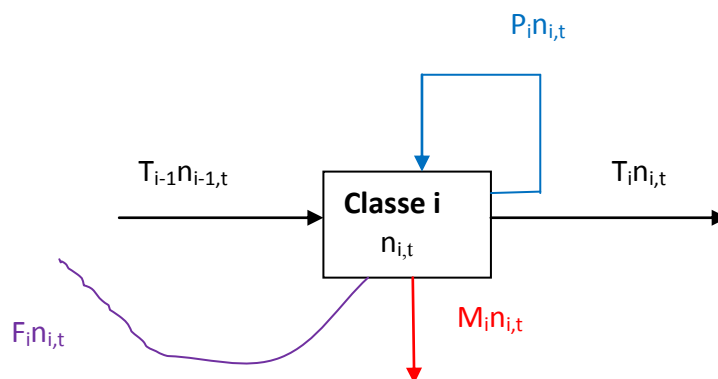


Figura 8.14. Pormenor da figura 8.13

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Numa dado período de tempo, sejam os mesmos 5 anos, na classe i **morre a fração** M_i dos seus indivíduos, **permanece nela a fração** P_i e transita para a classe $i+1$ a fração T_i . Como os indivíduos da classe não podem escapar a um destes três destinos temos $M_i + P_i + T_i = 1$. Na classe 1, os indivíduos que entram são os nascidos no período de 5 anos, que designo por regeneração da classe 1. Um gráfico mais detalhado de uma só classe é exibido na figura 8.14.

Assumindo que a classe 1 não procria, a matriz correspondente à população da figura 8.12 é a seguinte:

$$\begin{pmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ n_{3,t+1} \\ \dots \\ n_{w,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 & \dots & F_w \\ T_1 & P_2 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & T_2 & P_3 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 \dots & T_{w-1} \dots P_w \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ n_{3,t} \\ \dots \\ n_{w,t} \end{pmatrix} \quad (8.32)$$

Comparando com a matriz da equação (8.31), tem-se $s_i = P_i$.

Antes de prosseguir, introduzamos uma ilustração numérica, recorrendo às equações (8.27) a (8.29). Como foi dito na secção 8.5, ao analisarmos a população do quadro 8.2, a idade 5 pode ser descartada. Vamos calcular a matriz de Leslie desta população recorrendo à listagem inserida na caixa 8.4.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Caixa 8.4. Listagem para o estabelecimento da matriz de Leslie da

coorte do Quadro 8.2, no Scilab

```

clear
clf
//dados da população
x=[0 1 2 3 4 5];
lx=[1 0.8 0.4 0.2 0.1];
bx=[0 2 3 2 1];
S1=lx(1:4);S2=lx(2:5);
//s-taxa de sobrevivência
ts=S2./S1;
disp(ts)
//F0= b1s0, F1= b2s1, ..... Fw-1= bws-1, Fw= 0
F=bx(1,2:5).*ts;
disp(F)
//construir a matriz
L=[F 0;ts(1) 0 0 0 0;0 ts(2) 0 0 0;
0 0 ts(3) 0 0;0 0 0 ts(4) 0];
disp(L)
//considerar uma população inicial no instante t
N=[10 8 4 2 1];
//projetar a população para t+6 e fazer o seu gráfico
P=[(L*N) (L^2*N) (L^3*N) (L^4*N) (L^5*N) (L^6*N)];
P=[P L^7*N L^8*N L^9*N];
subplot(1,2,1)
plot(P)
xtitle(' ','t','n(x,t)')
LP=log(P)
subplot(1,2,2)
plot(LP)
xtitle(' ','t','ln n(x,t)')

```

-->int(P(6,:))

ans =

1728.

620.

139.

31.

6.

A saída do programa é a seguinte:

0.8 0.5 0.5 0.5 Taxas de sobrevivência

1.6 1.5 1. 0.5 $F_x, x=0,1,2,3$

column 1 to 5

1.6 1.5 1. 0.5 0.

0.8 0. 0. 0. 0.

0. 0.5 0. 0. 0.

0. 0. 0.5 0. 0.

0. 0. 0. 0.5 0.

Matriz de Leslie

A listagem também constrói o gráfico da figura 8.15.

Para obtermos o tamanho da população quando $t=6$ escrevemos na console:

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

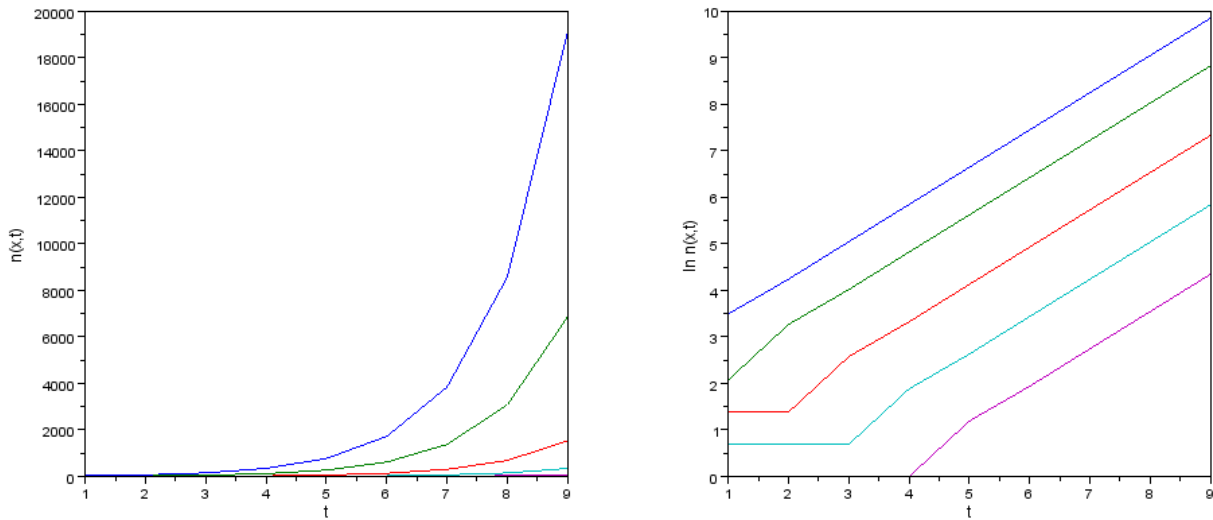


Figura 8.15. Projeção da população inicial [10 8 4 2 1], com a matriz de Leslie estabelecida. Os valores de $n_{4,t}$ como são relativamente muito pequenos não se distinguem no gráfico da esquerda. O uso dos logaritmos dos tamanhos das classes permite detetar mais facilmente a estrutura etária estável, no gráfico da direita

Vamos caracterizar a matriz de Leslie, e depois estaremos em condições de poder avaliar a correção da matriz estabelecida pela listagem apresentada na caixa 8.2.

Nós consideramos a reprodução como uma atividade pulsativa. No caso de considerarmos espécies que se reproduzem continuamente, como a nossa, podemos aceitar as seguintes estimativas para a sobrevivência e nascimentos, quando a mortalidade nas primeiras idades for elevada (Caswell, 2001:23-25)

$$s_x \approx 0.5 \left(\frac{l_x}{l_{x-1}} + \frac{l_{x+1}}{l_x} \right) \quad (8.33)$$

$$F_x \approx l_0 \sqrt{l_1} \left(\frac{b_x + s_x b_{x+1}}{2} \right) \quad (8.34)$$

A matriz de Leslie foi proposta pelo biólogo britânico Patrick H. Leslie nos anos 40 do século passado (Leslie, 1945), na continuidade das contribuições de outros autores (Kot, 2001:348). Vinte anos mais tarde L. P. Lefkovitch propôs os modelos matriciais de estádios (Lefkovitch, 1965). Para uma resenha histórica dos modelos matriciais veja-se Caswell (2001: secção 2.6). A matriz de Leslie foi virtualmente ignorada até aos anos 70 do século passado, e só com a divulgação da informática se tornou possível extrair toda a informação que encerra, recorrendo à álgebra linear. Antes de isso acontecer, não se via como a matriz de Leslie pudesse ser mais informativa que a tabela de vida. Por isso é sobejamente justificado apoiarmo-nos na informática e software adequado para explorarmos a informação que a matriz de Leslie encerra. Hoje os modelos matriciais têm um largo uso em ecologia. Basta ir ao Google e escrever *matriz matrix Leslie*, para obter uma série de referências de artigos, alguns descarregáveis na totalidade do texto.

Podemos agora dizer que a solução do problema que enunciamos no início da secção é a

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

matriz de Leslie, no sentido geral de todos os modelos matriciais de populações, também designada **matriz de projeção da população**.

Ela permite-nos escrever a solução geral:

$$\mathbf{n}_s = \mathbf{L}^s \mathbf{n}_0 \quad s \geq 1 \text{ e inteiro} \quad (8.35)$$

A equação (8.35) obtém-se indutivamente:

$$\begin{aligned} \mathbf{n}_1 &= \mathbf{L}\mathbf{n}_0 \\ \mathbf{n}_2 &= \mathbf{L}\mathbf{n}_1 = \mathbf{L}\mathbf{L}\mathbf{n}_0 = \mathbf{L}^2\mathbf{n}_0 \\ \mathbf{n}_3 &= \mathbf{L}\mathbf{n}_2 = \mathbf{L}\mathbf{L}^2\mathbf{n}_0 = \mathbf{L}^3\mathbf{n}_0 \\ &\dots\dots\dots \\ \mathbf{n}_s &= \mathbf{L}\mathbf{n}_{s-1} = \mathbf{L}\mathbf{L}^{s-1}\mathbf{n}_0 = \mathbf{L}^s\mathbf{n}_0 \end{aligned}$$

Este modelo é sustentado pelos pressupostos **A1** a **A4**, da subsecção 4.2.1.

Vou inserir dois exemplos de matrizes de Leslie. Por precaução relativamente à violação de direitos editoriais e de autor, seleciono dois trabalhos meus.

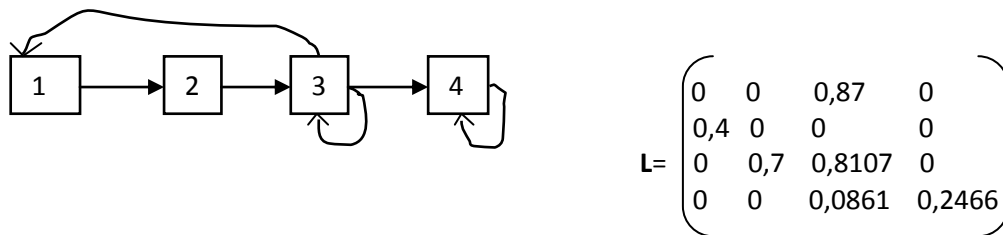


Figura 8.16. Matriz de Leslie para o lince ibérico e respetivo GO. Os vértices agora representam classes, neste caso estádios, que podem abarcar número diferente de idades

O primeiro diz respeito ao lince ibérico (*Lynx pardinus*) e é respigada de Barreto (2009). Considerei uma matriz de estádios, com quatro classes: classe 1: Fêmeas recém-nascidas até à idade de 1 ano; classe 2: Fêmeas de idade de 1 a 2 anos; classe 3: Fêmeas reprodutoras, com idades de 2 a 9 anos; classe 4: Fêmeas na fase pós-reprodutora. A periodicidade das projeções é anual. A matriz e o seu gráfico inserem-se na figura 8.16.

O segundo exemplo (Barreto, 2002) diz respeito a plantas, mais precisamente ao pinheiro bravo (*Pinus pinaster*). O modelo de Leslie assenta nos seguintes pressupostos:

1. A população está estruturada em classes de idade de 10 anos.
2. As árvores de idade inferior a 10 anos vivem sob o coberto das outras. Assim a classe 1 têm indivíduos de idades 10 a 19. Temos pois sete classes de idade abrangendo árvores dos 10 aos 79 anos de idade.
3. Trata-se de uma floresta de proteção e por isso as árvores só estão sujeitas ao auto-desbaste.
4. Na classes de qualidade média e pobre, as árvores com idade superior a 79 anos já estão num estado de decrepitude que permite ignorá-las na modelação.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Apresento duas matrizes, uma para projeções de 5 em 5 anos (L_5) e outra para projeções de 10 em 10 anos (L_{10}). O gráfico da matriz L_5 insere-se na figura 8.17.

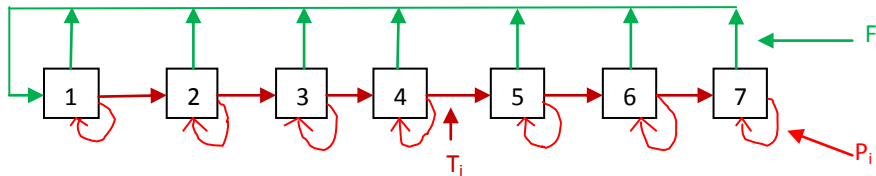


Figura 8.17. GO das matrizes de projeção do pinhal bravo para a periodicidade de 5 anos. Na periodicidade de 10 anos $P_i=0$

Eis a matriz para a periodicidades de 5 anos:

$$0 \quad \begin{pmatrix} 0,4230 & 0,2166 & 0,2734 & 0,3238 & 0,3238 & 0,3238 & 0,2878 \\ 0,3612 & 0,3530 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4126 & 0,4145 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4459 & 0,4493 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,4667 & 0,4700 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4797 & 0,4830 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4876 & 0,4897 \end{pmatrix} 0L_5 =$$

A matriz L_{10} tem tantos anos nas classes como a periodicidade das projeções por isso não permanecem árvores de uma projeção para a outra.

$$L_{10} = \begin{pmatrix} 0,1981 & 0,3010 & 0,3800 & 0,4500 & 0,4500 & 0,4500 & 0,4000 \\ 0,5584 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7042 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,8093 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8794 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,9258 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,9551 & 0 \end{pmatrix}$$

Antes de prosseguir, vou ilustrar a aritmética do modelo de Leslie (equação (8.31)).

Seja:

$$F_0=0; F_1=1; F_2=2; F_3=3;$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$s_0=0,3; s_1=0,7; s_2=0,4$$

A matriz correspondente escreve-se:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 & 3 \\ 0,3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,4 & 0 \end{pmatrix}$$

Escrevamos a população inicial igual a:

$$n_0 = \begin{pmatrix} 1000 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Recorremos à equação (8.29) para projetar a população para $t=1$. Represente * a operação de multiplicação. Obtemos:

$$\begin{aligned} 0 * 1000 &+ 1 * 0 + 2 * 0 + 3 * 0 = 0 \\ 0,3 * 1000 &+ 0 * 0 + 0 * 0 + 0 * 0 = 300 \\ 0 * 1000 &+ 0,7 * 0 + 0 * 0 + 0 * 0 = 0 \\ 0 * 1000 &+ 0 * 0 + 0,4 * 0 + 0 * 0 = 0 \end{aligned}$$

$$n_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 300 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Do mesmo modo se obtinha, para $t=2$:

$$\begin{aligned} 0 * 0 &+ 1 * 300 + 2 * 0 + 3 * 0 = 300 \\ 0,3 * 0 &+ 0 * 300 + 0 * 0 + 0 * 0 = 0 \\ 0 * 0 &+ 0,7 * 300 + 0 * 0 + 0 * 0 = 210 \\ 0 * 0 &+ 0 * 300 + 0,4 * 0 + 0 * 0 = 0 \end{aligned}$$

$$n_2 = \begin{pmatrix} 300 \\ 0 \\ 210 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Sendo encontrado para $t=3$:

$$\begin{aligned} 0 * 300 &+ 1 * 0 + 2 * 210 + 3 * 0 = 420 \\ 0,3 * 300 &+ 0 * 0 + 0 * 210 + 0 * 0 = 90 \\ 0 * 300 &+ 0,7 * 0 + 0 * 210 + 0 * 0 = 0 \\ 0 * 300 &+ 0 * 0 + 0,4 * 210 + 0 * 0 = 84 \end{aligned}$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$\mathbf{n}_3 = \begin{pmatrix} 420 \\ 90 \\ 0 \\ 84 \end{pmatrix}$$

Estas três projeções tornam clara a aritmética associada ao emprego do modelo matricial de projeção. Na secção 8.11, vamos ver como podemos realizar estes cálculos, e outros referentes ao modelo matricial de projeção da população, expeditamente, no computador.

8.8 Olhando as Matrizes de Perto

A matriz de Leslie $\mathbf{L}$ tem todos os seus elementos maiores ou iguais a zero ($l_{ij} \geq 0$), por isso é uma **matriz não negativa**.

Esta característica básica pode dar origem a matrizes diferentes nas suas propriedades. São apresentadas na figura 8.18.

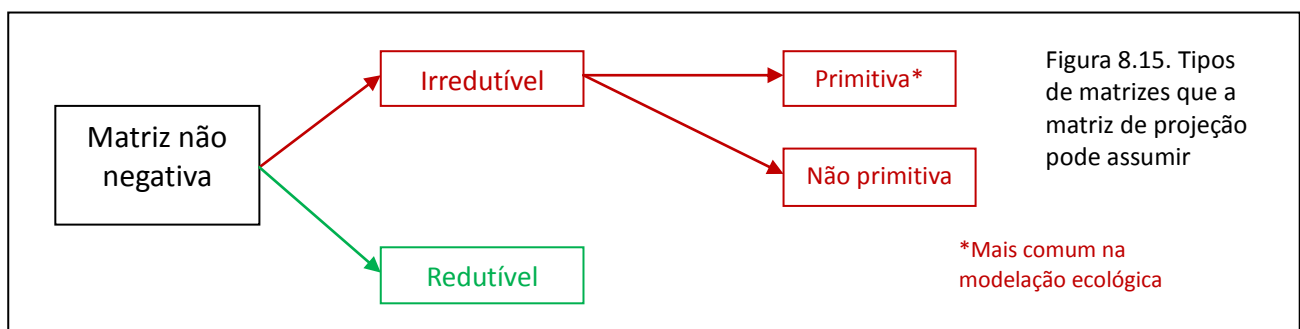


Figura 8.18. Tipologia das matrizes não negativas

Esclareçamos os atributos de cada tipo de matriz.

Uma matriz é **irredutível** se é possível ir de um qualquer vértice do seu DD, para outro qualquer, seguindo as setas. Diz-se que tem uma conexão forte. As matrizes da população de pinheiro bravo são irredutíveis (figura 8.17), mas a matriz do lince ibérico (figura 8.13) não é, devido à existência de uma classe pós-reprodutiva que só origina fêmeas mortas de velhice, e por isso é **redutível**.

Uma matriz é **primitiva** se existe uma sua potência de expoente m a partir do qual todos os seus elementos são maiores que zero ($l_{ij} > 0$). Por exemplo, a matriz

$$\mathbf{M}_1 = \begin{pmatrix} 2 & 0 & 3 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

é primitiva pois verifica-se

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$\mathbf{M}_1^4 = \begin{pmatrix} 28 & 15 & 39 \\ 13 & 7 & 18 \\ 5 & 3 & 7 \end{pmatrix}$$

Uma matriz que elevada a uma potência m seja igual à matriz identidade (I) repete-se a si própria (é **cíclica**) denomina-se **não primitiva**. Veja-se um exemplo. Seja a matriz:

$$\mathbf{M}_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{M}_2^3 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{M}_2^4 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

Esta matriz é cíclica verificando-se $\mathbf{M}_2^3 = \mathbf{M}_2^6 = \mathbf{M}_2^9 = \dots = I$
A seguinte matriz, respigada de Pielou (1974:76):

$$\mathbf{M}_3 = \begin{pmatrix} 0 & 4/3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 3 \\ 1/8 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

é cíclica pois verifica-se ser a sua quarta potência igual à matriz identidade, isto é, ocorre $\mathbf{M}^4 = I$.

Já vi textos em português, onde as matrizes não primitivas (*imprimitive*, em língua inglesa) são denominadas **imprimitivas**, palavra que não consta dos dicionários. Isto não impede que a palavra não venha a ser acolhida na literatura da especialidade, como aconteceu com o vocábulo *software*, hoje de uso generalizado.

8.9 A Análise do Modelo Matricial de Leslie

Quando a distribuição etária estável é atingida, para se manter o número de indivíduos de cada idade ou classe passa a ser multiplicado pelo mesmo número λ . Isto é verifica-se:

$$\mathbf{L}n_t = \lambda n_t \quad (8.36)$$

e n_t passa a ser o vetor próprio (autovetor na literatura brasileira), assim com λ é o valor próprio (autovalor) . Desta equação obtemos

$$\mathbf{L}n_t - \lambda n_t = 0$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$(L - \lambda I) \mathbf{n}_t = \mathbf{0}$$

sendo $\mathbf{0}$ um vetor só de zeros.

Os valores próprios são a solução da **equação característica** da matriz L , que é dada pelo determinante da matriz:

$$(L - \lambda I) = \mathbf{0}$$

No caso da matriz de Leslie original, em que a cada idade corresponde uma classe (equação (8.31)) prova-se (por exemplo, Kot, 2001:378-379) que **a equação característica de L é a equação de Euler-Lotka**. Esta prova está disponível na Wikipédia (respigada deste autor) na entrada *Euler-Lotka equation* (visitada em dezembro de 2012).

Para o vetor próprio direito $\mathbf{w}_i$ escrevemos:

$$L\mathbf{w}_i = \lambda_i \mathbf{w}_i \quad (8.37)$$

Para o vetor próprio esquerdo $\mathbf{v}_i$ verifica-se:

$$\mathbf{v}_i^* L = \lambda_i \mathbf{v}_i^* \quad (8.38)$$

sendo $\mathbf{v}_i^*$ o conjugado do vetor transposto de $\mathbf{v}_i$.

A seguinte listagem, para o R, estima os vetores, direito e esquerdo, associados ao valor próprio dominante, de uma matriz:

```
##Matriz M1
L<-matrix(c(2,0,3, 1,0,1, 0, 1, 0), nrow=3, byrow=TRUE)

eigs.L<-eigen(L)
eigs.L
dom.pos<-which.max(eigs.L[["values"]])
w<-eigs.L[["vectors"]][, dom.pos]
w

T<-eigen(t(L))
v<-T$vectors[, which.max(Re(T$values))]
v
```

A saída desta listagem é usada adiante, em “*Caso I*”.

Podemos agora avaliar a correção da matriz de Leslie estabelecida com a listagem da caixa 8.2. Para a mesma população, usando a equação de Euler-Lotka (caixa 8.1) nós estimamos $r=0,801$.

A matriz L , estabelecida pela listagem da caixa 8.2, tem os seguintes valores próprios:

```
0
2,2281673
- 0,4083634
- 0,1099020 + 0,3127675i
```

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$- 0,1099020 - 0,3127675i$$

sendo pois $\lambda_1 = 2,2281673$. Utilizando $r = 0,801$, nós obtemos $\lambda_{EL} = e^{0,801} = 2,2277676$, sendo a diferença $\lambda_1 - \lambda_{EL} = 0,0003997$. Aceitamos que a matriz estabelecida é a da população do quadro 8.2.

Caswell (2001:74-76) mostra que a equação (8.35) tem duas soluções. Suponhamos que a população tem z classes. Uma das soluções escreve-se:

$$\mathbf{n}_t = c_1 \lambda_1^t \mathbf{w}_1 + c_2 \lambda_2^t \mathbf{w}_2 + c_3 \lambda_3^t \mathbf{w}_3 + c_4 \lambda_4^t \mathbf{w}_4 + \dots + c_z \lambda_z^t \mathbf{w}_z \quad (8.39)$$

As constantes c_i dependem do tamanho inicial da população.

O efeito dos valores de λ_i sobre a população são os mesmos que inserimos na subsecção 4.2.2. Temos que esclarecer o efeito dos valores próprios que são números **complexos: produzem oscilações no tamanho das classes**. Se nos lembrarmos da forma polar dos números complexos, esta ocorrência torna-se menos inesperada, pois temos $\lambda^t = r^t (\cos t\theta + i \sin t\theta)$, sendo r e θ as coordenadas polares de λ .

Sendo a matriz de Leslie uma matriz não negativa ($l_{ij} \geq 0$), dada a estrutura da população convergir para um seu vetor próprio e o seu crescimento passar a ser igual às classes da população multiplicadas pelo valor próprio associado (figura 8.12), que se pode dizer dos valores próprios de uma matriz não negativa? Isto é relevante. Suponhamos que se prova que os valores próprios são todos menores que zero. Como não há número negativo de animais ou plantas, a matriz deixa de ter interesse, mau grado o facto de haver um modelo para o mutualismo que considera, num notável esforço de imaginação, capacidades de sustentação negativas, como se verá adiante. Do mesmo modo se ocorrer $\lambda = 0$, a população extingue-se. Esta questão é esclarecida pela **teorema de Perron-Frobenius**, que na sua forma geral se enuncia nos seguintes termos:

*Seja $\mathbf{M}$ uma matriz não negativa. Existe um valor próprio dominante λ_1 que é real e de magnitude maior ou igual às dos outros valores próprios, $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$. λ_1 é chamado o **valor próprio dominante ou principal**. Os vetores próprios, direito e esquerdo, de λ_1 , $\mathbf{w}_1$ e $\mathbf{v}_1$, são reais e não negativos.*

Este teorema garante $\lambda_1 \geq 0$, mas do ponto de vista ecológico interessa $\lambda_1 > 0$. Quando é que isto ocorre? É aqui que entram as matrizes definidas na secção anterior (8.8). Temos, então (e.g., Caswell, 2001:85):

Caso I: Matriz não negativa, irredutível e primitiva

- a) Verifica-se $\lambda_1 > 0$ e $\lambda_1 > |\lambda_i|$
- b) $\mathbf{w}_1$ e $\mathbf{v}_1$ são reais e estritamente positivos (> 0)

Vejamos o que se passa com a matriz $\mathbf{M}_1$, apresentada na secção 8.8, recorrendo ao Scilab donde copiamos as saídas. Os valores próprios são:

$$\begin{aligned} 2,54681 &= \lambda_1 \\ - 0,27341 + 0,56382i \\ - 0,27341 - 0,56382i \end{aligned}$$

Os módulos dos valores próprios são:

$$\begin{aligned} 2,54682 \\ 0,62661 \end{aligned}$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

0,62661

Os vetores próprios associados ao valor próprio dominante estimam-se em:

w_1	v_1
0,89488	0,55569
0,41542	0,30386
0,16311	0,77387

Estes resultados estão de acordo com o prescrito. Este tipo de matriz, como já se anotou (figura 8.15) é o mais comum em ecologia das populações.

A partir da equação (8.39), é possível provar que a dinâmica de uma população, cuja matriz L seja primitiva, converge para $\lambda_1 w_1$. O vetor w_1 representa a estrutura etária estável.

Caso II: Matriz não negativa, irredutível e não primitiva (cíclicas)

a) Verifica-se $\lambda_1 > 0$

b) $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$

c) w_1 e v_1 são reais e estritamente positivos (>0)

Introduzamos a matriz irredutível e não primitiva seguinte:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 3 \\ 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0,3 & 0 \end{pmatrix} \quad (8.40)$$

Que tem o índice de não primitividade d igual a 3, pois verifica-se:

$$L^3 = \begin{pmatrix} 0,27 & 0 & 0 \\ 0 & 0,27 & 0 \\ 0 & 0 & 0,27 \end{pmatrix}$$

Os valores próprios são:

$$0,6463304 = \lambda_1$$

$$-0,3231652 + 0,5597386i$$

$$-0,3231652 - 0,5597386i$$

Os módulos dos valores próprios são todos iguais a 0,6463304. Como $\lambda_1 < 1$ a população tem variação cíclica mas decresce, como se verifica na figura 8.19.

Recorrendo ao Scilab, verifica-se também (Caswell, 2001:84):

```
for k=1:2
--> disp(0.6463304*exp(2*k*pi*i/3))
-->end
- 0.3231652 + 0.5597385i
- 0.3231652 - 0.5597385i
```

Os vetores próprios associados a λ_1 estimam-se em:

w_1	v_1
2,49690	0,13350
1,15896	0,28761
0,53794	0,61964

Foram verificados os resultados esperados.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

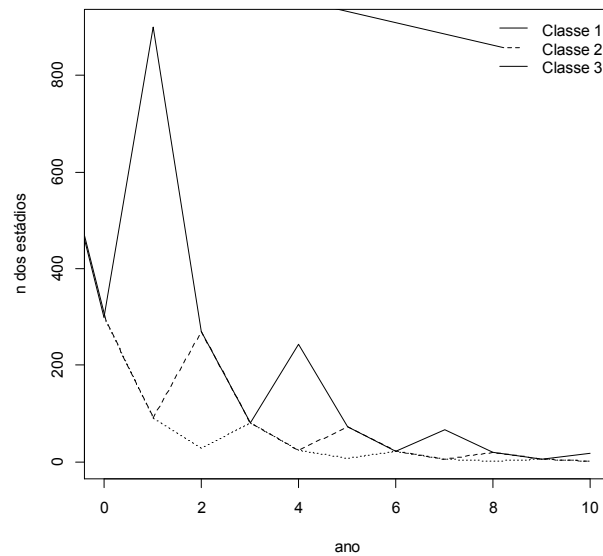


Figura 8.19. Projeção da população inicial de 300 indivíduos em todas as classes com a matriz cíclica da equação (8.40)

Se na matriz (8.40) substituirmos 3 por 6 e 0,3 por 0,6, passa a verificar-se $\lambda_1=1,2926608$ e as classes crescem sem perder a periodicidade e a convergência para a estrutura etária estável, como se ilustra na figura 8.20.

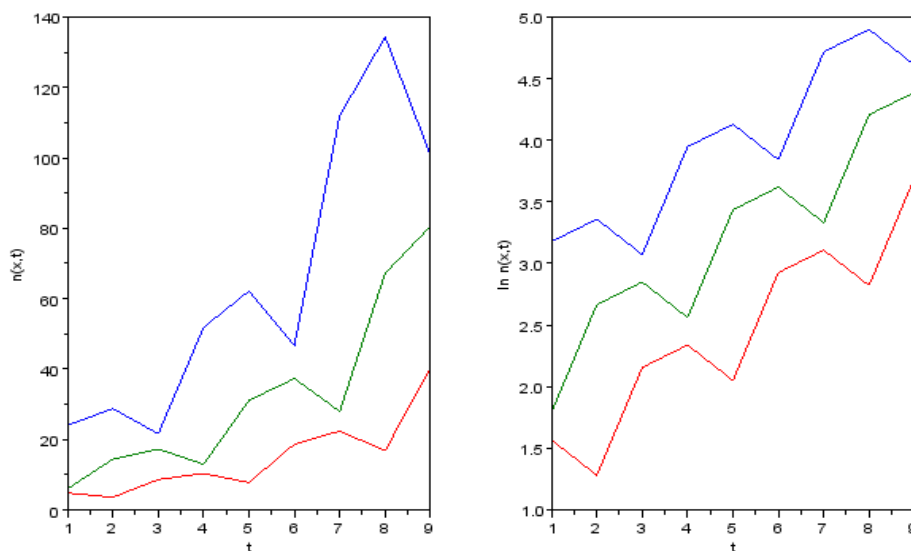


Figura 8.20. Dinâmica de uma população com matriz de projeção cíclica, com $\lambda_1=1,2926608$. População inicial igual a [10, 8, 4].

As razões entre os tamanhos das populações são constantes e periódicas:

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$\mathbf{n}_5/\mathbf{n}_6 = \begin{bmatrix} 1,3333333 & 0,8333333 & 0,4166667 \end{bmatrix};$$

$$\mathbf{n}_6/\mathbf{n}_7 = \begin{bmatrix} 0,4166667 & 1,3333333 & 0,8333333 \end{bmatrix};$$

$$\mathbf{n}_7/\mathbf{n}_8 = \begin{bmatrix} 0,8333333 & 0,4166667 & 1,3333333 \end{bmatrix};$$

$$\mathbf{n}_8/\mathbf{n}_9 = \begin{bmatrix} 1,3333333 & 0,8333333 & 0,4166667 \end{bmatrix};$$

A estrutura etária estável revela também periodicidade.

Caso III: Matriz não negativa e redutível

a) Verifica-se, $\lambda_1 \geq 0$ e $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$

b) $\mathbf{w}_1$ e $\mathbf{v}_1$ são reais e não negativos (≥ 0)

Seja a matriz redutível da população de lince ibérico, inserta na figura 8.13. Os seus valores próprios são:

$$1,03695 = \lambda_1$$

$$0,24660$$

$$-0,11327 + 0,47126i$$

$$-0,11327 - 0,47126i$$

Os módulos têm os seguintes valores:

$$1,03695$$

$$0,24660$$

$$0,48468$$

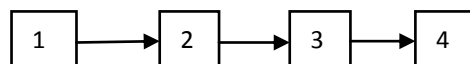
$$0,48468$$

Os vetores próprios, direito e esquerdo, associados ao valor próprio dominante escrevem-se:

$\mathbf{w}_1$	$\mathbf{v}_1$
0,72068	0,21097
0,27800	0,54691
0,85897	0,81017
0,09358	0

Suponhamos uma população com quatro estádios de fêmeas que ficaram estéreis, devido a um qualquer acidente, e por isso não cresce, caminhando para a extinção. A sua matriz de projeção é:

$$\mathbf{L} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$



Os seus valores próprios, coerentemente, são todos iguais a zero.

Estes resultados observam o prescrito.

Qual a importância ecológica do vetor $\mathbf{v}_1$? O vetor esquerdo $\mathbf{v}_1$ é o vetor dos valores reprodutivos das classes.

Podemos resumir os principais aspetos da explanação do modelo de Leslie, na sua forma generalizada, nos seguintes termos:

- Os pressupostos **A1** a **A4** do modelo de crescimento em progressão geométrica (subsecção 4.2.1) prevalecem aqui.
- A matriz de projeção da população é não negativa e por isso o teorema de Perron-

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Frobenius é lhe aplicável.

- O efeito dos valores que λ pode assumir é o mesmo que se verifica com o modelo em progressão geométrica para valores reais (subsecção 4.2.2).
- Os valores próprios complexos levam a oscilações.
- As populações convergem para uma estrutura etária estável.
- A convergência é tanto mais rápida quanto maior for a **razão de amortecimento** (*damping ratio*) $\lambda_1/|\lambda_2|$, sendo λ_2 o segundo valor próprio em magnitude.
- A longo prazo o tamanho da população converge para $c_1\lambda_1^t\mathbf{w}_1$ (equação (8.39)).
- O vetor próprio direito associado ao valor próprio dominante ($\mathbf{w}_1$) representa a estrutura etária estável. Este vetor é normalizado de modo à soma dos seus elementos ser igual a 1.
- O vetor próprio esquerdo associado ao valor próprio dominante ($\mathbf{v}_1$) representa o valor reprodutivo. Este vetor é normalizado de modo ao valor reprodutivo da primeira idade ou classe ser igual a 1.

8.10 A Sensibilidade e Elasticidade de λ_1

8.10.1. A Sensibilidade

Suponha-se a seguinte função de $\mathbf{x}=[x_1, x_2, x_3, x_4]$:

$$F(\mathbf{x})=x_1+2x_2+5x_3+0,5x_4$$

Se tivermos $\mathbf{x}=[1,3,4,2]$ verifica-se $F(\mathbf{x})=28$. Se pudermos aumentar uma qualquer das variáveis de uma unidade e quisermos obter o máximo aumento de $F(\mathbf{x})$, qual a variável que devemos aumentar? Manifestamente que é x_3 pois a constante por que é multiplicada é a maior ($5>2>1>0,5$). Outra maneira de dizer isto é afirmar que a **sensibilidade** de $F(\mathbf{x})$ a variações de x_3 é a maior.

Mais formalmente, podemos escrever as derivadas parciais de $F(\mathbf{x})$ e escolher a variável em ordem à qual a derivada parcial de F é a maior, pois temos:

$$\frac{\partial F}{\partial x_1} = 1, \quad \frac{\partial F}{\partial x_2} = 2, \quad \frac{\partial F}{\partial x_3} = 5, \quad \frac{\partial F}{\partial x_4} = 0,5$$

Se quisermos saber a sensibilidade do vetor dominante a variações do modelo de Leslie o que vemos fazer? Achar as derivadas parciais de λ em ordem a l_{ij} . Muito bem, mas como se avaliam essas derivadas parciais? A resposta a esta questão encontra-se em Caswell (2001:equação (9.12)) e tem a seguinte expressão geral e simplificada:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial l_{ij}} = v_i w_j \quad (8.41)$$

Isto é, a sensibilidade de λ às variações de l_{ij} é igual ao produto do elemento i do vetor dos valores reprodutivos ($\mathbf{v}$) pelo elemento j do vetor da distribuição etária estável ($\mathbf{w}$).

Na caixa 8.5, exibo uma curta listagem, para o Scilab, que estima os vetores $\mathbf{w}_1$ e $\mathbf{v}_1$, obtendo depois a matriz da sensibilidade do valor próprio dominante.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Caixa 8.5. Listagem para obter, no Scilab, os vetores w_1 , v_1 e a matriz das sensibilidades

```
// sensibilidade do valor próprio dominante de uma matriz
// matriz do lince ibérico (Barreto, 2009)

clear
L=[0,0,0.87,0;0.4,0,0,0;0,0.7,0.8104,0;0,0,0.0861,0.2466];
[ab,x,bs]=bdiag(L,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
v=conj(inv(x));
w1=x(:,ic);
v1=real(v(ic,:))';
semata=v1*w1';
disp(L)
disp(semata)
```

A saída é a seguinte (tendo destacado a cheio as sensibilidades correspondentes a l_{ij} diferentes de zero):

-->disp(L)

```
0.  0.  0.87  0.
0.4  0.  0.  0.
0.  0.7  0.8104  0.
0.  0.  0.0861  0.2466
```

Matriz para analisar

-->disp(semata)

```
0.1520416  0.0586496  0.1812177  0.0197417
0.3941484  0.1520416  0.4697837  0.0511779
0.5838741  0.2252277  0.6959169  0.0758126
0.  0.  0.  0.
```

*Matriz das sensibilidades do
valor próprio dominante*

Como a classe pós-reprodutiva não contribue para o crescimento da população, a sensibilidade de λ_1 às variações dos parâmetros que lhe estão associados é zero.

As sensibilidades diferentes de zero ordenam-se por grandeza do seguinte modo: $l_{33} > l_{21} > l_{32} > l_{13}$. Mencionando os parâmetros biológicos diremos:

sobrevivência das reprodutoras > **sobrevivência das nascidas** > **sobrevivência das fêmeas com 2 anos** > **nascimentos**

Vou aumentar de 30%, os valores destes parâmetros, **um de cada vez**, e escrever pela mesma ordem o valores de λ_1 obtidos. Para matriz L, não modificada, temos $\lambda_1 = 1,0369491$. E-los:

1,2177823 > 1,0812664 = 1,0812664 = 1,0812664

A maior sensibilidade de λ_1 à sobrevivência dos reprodutores é patente pois está-lhe associado o maior novo valor de λ_1 , mas os outros valores de λ_1 são todos iguais. Os aumentos percentuais de λ_1 são 17,4% e 4,2%, respectivamente. Voltaremos a isto quando tratarmos da elasticidade.

Podemos obter a distribuição etária estável com o seguinte comando:

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

```
dee=w1/ sum(w1);
disp(dee)
```

Obtendo:

```
0.3693462
0.1424742
0.4402221
0.0479574
```

Do mesmo modo, encontramos os valores reprodutivos com o comando:

```
VR=v1*1/v1(1,1);
disp(VR)
```

sendo eles

```
1.
2.5923728
3.8402267
0.
```

Qual o interesse prático da análise da sensibilidade? Neste contexto, ela pode dar indicações sobre os parâmetros que requerem mais cuidado na sua avaliação empírica e aqueles em que o gestor de recursos naturais se deve preocupar em melhorar através das suas intervenções de ordenamento ou manejo.

8.10.2 A Elasticidade

A sensibilidade é medida em termos absolutos. Como os elementos da matriz de Leslie não são todos expressos na mesma escala, as comparações são mais interessantes se forem avaliadas em termos de variações proporcionais. Vimos atrás que a uma variação de 30% dos parâmetros sobrevivência das reprodutoras provocava uma variação de 17,4% de λ_1 , e à mesma variação percentual das sobrevivência das nascidas, sobrevivência das fêmeas com 2 anos e nascimentos, λ_1 respondia com uma variação de 4,2%. Por analogia com o conceito de elasticidade de resposta da procura de um produto à variação do seu preço, podemos definir a **elasticidade de λ_1 relativamente a uma variação de l_{ij}** como:

$$e_{ij} = \frac{\text{Variação percentual de } \lambda_1}{\text{Variação percentual de } l_{ij}} \quad (8.42)$$

Usando a informação anteriormente obtida, podemos escrever:

$$e_{33} = \frac{17,4}{30} = 0,58$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$e_{13} = e_{21} = e_{32} = \frac{4,2}{30} = 0,14$$

Visto as elasticidades serem menores que 1, a resposta de λ_1 às variações de l_{ij} é inelástica ou rígida. Se fosse maior do que um seria elástica.

Como se calculam as elasticidades de λ_1 da matriz de Leslie L ? Multiplicando, um a um, os elementos da matriz das sensibilidades (S) pelos elementos da matriz de Leslie (*produto de Hadamard*, $\bullet$) e depois dividindo os elementos da matriz obtida por λ_1 (Caswell, 2001:equação (9.73)):

$$E = \frac{1}{\lambda_1} S \bullet L \quad (8.43)$$

O elemento e_{ij} da matriz E escreve-se:

$$e_{ij} = \frac{l_{ij}}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{\partial l_{ij}} \quad (8.44)$$

No Scilab, na sequência do uso da listagem da caixa 8.3, escrevemos:

```
E=semata.*a/max(abs(spec(a)));
disp(E)
```

A saída obtida é a seguinte:

```
-->disp(E)
```

```
0.      0.      0.1520416  0.
0.1520416  0.      0.      0.
0.      0.1520416  0.5438753  0.
0.      0.      0.      0.
```

Como se vê, e_{13} , e_{21} e e_{32} são iguais e e_{33} é superior a este valor. As pequenas diferenças relativamente ao cálculo direto, respetivamente 0,15 versus 0,14 e 0,54 versus 0,58, devem-se aos erros inerentes ao processamento dos algoritmos utilizados.

8.11 A Computação do Modelo Matricial de Leslie

Como dissemos anteriormente (secção 8.7), foi a informática que despoletou o uso generalizado dos modelos matriciais de projeção das populações estruturadas, por isso é inteiramente legítimo abordarmos este tópico.

As listagens que apresentamos para o Scilab, na generalidade dos casos e sem qualquer modificação, podem ser aplicadas no Octave.

O livro de Caswell (2001) apresenta listagens em MATLAB.

Estas listagens foram passadas a comandos do R, estando compiladas e expandidas na biblioteca *popbio* (Stubben e Milligan, 2007). Esta biblioteca, já mencionada no final da secção 1.2, é o recurso de software gratuito mais expedito e completo para a aplicação dos modelos de Leslie, que conheço.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

Vou dar um exemplo da sua utilização na análise da matriz de estádios do lince ibérico, que temos vindo a utilizar (**comandos e outras entradas a vermelho** e **saídas a azul**):

```
> #L. pardinus – stages                                     Identificação da listagem
>
> library(popbio)                                           Instalar a biblioteca
>
> L<-matrix(c(0,0,0.87,0,0.4,0,0,0,0,0.7,0.8104,0,0,0,0.0861,0.2466),nr=4,byrow=TRUE) Introduzir a matriz L
> L
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[1,] 0.0  0.0 0.8700 0.0000
[2,] 0.4  0.0 0.0000 0.0000
[3,] 0.0  0.7 0.8104 0.0000
[4,] 0.0  0.0 0.0861 0.2466
>
> eigen.analysis(L)                                         Comando a pedir a análise da matriz L
$lambda1
[1] 1.036949                                               Valor de  $\lambda_1$ 

$stable.stage
[1] 0.36934623 0.14247420 0.44022213 0.04795745          Distribuição etária estável

$sensitivities
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[1,] 0.0000000 0.0000000 0.1812177  0
[2,] 0.3941484 0.0000000 0.0000000  0
[3,] 0.0000000 0.2252277 0.6959169  0
[4,] 0.0000000 0.0000000 0.0000000  0
Matriz das sensibidades

$elasticities
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[1,] 0.0000000 0.0000000 0.1520416  0
[2,] 0.1520416 0.0000000 0.0000000  0
[3,] 0.0000000 0.1520416 0.5438753  0
[4,] 0.0000000 0.0000000 0.0000000  0
Matriz das elasticidades

$repro.value
[1] 1.000000 2.592373 3.840227 0.000000          Valores reprodutivos

$damping.ratio
[1] 2.139409                                             Razão de amortecimento

>
> generation.time(L)                                       Tempo de duração de uma geração
[1] 6.907143
```

Foi só preciso um único e curto comando para obter a análise completa da matriz. Se não desejarmos toda a informação que o comando *eigen.analysis* gera, existem comandos individualizados para cada uma das suas saídas, na biblioteca que estamos a utilizar.

Podemos ir mais além, pois recorrendo ao comando *fundamental.matrix* podemos estimar:

- Os tempos médios de permanência em cada estágio e respetivas variâncias

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

- As esperanças de vida de cada estágio e respetivas variâncias
- As taxas líquidas de reprodução de cada estágio

Sobre estes atributos ver Caswell (2001:subsecção 5.3.1).

Aplicaremos pois este comando à matriz L:

```
> fundamental.matrix(L)
```

```
$N
```

```
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[1,] 1.0000000 0.0000000 0.0000000 0.0000000
[2,] 0.4000000 1.0000000 0.0000000 0.0000000
[3,] 1.4767932 3.6919831 5.2742616 0.0000000
[4,] 0.1687708 0.4219269 0.6027528 1.327316
```

Diagonal da matriz dá os tempos médios de permanência em cada estágio

```
$var
```

```
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[1,] 0.00000 0.00000000 0.00000000 0.0000000
[2,] 0.24000 0.00000000 0.00000000 0.0000000
[3,] 11.92028 21.6222471 22.5435739 0.0000000
[4,] 0.25077 0.5201116 0.6340233 0.434452
```

Diagonal da matriz dá a variância dos tempos de permanência

```
$cv
```

```
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[1,] 0.000000 NaN NaN NaN
[2,] 1.224745 0.000000 NaN NaN
[3,] 2.337887 1.259478 0.9002222 NaN
[4,] 2.967157 1.709271 1.3210322 0.4965884
```

Diagonal da matriz dá os coeficientes de variação dos tempos de permanência

```
$meaneta
```

```
[1] 3.045564 5.113910 5.877014 1.327316
```

Esperanças de vida dos estádios

```
$vareta
```

```
[1] 15.667526 23.477571 23.177597 0.434452
```

Variâncias das esperanças de vida

Por fim, projetamos a população e fazemos o gráfico da sua dinâmica.

```
> n<-c(30,30,20,3)
```

População inicial

```
> p<-pop.projection(L,n, 50)
```

Comando para fazer 50 projeções da população

```
população
```

```
>
```

```
> M<-t(p$stage.vectors)
```

Matriz dos vetores das classes

```
>
```

```
> matplot(M, type='l', col=1, main='População de lince ibérico', xlab='Anos', ylab='Indivíduos/classe')
```

```
> legend('topright', legend=c('Recrutamento','Juvenis','Reproduces','Senis'),lty=1:3,col01,bty='n')
```

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

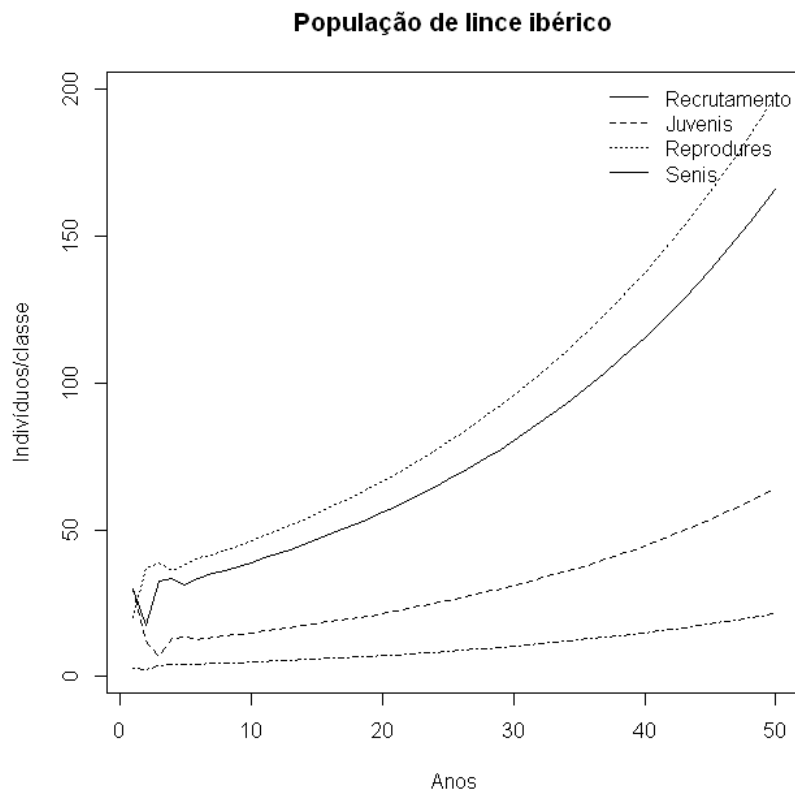


Figura 8.21. Projeção da população de lince ibérico durante 50 anos. A população inicial é igual a 30 recém-nascidos, 30 jovens de 1 a 2 anos, 20 reprodutores e 2 indivíduos na fase pós reprodutiva (senis)

Vamos apresentar uma simulação estocástica da população total do lince ibérico, usando a matriz de estádios L , que estabelecemos para a sua população. Existem várias maneiras para fazer isto (Caswell, 2001; Morris e Doak, 2002). Eis uma simples maneira de o realizar.

Selecionamos o elemento da matriz a que λ_1 é mais sensível e em relação ao qual revela maior elasticidade, que como já sabemos é a sobrevivência dos reprodutores (l_{33}), e fazemo-lo variar estocasticamente. Agora põe-se a questão de caracterizar o padrão da sua estocacidade.

Não vamos escolher um procedimento dito de sequência **iid** (*independent and identically distributed*) em que se obtêm valores de uma variável aleatória independentes uns dos outros e com a mesma distribuição de probabilidade de ocorrência (uniforme, normal ou qualquer outra) ao longo do tempo.

A versão estocástica da sobrevivência dos reprodutores passa a ser assim escrita:

$$l_{33} = 0,8104 + 0,05w$$

sendo w uma variável autorregressiva com a expressão:

$$w_{t+1} = z w_t + s (1-z^2)^{1/2} \quad (8.45)$$

onde:

- z é o parâmetro da cor do ruído e estabelece o nível de ligação entre w_t e w_{t-1} .
- Se $z=0$ o ruído é branco e caímos na situação iid.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

- $z > 0$ caracteriza o **ruído vermelho**. Estas séries temporais têm frequências baixas.
- $z < 0$ caracteriza o **ruído azul** com comprimentos de onda curtos.
- s tem distribuição normal de média zero e desvio padrão 1 ($s \sim N(0,1)$)
- $(1-z^2)^{1/2}$ torna a variância da sequência independente do seu tamanho e de z .

Na figura 8.18, ilustro a variável w como ruído branco (w_b), vermelho (w_v) e azul (w_a).

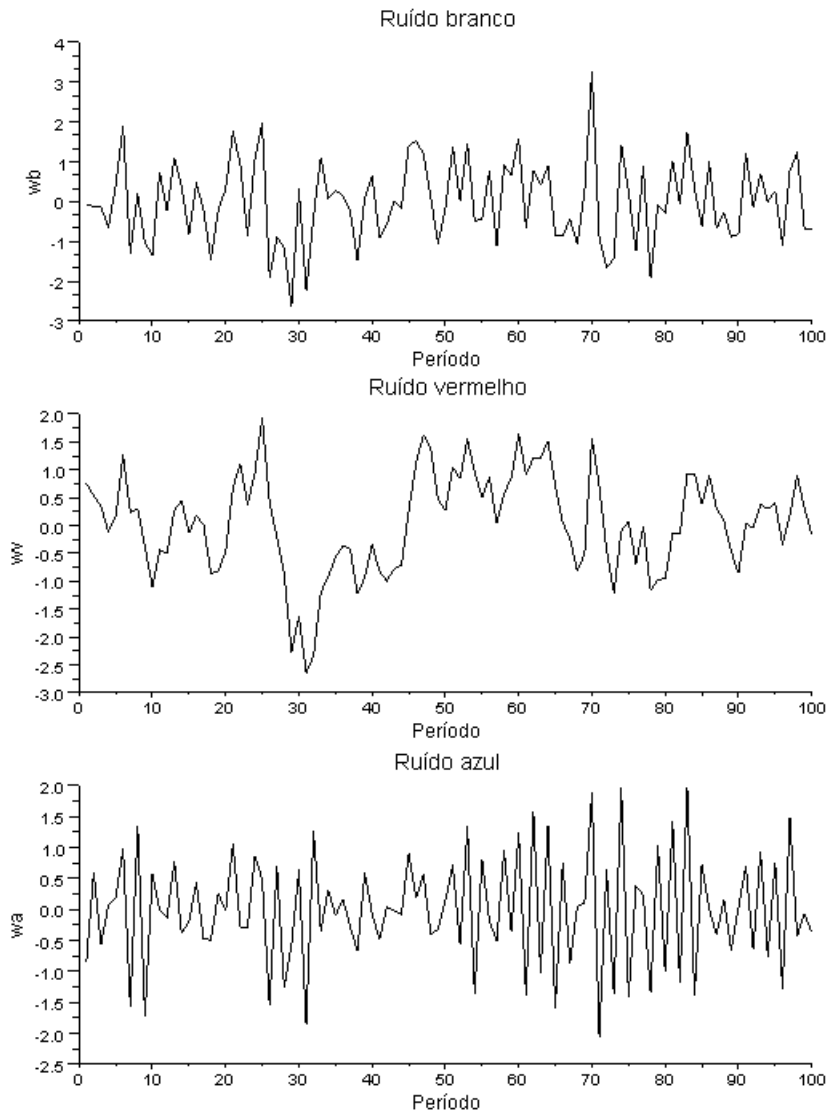


Figura 8.22. Três tipos de ruído ambiental. Azul: $z = -0,8$; vermelho: $z = 0,8$; branco: $z = 0$. Nos três casos o valor inicial da variável estocástica foi igual a 1

É frequentemente assumido que a variabilidade do ambiente é dominada por variações de baixa frequência (Ranta, Lundberg e Kaital, 2006:27), isto é, o ruído é vermelho. Aceitando este pressuposto, assumimos $z = 0,8$. Na situação simulada, admite-se que a estocacidade demográfica pode ser ignorada (ver final da secção 1.2).

A listagem para o Scilab, inserida na caixa 8.6, realiza dez simulações estocásticas do modelo matricial de estádios do lince ibérico e faz o gráfico do número total de fêmeas (figura 8.23). A

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

população inicial tem 10 recém nascidas, 8 de idade de 1 a 2 anos, 5 reprodutoras e 2 senis. Cada simulação estende-se por 100 anos.

Caixa 8.6. Listagem para o Scilab. Simula projeções estocásticas da população

de fêmeas de lince ibérico, com a matriz de Leslie de quatro estádios

```
//Simulação estocástica do modelo de Leslie
//do lince ibérico
//ruído vermelho

clear

L=[0,0,0.87,0;0.4,0,0,0;0,0.7,0.8104,0;0,0,0.0861,0.2466];

clf
T=[];
for i=1:1:10
    n=[10 8 5 2]';
    V=[];
    wov=1;
    for t=1:100
        s=grand(1,"nor",0,1);

        wv=0.8*wov+s*(1-(0.8)^2)^0.5;
        L(3,3)=0.8104+0.05*wv;
        na=L*n;
        n=na;
        wov=wv;

        V=[V sum(int(n))];
    end
    T=[T; V]
end

nn=1:1:100;
plot2d(nn,T')
xtitle(" ","Anos","Número de fêmeas")
```

Ranta, Lundberg e Kaital (2006) abordam as questões relativas ao tipo de ruído ambiental em várias situações de simulação ecológica, com detalhe que transcende o propósito deste livro.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

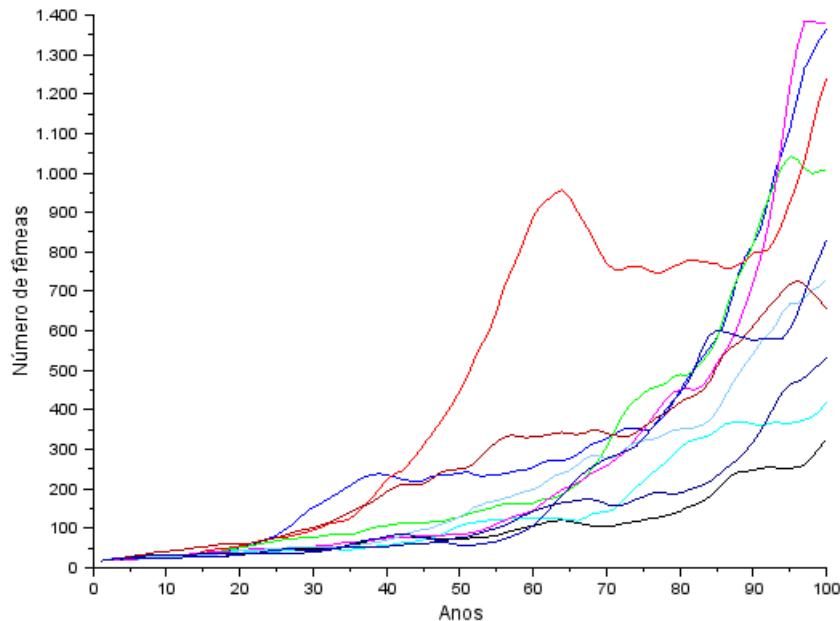


Figura 8.23. Dez simulações estocásticas com a matriz de quatro estádios para o lince ibérico, com a listagem da caixa 8.4. Representa-se o tamanho total da população, de cada simulação. Para mais pormenores ver o texto

8.12 Duas Variantes do Modelo de Leslie

Convém anotar que esta forma de modelação apresentada não se esgota na introdução ao assunto, aqui explanada. Por exemplo, é possível formular modelos matriciais com indivíduos de dois sexos, introduzir neles o efeito da densidade, da variação sazonal das populações, modelar meta-populações e dispersão de indivíduos e populações.

Vou ilustrar os modelos com indivíduos dos dois sexos e os modelos em que o efeito da densidade não é ignorado.

Para a abetarda grande (*Otis tarda*), uma das maiores aves voadoras, podendo o peso dos machos alcançar cerca de 16 kg, Longhurst e Silvert (1985) e Silvert (1989) apresentaram um modelo discreto que pode ser escrito sob a seguinte forma:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.75 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.9 & 0.95 \end{pmatrix} \quad (8.46)$$

As classes de idade definidas são: fêmeas nascidas; com idade de um a dois anos; com idade de dois a três anos; com idade de três a quatro anos; adultas.

Ao valor de $F(L(1,5))$ é imposto um limite superior recorrendo a uma formulação idêntica à da equação diferencial da curva logística. F depende de uma constante Q e do número de fêmeas adultas (n_5), assumindo a forma:

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$F = 1,25 * (1 - n_5/Q) \quad (8.47)$$

Na figura 8.24, ilustramos uma aplicação deste modelo, em que $Q=400$, e o vetor da população inicial é $n=[100 \ 50 \ 25 \ 12 \ 6]'$.

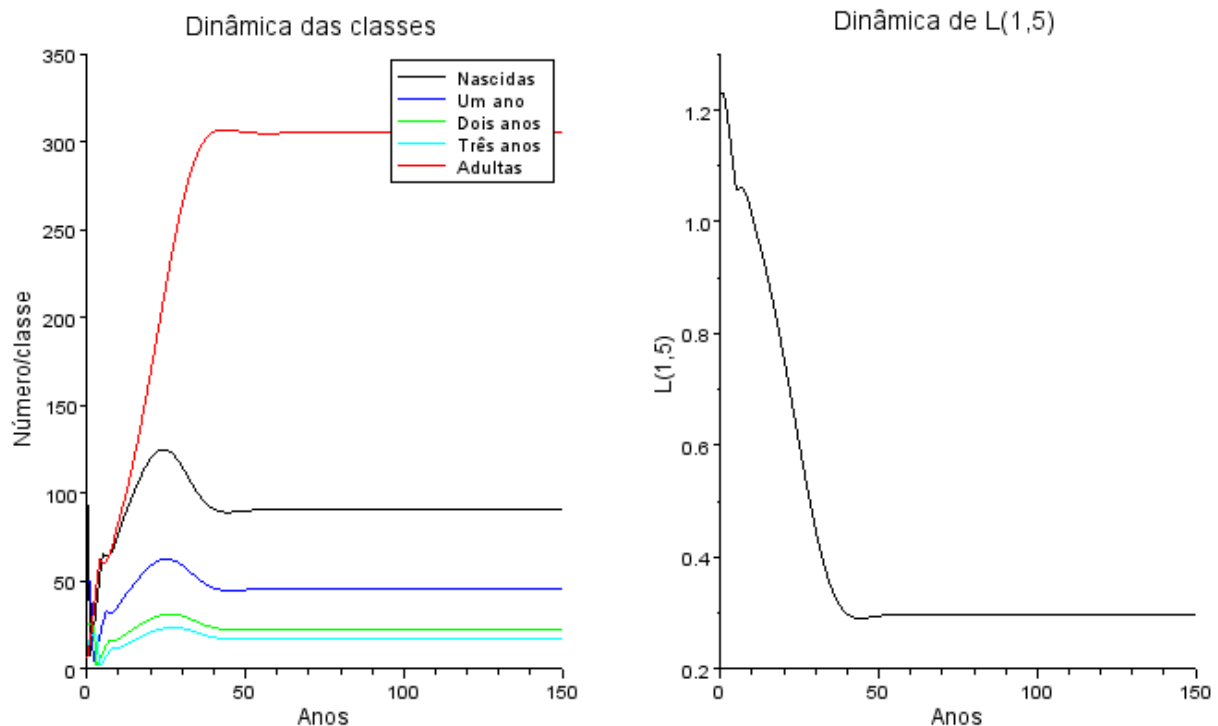


Figura 8.24. Projeção de uma população de abetardas fêmeas com o modelo das equações (8.46) e (8.47). Para mais pormenores ver o texto

Como se vê na figura 8.23, o elemento $L(1,5)$ decresce com o aumento da população e estabiliza para um valor cerca de 0,3. A relação entre o tamanho total da população final e o parâmetro Q é a seguinte:

$$\text{Tamanho total final} = 1,201 \ Q \quad (8.48)$$

Vejamos agora um modelo que abrange os dois sexos. Cullen (1985:68), para o bisonte norte-americano (*Bison bison*) apresenta a seguinte matriz de Leslie, que compreende três classes para cada sexo (nascidos, juvenis, adultos):

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

$$L = \begin{array}{c|ccc} \text{Dinâmica das fêmeas} & & & \\ \hline 0 & 0 & 0,42 & \\ 0,6 & 0 & 0 & \\ 0, & 0,75 & 0,95 & \\ \hline \text{Nascimentos de machos} & & & \\ 0 & 0 & 0,48 & \\ 0 & 0 & 0 & \\ 0 & 0 & 0 & \end{array} \begin{array}{c|ccc} \text{Completar a linha} & & & \\ \hline 0 & 0 & 0 & \\ 0 & 0 & 0 & \\ 0 & 0 & 0 & \\ \hline 0 & 0 & 0 & \\ 0,6 & 0 & 0 & \\ 0 & 0,75 & 0,95 & \end{array} \quad (8.49)$$

Dinâmicas dos machos

O vetor da população é o seguinte:

$$\begin{array}{c} n_{f1} \\ n_{f2} \\ n_{f3} \\ \hline n_{m1} \\ n_{m2} \\ n_{m3} \end{array} = n \quad (8.50)$$

O que distingue os dois sexos é a maior natalidade de machos (0,48 versus 0,42). A subpopulação dos machos é assim maior que a das fêmeas. O valor próprio dominante desta matriz é 1,10, por isso a população está em expansão.

Na figura 8.25, insiro uma simulação utilizando a equação (8.49). O vetor da população inicial é [40 30 20 40 30 20]. Para maior facilidade de leitura separei os gráficos de cada subpopulação. O tamanho inicial das duas subpopulações é igual, mas a maior natalidade de machos acaba por conferir um tamanho maior à sua subpopulação, como se esperava. O vetor final da simulação é o seguinte:

$$\begin{array}{c} 197 \\ 107 \\ 520 \\ \hline 226 \\ 122 \\ 592 \end{array} = n$$

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

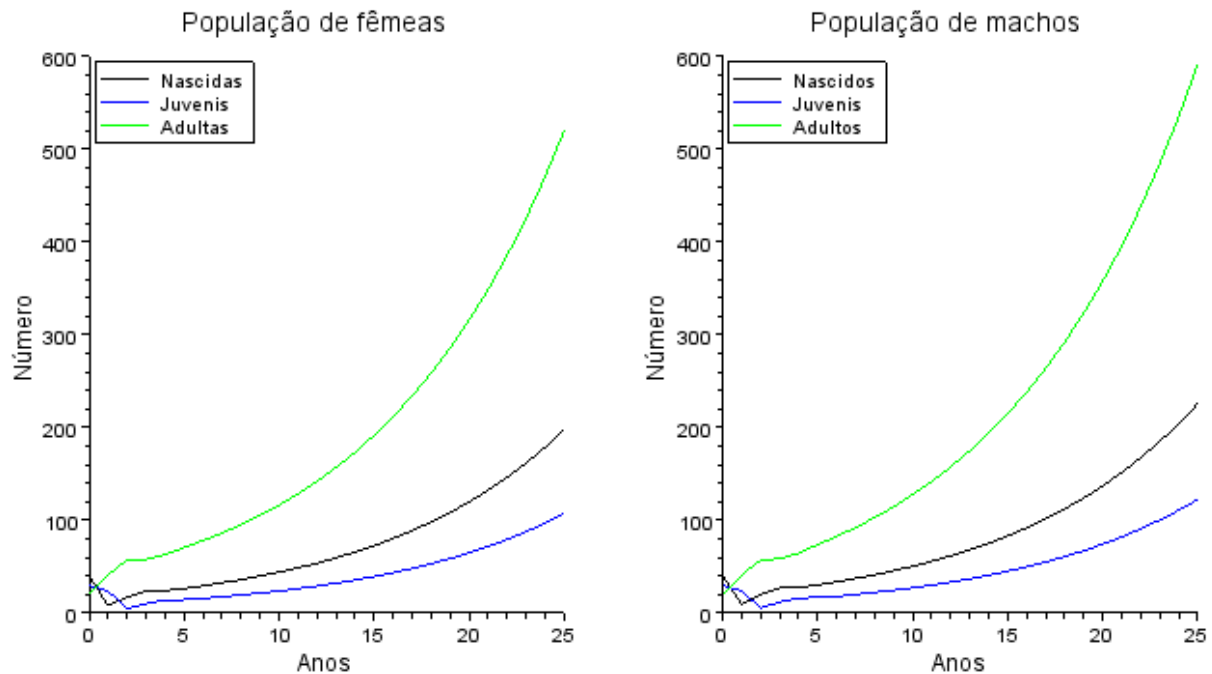


Figura 8.25. Simulação de uma população de bisonte norte-americano, com distinção de sexos. Para mais pormenores ver o texto

Genericamente, o modelo para dois sexos pode-se escrever sob a forma:

$$\begin{pmatrix} n_{0,f,t+1} \\ n_{1,f,t+1} \\ n_{2,f,t+1} \\ \dots \\ n_{w,f,t+1} \\ \hline n_{0,m,t+1} \\ n_{1,m,t+1} \\ n_{2,m,t+1} \\ \dots \\ n_{w,m,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_{0,f} & F_{1,f} & F_{2,f} & F_{3,f} & \dots & F_{w,f} & 0 & 0 & \dots & 0 \\ S_{0,f} & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & S_{1,f} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & S_{w-1,f} & 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{0,t,f} \\ n_{1,t,f} \\ n_{2,t,f} \\ \dots \\ n_{w,t,f} \\ \hline n_{0,m,t} \\ n_{1,m,t} \\ n_{2,m,t} \\ \dots \\ n_{w,m,t} \end{pmatrix} \quad (8.51)$$

$\mathbf{n}_{t+1} \qquad \qquad \mathbf{L} \qquad \qquad \mathbf{n}_t$

8.13 Considerações Finais

Os modelos baseados no modelo matricial de Leslie (sem alterações) revelam os inconvenientes dos modelos em progressão geométrica (capítulo 4).

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

No entanto, os modelos matriciais das populações beneficiam do facto de serem intuitivos, facilmente analisados e interpretados e dispor-se de uma literatura rica sobre a sua parametrização. O problema com as suas versões dependentes da densidade e estocásticas reside na dificuldade em obter os dados necessários à sua parametrização, o que nem sempre é possível conseguir (Stott, Townley e Hodgson, 2011).

Uma característica positiva dos modelos matriciais é poderem ser integrados facilmente em modelos mais abrangentes de ordenamento ou manejo de recursos naturais, por exemplo, como os que recorrem à programação linear.

Como já mencionei, sobre modelos matriciais de populações, a obra de consulta obrigatória é Caswell (2001). Uma descrição dos procedimentos para colher dados e estabelecer matrizes de Leslie, a partir deles, pode também ser encontrada em Morris e Doak (2002:capítulo 6).

Alguma arbitrariedade e dificuldade em limitar os estádios associadas à assunção que todos indivíduos de cada estágio têm os mesmos atributos, independentemente da sua idade, agora e no futuro, são apontadas como limitações dos modelos matriciais de projeção que justificam procurar-se alternativas a esta abordagem. Alguns investigadores admitem que para muitas populações estas dificuldades podem ser ultrapassadas analisando os estádios num contínuo, mas retendo a discretização do tempo de projeção. Esta estratégia de modelação é denominada dos **modelos integrais de projeção** (*Integral Projection Models*) que não são aqui abordados. Mais informação sobre estes modelos pode ser encontrada em Easterling, Ellner e Dixon (2000), Ellner e Rees (2006, 2007).

8.14 Bibliografia

- Barreto, L. S., 1979. *Modelos Matriciais em Ecologia*. Série Estudos, n.º 10, Direção Geral do Fomento Florestal, Lisboa.
- Barreto, L. S., 1980. *Ecologia das Populações*. Instituto Superior de Agronomia. Texto didático.
- Barreto, L. S., 2002. *Uneven-aged Stands of Pinus pinaster Ait. for Protection*. Research Paper SB-01/02. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Caswell, H., 2010. Reproductive Value, the Stable Age Distribution, and the Sensitivity of the Population Growth Rate to Changes in Vital Rates. *Demographic Research*, 23:531-548. www.demographic-research.org.
- Cullen, M. R., 1985. *Linear Models in Biology. Linear Systems Analysis with Biological Applications*. Ellis Horwood Limited, Chichester, United Kingdom.
- Easterling, M., S. P. Ellner e P. M. Dixon, 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81: 694-708
- Ellner, S.P. and M. Rees, 2006. Integral projection models for species with complex demography. *American Naturalist*, 167:410–28.
- Ellner, S.P. and M. Rees, 2007. Stochastic stable population growth in integral projection models: theory and application. *Journal of Mathematical Biology*, 54:227–256
- Gotelli, N. J., 2008. *A Primer of Ecology*. Fourth edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, U. S. A.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Lefkovich, L. P., 1965. The Study of Population in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics*, 21:1-18.
- Leslie, P. H., 1945. On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. *Biometrika*, 35:183-212.
- Longhurt, A. e W. Silvert, 1985. A Management Model for the Great Bustard in Iberia. *Bustard Stud.*, 2:57-72. Por citação.

8 Populações Estruturadas I: Abordagem Exponencial

- Morris, W. E. e D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservatin Biology. Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Pielou, E. C., 1974. *Population and Community Ecology: Principles and Methods*. Gordon and Breach Science Publishers, New York.
- Ranta, E., P. Lundberg e V. Kaitala, 2006. *Ecology of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Santos, R. J., 2012. *Matrizes, Vetores e Geometria Analítica*. Departamento de Matemática-ICEx, Universidade Federal de Minas Gerais. <http://www.mat.ufmg.br/~regi>
- Silvert, W., 1989. Modelling for Managers. *Ecological Modelling*, 47:53-64.
- Soetaert, K. e P. M. J. Herman, 2009. *A Pratical Guide to Ecological Modelling. Using R as a Simulation Platform*. Springer, Berlin.
- Stevens, M. H. H., 2009. *A Primer of Ecology with R*. Springer, New York.
- Stott, I., S. Townley e D. J. Hodgson, 2011. A Framework for Studying Transient Dynamics of Population Projection Matrix Models. *Ecology Letters*, 14: 959–970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01659.x
- Stubben, C.J. and Milligan, B.G. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* 22:11. <http://www.jstatsoft.org/v22/i11>.
- Struik, D. J., 1997. *História Concisa das Matemáticas*. Gradiva, Lisboa.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

9.1 Introdução

A caixa 4.1 e o quadro 6.1 tem implícito que nós admitimos que a curva de sobrevivência do tipo III, a mais comum, é a curva padrão de espécies em situações de coevolução estabilizada, em ecossistemas maduros, que atingiram uma fase de evolução em que as principais causas de alteração são devidas às variações do meio físico, dentro de limites que não alteram a estrutura e composição da comunidade.

Alinhemos alguns argumentos que sustentam esta conjectura.

A existência dos outros tipos de curvas de sobrevivência ou representam situações recentes em comunidades sofreram alterações importantes que as afastaram das condições pristinas em que as espécies coevoluíram, ou a espécie que a exhibe está fora do seu contexto coevolutivo. Situações espúrias, digamos assim, de competição e predação movem a curva de sobrevivência da sua posição característica devido a modificações da alometria ao nível da população, como se verá ao abordarmos as interações entre espécies.

Encontram-se na literatura ecológica, vários exemplos do efeito da eliminação dos predadores na sobrevivência das espécies que predavam.

Os animais criados em jardins zoológicos têm curvas do tipo I, enquanto no seu habitat natural têm curvas do tipo III. O mesmo se passa com animais criados em laboratórios de biologia (e.g., Hutchinson, 1978:74).

B. Gompertz formulou a equação que tem o seu nome a partir do estudo de curvas de sobrevivência das populações de alguns países europeus, e chamou-lhe a “lei da mortalidade humana” (Banks, 1994:151), isto é, a EGZ (secção 6.1) começou por ser uma curva de sobrevivência. Naquela altura, há quase dois séculos, os humanos tinham uma curva do tipo III.

A curva de sobrevivência da nossa espécie é pois um exemplo da alteração de uma curva do tipo III numa do tipo I, devido a melhoria das condições de vida e de saúde, proporcionadas pelo progresso científico e tecnológico. A mortalidade infantil elevada é tida como indício de atraso das sociedades humanas.

Os crocodilos, no sentido genérico, incluindo aligátors e gaviais, são das espécies mais persistentes que habitam o nosso planeta. Estima-se que existam há pelo menos cem milhões de anos, tendo por isso sobrevivido às causas que extinguíram os dinossauros, 65 milhões de anos atrás. É altamente provável que as espécies com indivíduos que não ultrapassassem certas dimensões (existiram espécies com 15 metros de comprimento) fossem predadas pelos grandes carnívoros que com elas então coexistiram. Hoje que eles desapareceram, os indivíduos adultos tem praticamente uma mortalidade natural igual a zero, pois também estão bem adaptados ao meio. É conjecturável que as espécies de crocodilo até entrarem no estado adulto tenham uma mortalidade do tipo III e depois passem a ter do tipo I. Sobre a história das espécies de crocodilos ver Murray (2002: capítulo 4 e referências nele mencionadas).

Na figura 9.1, resumo diagramaticamente as linhas principais desta argumentação.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

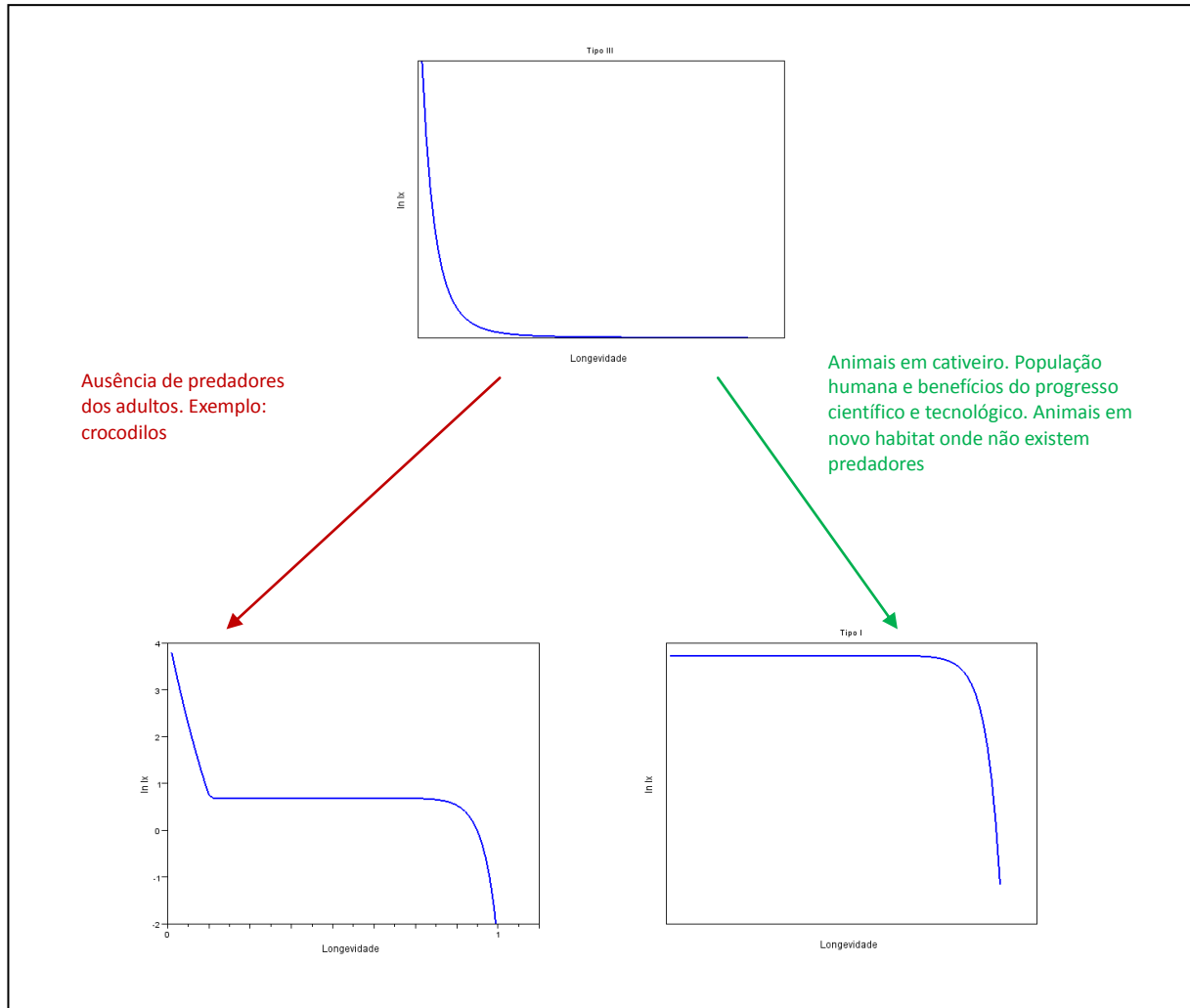


Figura 9.1. Representação diagramática de algumas vias de alteração da curva de sobrevivência do tipo III. A possibilidade de reversão deste processo devido à alteração da composição das comunidades e subseqüentes processos coevolutivos é uma possibilidade que não pode ser excluída

As populações mais fáceis de estudar são as de indivíduos fixos, sésseis, que não desaparecem de cena durante o processo de experimentação e investigação, e sejam de dimensões que permita individualizá-los facilmente. Esta caracterização adapta-se muito bem às árvores, por isso recorrerei várias vezes a populações arbóreas e extrapolarei delas, com precaução, para outras situações, como já aconteceu no capítulo 7 (secção 7.5). Convém anotar que uma das teorias mais citadas sobre a colonização e diversidade de novas comunidades, designada por **teoria neutra da biodiversidade e biogeografia**, devida a Hubbell (2001), foi formulada a partir do estudo de uma floresta na ilha Barro Colorado, no Panamá. As florestas mencionadas neste livro, salvo indicação em contrário, não estão sujeitas a qualquer tipo de intervenção, só atuando o auto-desbaste natural.

Neste capítulo, recapitulo a demografia introduzida no anterior, mas tendo agora a coorte uma dinâmica de Gompertz. Introduzo um procedimento para estimar as taxas de permanência,

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

transição e mortalidade de uma população estruturada. Esta informação é utilizada para modelar a população. Apresento um modelo discreto matricial e outro modelo de equações diferenciais. Por fim, modelo uma população estruturada de pinheiros bravos, sendo a unidade de tempo o trimestre em vez do ano.

9.2 Demografia Gompertziana

Nesta secção, vamos substituir os valores de l_x nas equações relativas aos atributos das populações, definidos na secção 8.6, pela EGZ. Vamos considerar a demografia na situação de tempo discreto e contínuo. Mais genericamente, substituiremos a longevidade máxima por infinito, como se encontra nalguns textos de demografia.

Na abordagem discreta, a equação da EGZ, introduzida no capítulo 6 (equação (6.39)) será agora escrita sob a forma $l_{x+1} = l_x l_x^{-c} y_f^c$. Desta equação, recursivamente e por substituição, chegamos à equação geral:

$$l_x = l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c} \quad (9.1)$$

Antes de utilizarmos esta equação, na subsecção seguinte, vamos ilustrar numericamente a sua equivalência com a equação (6.39). A seguinte listagem em Scilab calcula as duas equações e faz o gráfico dos seus resultados (figura 9.2):

Caixa 9.1. Listagem em Scilab para comparar as equações (6.39) e (9.1)

```
//Comparar as equações (6.39) e (9.1)
clear
clf
//Valores de que partimos
c=0.3;
lf=0.1;lo=1;
//aplicar equação (6.39 )

K=[1];
for i=1:1:12
    l=lo*(0.1/lo)^c;
    K=[K l];
    lo=l;
end
plot(K,'*r')//asterisco vermelho

//aplicar equação (9.1 )
D=[1];
for x=1:1:13
    h=x-1;
    v=cumprod(K(1:h));
    fx=f^(c*h)*(v(h))^(c);
    D=[D fx];
end
plot(D,'+b')//cruz azul
xtitle(' ','Idade','lx')
```

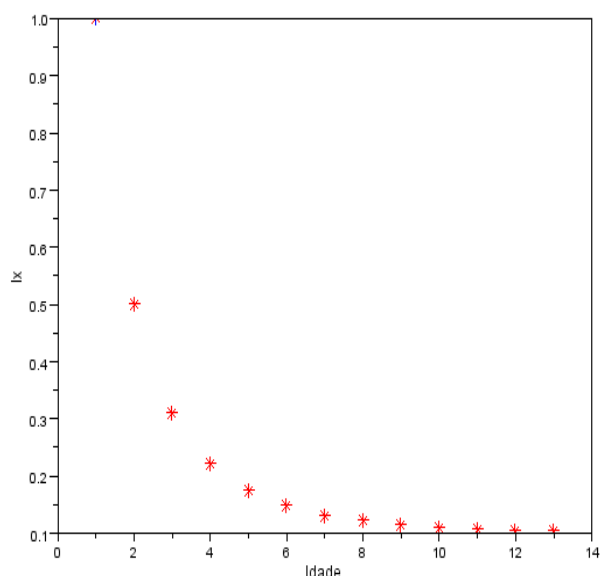


Figura 9.2. Comparação dos valores gerados pela equação (6.39), asterisco vermelho, e equação (9.1), cruz azul. Os pontos das duas séries calculadas sobrepõem-se

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

9.2.1 Discreta

Assumamos $l_0=1$. A taxa de sobrevivência será:

$$s_x = l_{x+1}/l_x = l_f^c l_x^{-c} \quad (9.2)$$

Teremos então para a taxa de mortalidade

$$d_x = 1 - l_f^c l_x^{-c} \quad (9.3)$$

A taxa líquida de reprodução será agora escrita da seguinte forma:

$$R(0) = \sum_{x=0}^{\infty} l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c} b_x \quad (9.4)$$

Deste modo, o tempo de duração de uma geração é dado por:

$$T = 1/R(0) \sum_{x=0}^{\infty} l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c} b_x x \quad (9.5)$$

No nascimento, a esperança de vida estima-se do seguinte modo:

$$E_0 = \sum_{x=0}^{\infty} L_x \quad (9.6)$$

$$L_x = (l_0 l_f^{cx} (l_0 l_1 \dots l_x)^{-c} + l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c})/2 \quad (9.7)$$

Nas equações (8.22) e (8.23), relativas à estrutura etária estável, assim como na equação (8.25), referente ao valor reprodutivo, os valores de l_x e l_j são agora dados pela forma discreta da EGZ.

9.2.2 Contínua

Continuemos a assumir $l_0=1$. Utilisemos a forma contínua, já introduzida (equação (6.11)), da EGZ seguinte:

$$l_x = y_{ix} = R_i^{(\exp(-cx)-1)} \quad i=-2, -3 \quad (9.8)$$

A taxa de sobrevivência vem como:

$$s_x = 1 - c \ln(R_i) e^{-cx} \quad (9.9)$$

Assim a taxa de mortalidade será:

$$d_x = -c \ln(R_i) e^{-cx} \quad (9.10)$$

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Neste contexto a taxa líquida de reprodução é:

$$R(0) = \int_0^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} b_x dx \quad (9.11)$$

A duração de uma geração passa a ter a equação:

$$T = \frac{1}{R(0)} \int_0^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} b_x x dx \quad (9.12)$$

A esperança de vida ao nascimento é dada por:

$$E_0 = \int_0^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} dx \quad (9.13)$$

Sendo, na idade x, a esperança de vida igual a:

$$E_x = \frac{\int_x^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} dx}{R_i^{(\exp(-cx)-1)}} \quad (9.14)$$

Do mesmo modo que para a situação discreta, nas equações (8.22) e (8.23), relativas à estrutura etária estável, assim como na equação (8.25), referente ao valor reprodutivo, os valores de l_x e l_j são agora dados pela forma contínua da EGZ.

9.2.3 Tabela de Vida

No contexto gompertziano (ver capítulos 2 e 6), a sobrevivência de uma coorte é facilmente calculada com a seguinte equação:

$$l_x = y_{i,x} = y_{i,0} R_i^{(\exp(-ct)-1)} \quad i=-2, -3 \quad (9.15)$$

Como o modelo é contínuo, podemos calcular taxas instantâneas de mortalidade no início de cada idade e valores médios para cada espaço de um ano. Na caixa 9.2, insiro uma listagem para o Scilab que calcula a taxa líquida de reprodução (R_0), a duração média de uma geração (T), a tabela de vida e faz dois gráficos, uma da coorte outro da esperança de vida das idades. O valor l_0 foi feito igual a 100.

Os acrónimos dos títulos das colunas da tabela têm o seguinte significado:

tiMia -> taxa instantânea de mortalidade no início do ano

nummort -> número de mortes durante o ano

tmS -> taxa média de sobrevivência do ano

tmM -> taxa média de mortalidade do ano

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

$E(x)$ -> esperança de vida do ano

Caixa 9.2. Listagem em Scilab para estabelecer a tabela de vida do lince ibérico

```
//tabela de vida do L. pardina
//tiMia=taxa instantânea de mortalidade no início do ano
//dx=número de mortos durante o ano
//tmS=taxa média de sobrevivência do ano
//tmM=taxa média de mortalidade do ano
clear
r=9.7719828;c=0.392;a=[];t1=[];E=[];z=1;k=[];
bx=[0 0 2 2 2 2 2 2 2 0 0 0 0];
t=[0:1:13]';t5=[1:1:14];
//calcula de lx e dx
slx='100*r^(exp(-c*t)-1)';lx=[eval(slx)];
slx2='100*r^(exp(-c*t5)-1)';lx2=[eval(slx2)];
dx=[lx]-[lx2];mrt='-c*log(r)*exp(-c*t)';
tiMia=eval(mrt);
// Cálculo de Ro
slx3='r^(exp(-c*t)-1)';lx4=[eval(slx3)];
s1=lx4.*bx;
Ro=intsplin([t],s1);ro=string(Ro);
//Duração de uma geração, T
To=t'.*s1;iRo=1/Ro;
T1=intsplin([t],To);T=T1*iRo;tt=string(T);
//Calculo de E
for i=0:13
x=i;[t1]=[x:15];j=t1;s3=r^(exp(-c*j)-1);
s2=intsplin([j],s3);
E=s2/(r^(exp(-c*i)-1));
a(z,1)=E;
z=z+1;
end
uns=ones(14,1);
tms=lx2./lx';tmm=[uns]-[tms];
a(14,1)=0;
disp(["Ro=" ro "fêmeas/fêmea/longevidade"])
disp(["T=" tt "anos"])
disp(["Idade    l(x)    tiMia    nummort    tmS    tmM    E(x)"])
M=[t lx' tiMia dx tms tmm a];
disp(M)
clf
subplot(1,2,1)
plot2d(t,lx)
xtitle('Sobrevivência, lx','Idade, anos','lx')
subplot(1,2,2)
plot2d(t,a)
xtitle('Esperança de vida','Idade, anos','Esperança, anos')
```


9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

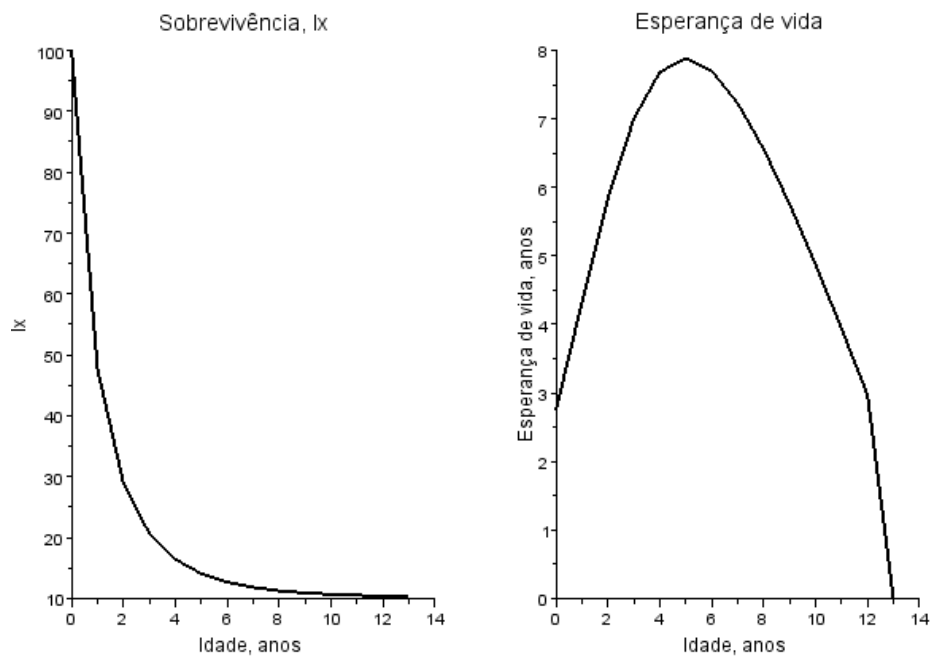


Figura 9.3. Gráficos da sobrevivência e esperança de vida, calculadas para o lince ibérico, pela listagem da caixa 9.2

A saída é a seguinte:

!Ro= 2.2437203 fêmeas/fêmea/longevidade !

!T= 4.4522078 anos !

Idade	$l(x)$	$tiMia$	nummort	tmS	tmM	$E(x)$
0.	100.	-0.8935716	52.252275	0.4774773	0.5225227	2.7582533
1.	47.747725	-0.6037900	18.772975	0.6068300	0.3931700	4.3195558
2.	28.97475	-0.4079834	8.3001467	0.7135386	0.2864614	5.8382659
3.	20.674603	-0.2756761	4.2160833	0.7960743	0.2039257	7.0043596
4.	16.45852	-0.1862754	2.3505439	0.8571838	0.1428162	7.6832286
5.	14.107976	-0.1258671	1.3951385	0.9011099	0.0988901	7.8873866
6.	12.712837	-0.0850489	0.8637295	0.9320585	0.0679415	7.7025312
7.	11.849108	-0.0574679	0.5501531	0.9535701	0.0464299	7.2303118
8.	11.298955	-0.0388313	0.3572057	0.9683859	0.0316141	6.5597729
9.	10.941749	-0.0262385	0.2349500	0.9785272	0.0214728	5.7587407
10.	10.706799	-0.0177294	0.1558938	0.9854397	0.0145603	4.8748876
11.	10.550905	-0.0119799	0.1040510	0.9901382	0.0098618	3.940023
12.	10.446854	-0.0080948	0.0697261	0.9933256	0.0066744	2.9746207
13.	10.377128	-0.0054697	0.0468506	0.9954852	0.0045148	0.

9.3 Estimar as Taxas Permanência, Transição e Mortalidade

O conceito de simetria espaço-tempo (secção 7.3 e figura 7.1) e a taxa relativa de mortalidade (equação 7.5) que relembramos:

$$TRM = \frac{dy_i}{dt} = -c \ln R_i e^{-ct} \quad i=-2, -3 \quad (9.15)$$

são o esteio da nossa primeira construção de modelos para as populações estruturadas, numa perspectiva gompertziana. Sugiro ao leitor que reveja a matéria da secção 8.7, e atente nas figuras 8.12 e 8.13.

Nós vamos começar por introduzir um procedimento para o estabelecimento das taxas **P** (permanecem), **T** (transitam) e **M** (morrem) baseado na EGZ ($y_i = y_0 R_i^{\exp(-ct)-1}$, $i=-2, -3$) e na equação (9.15). Lembremos que para uma dada idade ou classe de idades ou estágios se verifica $T+P+M=1$.

Consideremos o cálculo de um ano para o seguinte (periodicidade de projeção igual a 1).

A taxa de mortalidade da classe j , com indivíduos de idades de j a $j+n$ é igual a média geométrica das taxas de mortalidade nessas idades:

$$M_{j \text{ a } j+n} = \left(\prod_{x=j}^{j+n} TRM_x \right)^{1/n} \quad (9.16)$$

A taxa de transição da classe j para a classe $j+1$ é igual ao número de indivíduos da primeira idade da classe seguinte, $j+1$, a dividir pelo número total de indivíduos da classe j . A primeira idade da classe $j+1$ é $j+n+1$ e o seu número é:

$$y_{j+n+1} = y_0 R_i^{\exp(-c(j+n+1))-1}, \quad i=-2, -3 \quad (9.17)$$

pelo que

$$T_j = \frac{y_{j+n+1}}{\sum_{x=j}^{j+n} y_x} \quad (9.18)$$

Finalmente, para a taxa de permanência da classe j temos:

$$P_j = 1 - M_j - T_j \quad (9.19)$$

Por comodidade de leitura, omitimos o índice i da variável y , nas equações (9.17) e (9.18).

Vou agora apresentar um exemplo de aplicação das equações anteriores e estabelecer os valores de P , T e M para uma população de lince ibérico, recorrendo ao Scilab.

Recapitulemos da secção 8.7. A matriz de estádios tem quatro classes: classe 1: Fêmeas recém-nascidas até à idade de 1 ano; classe 2: Fêmeas de idade de 1 a 2 anos; classe 3: Fêmeas reprodutoras, com idades de 2 a 9 anos; classe 4: Fêmeas na fase pós-reprodutora. A periodicidade das projeções é anual.

Depois de limpar a memória, começamos por introduzir a informação indispensável.

```
clear
```

```
//Parâmetros da dinâmica do lince
```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

```

r=9.773;c=0.392;
//Períodicidade da projecção
h=1;
//Longevidade da espécie
w=13;

//número inicial de indivíduos para fins de simulação
n0= 1000/w;
//Valor final da densidade
f=n0/r;

```

Passamos a definir as idades em cada classe.

```

//Idades em cada classe
t1=(0:0.1:0.9);
t2=(1:0.1:1.9);
t3=(2:0.1:8.9);
t4=(9:0.1:12.9);
a1=size(t1);a1=a1(2);n1=1/a1;
a2=size(t2);a2=a2(2);n2=1/a2;
a3=size(t3);a3=a3(2);n3=1/a3;
a4=size(t4);a4=a4(2);n4=1/a4;

```

Vamos aplicar a equação (9.16).

```

//mortalidades médias para periodicidade 1 ano
m1=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t1)))^n1;m2=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t2)))^n2;
m3=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t3)))^n3;m4=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t4)))^n4;

M=[m1,m2,m3,m4];

```

Vamos criar uma população hipotética para poder aplicar a equação (9.18). Exibimos os números de indivíduos, em cada classe, na população criada.

```

//frequências das classes é igual a soma dos indivíduos com as idades das classes
f1=sum(f*r^exp(-c*t1));f2=sum(f*r^exp(-c*t2));f3=sum(f*r^exp(-c*t3));
f4=sum(f*r^exp(-c*t4));

//obter valores inteiros
F=floor([f1,f2,f3,f4]/10);
disp(F)

```

55. 29. 82. 32.

Saída do Scilab

Aplicamos a equação (9.18), e exibimos as taxas de transição das classes.

```

//frequências da primeira idade da classe seguinte/f*h=fração transita
t21=t2(1);t31=t3(1);t41=t4(1);t51=13;
ft1=h*(f*r^exp(-c*t21))/F(1);ft2=h*(f*r^exp(-c*t31))/F(2);ft3=h*(f*r^exp(-c*t41))/F(3);
ft4=h*(f*r^exp(-c*t51))/F(4);

```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

```
//nas classes 1 e 2 como só têm 1 ano, T+M=1
T=[1-m1,1-m2,ft3,ft4];
disp(T)
```

```
0.2509003  0.4938302  0.1026327  0.2494244
```

Saída do Scilab

É altura de aplicar a equação (9.19), e exibimos as taxas de permanência das classes, e exibí-las.

```
//Fração que permanece na classe
p1=0;p2=0;p3=1-m3-ft3;p4=1-m4-ft4;

P=[p1,p2,p3,p4];
disp(P)
```

```
0.  0.  0.7918503  0.7383581
```

Saída do Scilab

Reunimos os cálculos feitos numa tabela , cujas colunas, da esquerda para direita são: identificação da classe, frequência ou número de indivíduos na classe, taxas de permanência, transição e mortalidade, idade inicial de cada classe.

```
//idin=ano inicial da classe
Cl=1:4;idin=[0,1,2,9];
resumo=[Cl;F;P;T;M;idin];
disp([' Cl  F      P      T      M      idin'])
disp(resumo')
```

Cl	F	P	T	M	idin
1.	55.	0.	0.2509003	0.7490997	0.
2.	29.	0.	0.4938302	0.5061698	1.
3.	82.	0.7918503	0.1026327	0.1055170	2.
4.	32.	0.7383581	0.2494244	0.0122175	9.

Saída do Scilab

Dispondo desta informação vamos construir a matriz de projeção e exibí-la. O valor de f_3 é estabelecido de modo a obter-se $\lambda_1=1$.

```
//Construir a matriz de projeção com lamdda1=1
//a que corresponde F3=1,68
a=[0 0 1.68 0;T(1) 0 0 0;0 T(2) P(3) 0;0 0 T(3) P(4)];
disp('Matriz de Leslie')
disp(a)
```

Matriz de Leslie

0.	0.	1.68	0.
0.2509003	0.	0.	0.
0.	0.4938302	0.7918503	0.
0.	0.	0.1026327	0.7383581

Saída do Scilab

Podemos agora fazer a análise da matriz e por fim mostrá-la.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

```

valpr=spec(a);
[ab,x,bs]=bdiag(a,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:))';
s=w1*v1';
VR=w1*1/w1(1,1);
eee=v1/sum(v1);
h=gsort(spec(a));
el=s.*a/h(1,1);
disp("Valores próprios")
disp(h)
disp("Valor reprodutivo")
disp(VR)
disp("Distribuição etária estável")
disp(eee)
disp("Sensibilidade do valor próprio dominante")
disp(s)
disp("Elasticidade do valor próprio dominante")
disp(el)

```

Valores próprios

```

1.0000042 ←  $\lambda_1$ 
0.7383581
- 0.1040769 + 0.4442102i
- 0.1040769 - 0.4442102i

```

Valor reprodutivo

```

1.
3.985664
8.0709532
0.

```

Distribuição etária estável

```

0.4808554
0.1206462
0.2862246
0.1122738

```

Sensibilidade do valor próprio dominante

```

0.1469689  0.0368744  0.0874819  0.0343154
0.5857688  0.1469689  0.3486734  0.1367698
1.1861794  0.2976115  0.7060621  0.2769583
0.         0.         0.         0.

```

Elasticidade do valor próprio dominante

```

0          0          0.1469689  0
0.1469689  0          0          0

```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

0	0.1469689	0.5590932	0
0	0	0	0

Façamos uma projeção, por 50 anos, da população inicial do lince, utilizando a matriz estabelecida. Depois, fazemos o gráfico da projeção das classes.

```
//Fazer uma projeção com a matriz de Leslie
//População inicial
p=[10 30 60 12];
//vetor para guardar as projeções
P=[p'];
for i=1:50
    p=a*p';
    p=p';
    P=[P p'];
end
xset('window',1)
clf
plot(P')
xset('window',1)
clf
plot(P')
xtitle(' ','Anos','Frequências das classes')
legend(['Nascidos';'Juvenis';'Adultos';'Senis'])
```

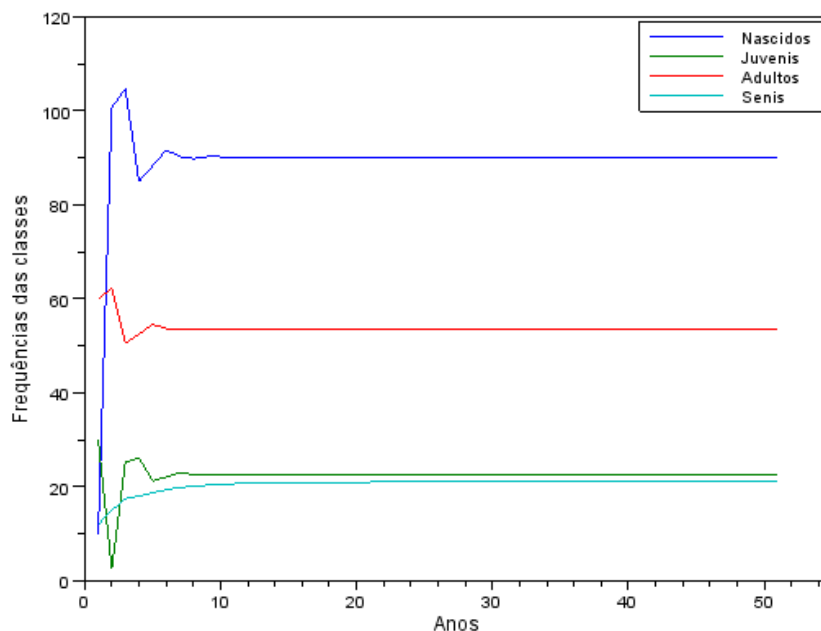


Figura 9.2. Projeção da população de lince ibérico com a matriz estabelecida. Para mais pormenores ver o texto

Uso a notação dos vetores criados no programa. A fecundidade dos adultos férteis ($f(3)$) pode ser estimada do seguinte modo. Os indivíduos que estão na classe II, $F(2)$, são os que

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

transitaram da classe I. Isto é, $F(2)=F(1) \times T(1)$. Mas $F(1)$ =taxa de fecundidade de $F(3)$, $f(3) \times F(3)$. Pelo que se obtém:

$$f(3) = F(2)/(F(3) \times T(1)) \quad (9.20)$$

Dado todo o processamento numérico que conduziu aos vetores P, T e M, o valor não é rigorosamente exato, e pelo que apurei através de vários exercícios simulatórios o erro mais frequente é por defeito. Para complemento desta explanação ver o apêndice no fim deste capítulo.

No capítulo anterior, recorrendo à biblioteca **popbio**, nós analisámos, no R, a matriz duma população de linco, em que ela crescia exponencialmente ($\lambda_1=1,03$), por isso ocorrem diferenças entre os resultados então obtidos e os respeitantes a uma matriz em que $\lambda_1=1$. Tente interpretar as diferenças.

Uma listagem para obter os valores de T, P e M, para uma população de carvalhos (*Quercus robur*) é a seguinte:

```
>#© L. S. Barreto, 2013
> # Parâmetros da dinâmica do carvalho roble
> #a<-número de anos em cada classe
> #h<-periodicidade de projecção;
> #longevidade da espécie assumida
> #Parâmetros da eq. de Gompertz
> #10 anos de idade escalonada para os 0 anos
> #para simplificar a escrita das equações
> #árvore mais idosa tem 199 anos (189=199-10)
>
> r<-125.9635;c<-0.041
> a<-25;b<-a-1;h<-5;w<-189
> #número inicial de indivíduos para fins de simulação
> n0<- 10000/w;
> #Valor final da densidade
> f<-n0/r;
> #anos em cada classe
> t1<-10:14;t2<-15:39;t3<-40:64;t4<-65:89;t5<-90:114;t6<-115:139;t7<-140:164;t8<-165:189
> #mortalidades médias para periodicidade a
> m1<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t1)))^(1/a);m2<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t2)))^(1/a)
> m3<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t3)))^(1/a);m4<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t4)))^(1/a)
> m5<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t5)))^(1/a);m6<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t6)))^(1/a)
> m7<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t7)))^(1/a);m8<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t8)))^(1/a)
> M<-c(m1,m2,m3,m4,m5,m6,m7,m8)
> M
[1] 0.9133291180 0.3276992593 0.1175773359 0.0421863325 0.0151363070
[6] 0.0054308535 0.0019485710 0.0006991404
>
> #frequências das classes
> f1<-sum(f*r^exp(-c*t1));f2<-sum(f*r^exp(-c*t2));f3<-sum(f*r^exp(-c*t3))
> f4<-sum(f*r^exp(-c*t4));f5<-sum(f*r^exp(-c*t5));f6<-sum(f*r^exp(-c*t6))
> f7<-sum(f*r^exp(-c*t7));f8<-sum(f*r^exp(-c*t8))
> F<-floor(c(f1,f2,f3,f4,f5,f6,f7,f8))
> F
[1] 2725 63 19 13 11 10 10 10
>
> #frequências da primeira idade da classe seguinte/f*h=fração transita
```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

```

> t21<-t2[1];t31<-t3[1];t41<-t4[1];t51<-t5[1];t61<-t6[1];t71<-t7[1];t81<-t8[1];t9<-70
> ft1<-h*(f*r^exp(-c*t21))/f1;ft2<-h*(f*r^exp(-c*t31))/f2;ft3<-h*(f*r^exp(-c*t41))/f3
> ft4<-h*(f*r^exp(-c*t51))/f4;ft5<-h*(f*r^exp(-c*t61))/f5;ft6<-h*(f*r^exp(-c*t71))/f6
> ft7<-h*(f*r^exp(-c*t81))/f7;ft8<-h*(f*r^exp(-c*t9))/f8
> T<-c(ft1,ft2,ft3,ft4,ft5,ft6,ft7,ft8)
> T
[1] 0.01052847 0.08506790 0.15145282 0.18166871 0.19330824 0.19758443 0.19913143
[8] 0.26215893
>
> #Fração que permanece na classe
> p1<-1-m1-ft1;p2<-1-m2-ft2;p3<-1-m3-ft3;p4<-1-m4-ft4;p5<-1-m5-ft5
> p6<-1-m6-ft6;p7<-1-m7-ft7;p8<-1-m8-ft8
> P<-c(p1,p2,p3,p4,p5,p6,p7,p8)
> P
[1] 0.07614242 0.58723284 0.73096984 0.77614496 0.79155546 0.79698472 0.79892000
[8] 0.73714193
>
> Cl<-floor(c(1:8));idin<-c(0,25,50,75,100,125,150,175)
> resumo<-cbind(Cl,F,P,T,M,idin)
> resumo
  Cl F      P      T      M idin
[1,] 1 2725 0.07614242 0.01052847 0.9133291180 0
[2,] 2 63 0.58723284 0.08506790 0.3276992593 25
[3,] 3 19 0.73096984 0.15145282 0.1175773359 50
[4,] 4 13 0.77614496 0.18166871 0.0421863325 75
[5,] 5 11 0.79155546 0.19330824 0.0151363070 100
[6,] 6 10 0.79698472 0.19758443 0.0054308535 125
[7,] 7 10 0.79892000 0.19913143 0.0019485710 150
[8,] 8 10 0.73714193 0.26215893 0.0006991404 175

```

9.4 Modelo de Equações Diferenciais

A Informação atrás gerada também nos permite estabelecer um modelo de equações diferenciais para a dinâmica das classes de uma população estruturada.

Usemos uma analogia com uma conta bancária. Se tivermos no início de um mês 1000 € numa conta, e durante o mês depositarmos 100 € e levantarmos 70 €, o saldo no fim do mês será igual aos 1000 € mais o balanço dos depósitos e levantamentos, isto é, mais (100-70=) 30 €. Teremos um novo saldo de 1030 €.

É possível utilizar este raciocínio para estabelecer um modelo de equações diferenciais para uma população estruturada. A figura 8.14 diz-nos que para uma classe j ($j > 1$) os depósitos são os indivíduos que transitam da classe anterior ($T_{j-1}y_{j-1}$), e os levantamentos são a soma dos indivíduos que transitam para a classe seguinte mais os que morrem ($(T_j + M_j)y_j$). Assim, conclui-se que a equação diferencial de qualquer classe que não seja a primeira é dada por:

$$\frac{dy_j}{dt} = T_{j-1}y_{j-1} - (T_j + M_j)y_j \quad (9.21)$$

A equação diferencial da classe 1 é dada por

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

$$\frac{dy_1}{dt} = C - (T_1 + M_1)y_1 \quad (9.22)$$

Em que C representa o número de indivíduos nascidos. Quando se alcança a estrutura estável, a derivada é zero e por isso tem-se aqui $C = (T_1 + M_1)y_1$.

Na sequência dos cálculos dos comandos anteriores do Scilab, vamos aplicar os valores obtidos de P, T e M para estabelecer o modelo de equações diferenciais da população de lince.

Vamos fazer C igual ao último valor de y_1 estimado pela projeção com a matriz estabelecida. A população inicial será a mesma para podermos comparar as duas projeções. O modelo estabelecido, escrito como cadeia de caracteres é o seguinte, em linguagem Scilab:

```
//Modelo de equações difrenciais ordinárias (EDO)
//a partir da caracterização da dinâmica das classes feita
```

```
y=[];
dy1='int(p(1))-(T(1)+M(1))*y(1)';
dy2='T(1)*y(1)- (T(2)+M(2))*y(2)';
dy3='T(2)*y(2)- (T(3)+M(3))*y(3)';
dy4='T(3)*y(3)- (T(4)+M(4))*y(4)';
```

Obtenhamos agora a solução numérica do sistema de equações diferenciais:

```
//Solução-----

deff("yprim=f(t,y)",...
["yprim1=eval(dy1)";..
"yprim2=eval(dy2)";..
"yprim3=eval(dy3)";..
"yprim4=eval(dy4)";..
"yprim=[yprim1;yprim2;yprim3;yprim4]"]);
y0=[10 30 60 12];
t0=0;
t=0:50;
[M]=(matrix(ode(y0,t0,t,f),4,51));
M=[y M];

TT=[];
//Tamanho total
for i=1:51
    TT=[TT sum(M(i,:))];
end

//Gráficos
xset('window',2)
clf
subplot(2,1,1)
plot(M)
xtitle('EDO. Frequências das classes','Anos','Frequências')
legend(['Nascidos';'Juvenis';'Adultos';'Senis'])
subplot(2,1,2)
xtitle('População total','Anos','Número')
```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

`plot(TT)`

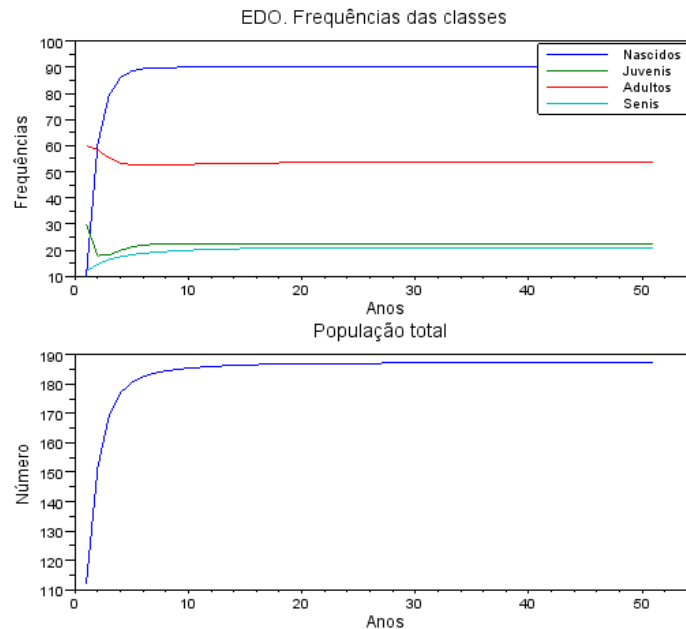


Figura 9.3. Dinâmica da população estruturada de lince ibérico, simulada com o sistema de EDO estabelecido

```
disp('População final do modelo matricial')
disp(p)
disp('População final do modelo das EDO')
disp(M(51,:))
disp('Média dos desvios absolutos dos valores das classes (204 comparações)')
disp(mean(abs(P'-M)))
```

A comparação entre a projeção com o modelo matricial e a solução do sistema de EDO é expressa assim, na saída do Scilab:

População final do modelo matricial

```
90.232326  22.63922  53.709942  21.068133
```

População final do modelo das EDO

```
90.  22.581024  53.572805  21.014466
```

Média dos desvios absolutos dos valores das classes (204 comparações)

```
0.7303868
```

Como se vê as duas projeções são equivalentes. Os gráficos associados ao sistema de EDO inserem-se na figura 9.3.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Em Barreto (2010, 2011) mostrei que simulações de povoamentos florestais puros e estruturados, ditos irregulares ou jardinados na terminologia florestal, baseadas na minha teoria revelam que as classes de idade ocupam todas o mesmo espaço, como se exhibe no quadro 9.1, obtido com o simulador da caixa 7.1 de Barreto(2010).

Quadro 9.1. População estruturada de pinheiro bravo, ocupando um hectare. As colunas, da esquerda para a direita são: frequência das classes (número de árvores da classe por ha), estrutura etária estável (eee), diâmetros médios à altura do peito, alturas médias, volumes em pé, volume da árvore média, área basal da classe (soma das áreas dos troncos à altura do peito), área ocupada pela árvore média, área ocupada pelas árvores da classe. Dada a simetria tempo-espaço entre uma pinhal regular e um jardinado, a constância das áreas basais e das áreas ocupadas pelas classes era antecipada. Como as árvores da primeira classe estão sobre o coberto das outras a área do hectare é dividida por oito e cada classe deve ocupar 1250 m². Devido aos erros de processamento numérico ocorre uma discrepância de 16 m² (1266). A estrutura não revela qualquer inconsistência

y ₋₂	Idade inicial	eee	Dap, cm	Altura média, m	m ³ /classe	m ³ /árvore	Área basal, m ² /classe	m ² /árvore	m ² /classe
471	0	0,446	10,18	7,747	15,947	0,034	3,841	2,682	0
177	10	0,168	16,74	12,743	25,276	0,142	3,913	7,124	1265,92
99	21	0,094	22,49	17,119	33,495	0,338	3,940	12,770	1266,09
69	31	0,066	26,84	20,425	39,764	0,570	3,950	18,134	1266,19
56	41	0,053	29,84	22,713	44,137	0,781	3,954	22,405	1266,25
49	51	0,047	31,82	24,216	47,026	0,945	3,955	25,460	1266,29
46	61	0,043	33,08	25,173	48,871	1,062	3,956	27,508	1266,31
43	71	0,041	33,86	25,770	50,027	1,139	3,956	28,828	1266,32
42	81	0,040	34,35	26,139	50,741	1,188	3,956	29,659	1266,33

A igualdade da área ocupada pelas classes de idade, em florestas estruturadas, foi observada por vários florestais do fim do século XIX, lidando com florestas pouco perturbadas, tais com Burel (1888), Perona (1885) e Puton (1890).

Uma questão em aberto é saber qual o espaço ocupado pelos recursos utilizados por cada idade, em populações de organismos não fixos.

Em Barreto (2010:secção 8.3), mostro a simetria espaço-tempo entre uma coorte de árvores e uma população estruturada de uma espécie arbórea.

9.4.1 Um Segundo Exemplo: o Grande Kudo Africano

Owen-Smith (2007:83-100) apresenta um simulador para um antílope africano, conhecido por grande kudo (*Tragelaphus strepsicerus*), baseado no seu estudo de uma década, dedicado a esta espécie. O modelo deste investigador e académico sul-africano inclui um nível de pormenor que não reproduzimos. Aproveitei saídas que obtive com este simulador para estimar os parâmetros característicos da espécie. Para a sobrevivência de uma coorte de kudos grandes obtive a seguinte equação:

$$y_{-2t} = y_{-2f} 27,742^{\exp(-0,113t)} \quad (9.23)$$

A longevidade da espécies é assumida como sendo de 15 anos. São consideradas quatro classes:

1. Nascidas: fêmeas de 0 a 1 ano;
2. Juvenis: de 1 a 2 anos;

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

3. Adultas jovens: dos 2 aos 6 anos;
4. Adultas: mais de 6 anos.

Alistagem do simulador KUDO é a seguinte:

Caixa 9.3. Simulador KUDO

```
//Simulador KUDO
//© L. S. Barreto, 2013
// Parâmetros da dinâmica do kudo
//a partir de Owen-Smith (2007)
//a=número de anos em cada classe
//h=periodicidade de projecção;
//w=longevidade da espécie assumida
//Parâmetros da eq. de Gompertz
//Cf Barreto(2004:Quadro 5.3)
//Leslie 4 classes dt=0.1 ano
clear
r = 27.742; c = 0.113;//parâmetros do kudu

h=1;//periodicidade das projeções
w=15;//idade máxima

//número inicial de indivíduos para fins de simulação
n0= 1000/w;
//Valor final da densidade
f=n0/r;

//idades das classes
t1=(0:0.1:0.9);
t2=(1:0.1:1.9);
t3=(2:0.1:5.9);
t4=(6:0.1:14.9);
//denominadores dos expoentes das
//médias geométricas da taxa de mortalidade
a1=size(t1);a1=a1(2);
a2=size(t2);a2=a2(2);
a3=size(t3);a3=a3(2);
a4=size(t4);a4=a4(2);

//mortalidades médias para periodicidade a
m1=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t1)))^(1/a1);m2=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t2)))^(1/a2);
m3=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t3)))^(1/a3);m4=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t4)))^(1/a4);
M=[m1,m2,m3,m4];
disp(['Mortalidades: ',string(M)])

//frequências das classes
f1=sum(f*r^exp(-c*t1));f2=sum(f*r^exp(-c*t2));f3=sum(f*r^exp(-c*t3));
f4=sum(f*r^exp(-c*t4));
```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.3. Continuação

```

F=floor([f1,f2,f3,f4]/10);
disp(['Frequências: ',string(F)])

//frequências da primeira idade da classe seguinte/f*h=fração transita
t21=t2(1);t31=t3(1);t41=t4(1);t51=15;
ft1=h*(f*r^exp(-c*t21))/F(1);ft2=h*(f*r^exp(-c*t31))/F(2);ft3=h*(f*r^exp(-c*t41))/F(3);
ft4=h*(f*r^exp(-c*t51))/F(4);
T=[1-m1,1-m2,ft3,ft4];
disp(['Transições: ',string(T)])

//Fração que permanece na classe
p1=0;p2=0;p3=1-m3-ft3;p4=1-m4-ft4;
P=[p1,p2,p3,p4];
disp(['Permanências: ',string(P)])

//Quadro resumo
Cl=1:4;idin=[0,1,2,6];
resumo=[Cl;F;P;T;M;idin];
disp([' Cl F      P      T      M      idin'])
disp(resumo')

//*****
//Matriz de Leslie e sua análise
//*****
a=[0 0 0.7 0.9;T(1) 0 0 0;0 T(2) P(3) 0;0 0 T(3) P(4)];
disp('Matriz de Leslie')
disp(a)
[ab,x,bs]=bdiag(a,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:));
s=w1*v1';
VR=w1*1/w1(1,1);
eee=v1/sum(v1);
h=gsort(spec(a));
el=s.*a/h(1,1);
disp("Valores próprios")
disp(h)
disp("Valor reprodutivo")
disp(VR)
disp("Distribuição etária estável")
disp(eee)
disp("Sensibilidade do valor próprio dominante")
disp(s)
disp("Elasticidade do valor próprio dominante")
disp(el)

```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.3. Continuação

```

//Projeção com a matriz
clf
p=[1 3 5 7];
P=[p'];
for i=1:55
    p=a*p';
    p=p';
    P=[P p'];
end
plot(P')
xtitle(' ','Anos','Frequências')
legend(['Nascidas';'Juvenis';'Adultas jovens';'Adultas'],2)

//*****
//Modelo de equações diferenciais ordinárias (EDO)
//*****
y=[];
dy1='int(p(1))-(T(1)+M(1))*y(1)';
dy2='T(1)*y(1)- (T(2)+M(2))*y(2)';
dy3='T(2)*y(2)- (T(3)+M(3))*y(3)';
dy4='T(3)*y(3)- (T(4)+M(4))*y(4)';

//Solução-----

deff("yprim=f(t,y)",...
["yprim1=eval(dy1)",...
"yprim2=eval(dy2)",...
"yprim3=eval(dy3)",...
"yprim4=eval(dy4)",...
"yprim=[yprim1;yprim2;yprim3;yprim4]"])
y0=[10 30 600 12];
t0=0;
t=0:50;
[M]=(matrix(ode(y0,t0,t,f),4,51))';
M=[y M];

TT=[];
//Tamanho total
for i=1:51
    TT=[TT sum(M(i,:))];
end

```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.3. Conclusão

```
//Gráficos
xset('window',1)
clf
subplot(2,1,1)
plot(M)
xlabel('EDO. Frequências das classes','Anos','Frequências')
legend(['Nascidas';'Juvenis';'Adultas jovens';'Adultas'])
subplot(2,1,2)
xlabel('População total','Anos','Número')

plot(TT)
disp('População final do modelo matricial')
disp(p)
disp('População final do modelo das EDO')
disp(M(51,:))
```

A saída escrita do simulador é a seguinte:

!Mortalidades: 0.3568766 0.3187446 0.2403004 0.115283 !

!Frequências: 56 40 85 65 !

!Transições: 0.6431234 0.6812554 0.1527333 0.0680482 !

!Permanências: 0 0 0.6069662 0.8166688 !

	Cl	F	P	T	M	idin
1.	56.	0.		0.6431234	0.3568766	0.
2.	40.	0.		0.6812554	0.3187446	1.
3.	85.	0.6069662	0.1527333	0.2403004		2.
4.	65.	0.8166688	0.0680482	0.115283		6.

Matriz de Leslie

0.	0.	0.7	0.9
0.6431234	0.	0.	0.
0.	0.6812554	0.6069662	0.
0.	0.	0.1527333	0.8166688

Valores próprios

1.0746585
 0.6176520
 - 0.1343378 + 0.5182288i
 - 0.1343378 - 0.5182288i

Valor reprodutivo

1.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

1.6709989
2.6359468
3.4885114

Distribuição etária estável

0.3348711
0.2004018
0.2919116
0.1728155

Sensibilidade do valor próprio dominante

0.1639857	0.0981364	0.1429485	0.0846274
0.2740200	0.1639857	0.2388668	0.1414124
0.4322577	0.2586822	0.3768047	0.2230734
0.5720661	0.3423498	0.4986776	0.2952238

Elasticidade do valor próprio dominante

0	0	0.0931123	0.0708734
0.1639857	0	0	0
0	0.1639857	0.2128190	0
0	0	0.0708734	0.2243504

População final do modelo matricial

375.22474 224.55116 327.08835 193.64067

População final do modelo das EDO

375. 241.17128 418.0283 348.20672

As estruturas da população são diferentes porque a matriz utilizada revela $\lambda_1 > 1$ (1,0746585), e não $\lambda_1 = 1$. Obtemos também as duas janelas de gráficos que se inserem abaixo.

9.5 Usando a Biomassa em Vez do Número de Indivíduos

Na análise das duas últimas secções usámos o número de indivíduos na tradição da demografia clássica, digamos assim. Ora o impacte, nas cadeias alimentares, de um recém-nascido ou de um jovem é diferente da de um adulto. Por isso, do ponto de vista do funcionamento da comunidade é mais relevante expressar a estrutura da população em termos de biomassa. Para fazer isto, em consonância com o exposto nos capítulos 2, 6 e 7 (caixa 7.1), vamos substituir a variável y_2 pela variável $y_{0.67}$. Isto implica, nas instruções para o Scilab, usar $r=9.773^{(0.666667/-2)}$ no lugar de $r=9.773$. Feito isto, o resto das instruções são as mesmas, podendo-se alterar a estrutura da população inicial, para conferir mais verisimilitude a esta. No nosso exemplo hipotético, vamos utilizar o quilograma como unidade de biomassa.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

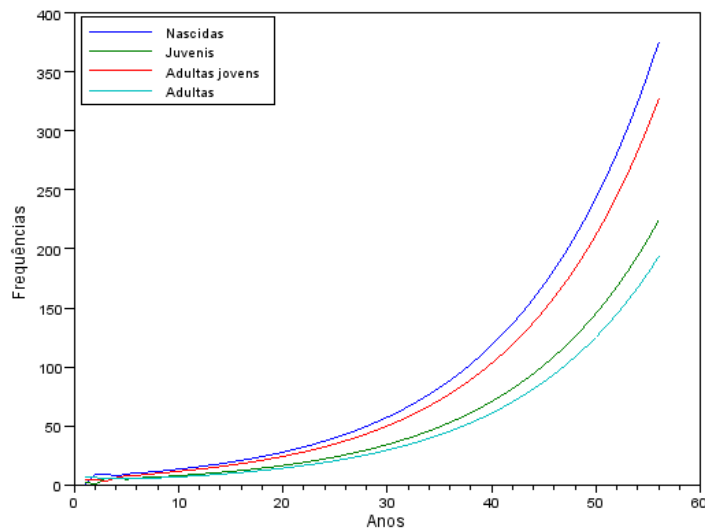


Figura 9.4. Simulação da população de fêmeas do kudo grande, com o modelo matricial

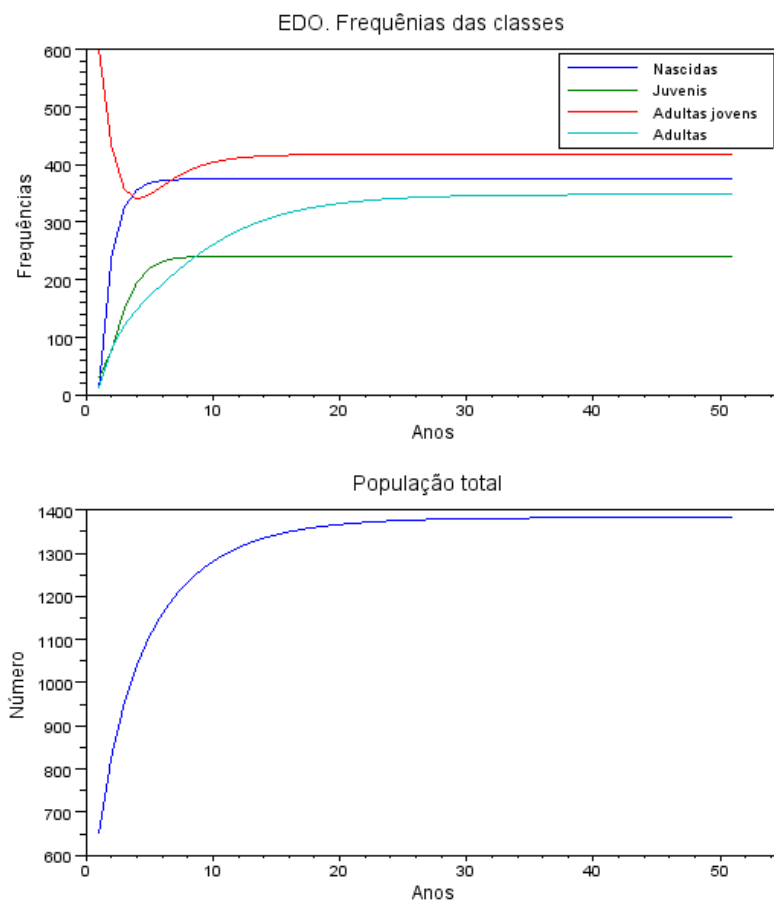


Figura 9.5. Simulação da população de fêmeas do kudo grande, com o modelo de equações diferenciais

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Vou apresentar, conjuntamente e para efeitos comparativos, os resultados da análise ‘Números’, a já elaborada, e esta nova análise que será referida por ‘Biomassas’.

Quadro 9.2. Parâmetros da dinâmica das classes

Números			Biomassas		
P	T	M	P	T	M
0	0,2509003	0,7490997	0	0,7503001	0,2496999
0	0,4938302	0,5061698	0	0,8312767	0,1687233
0,7918503	0,1026327	0,1055170	0,807764	0,1570637	0,0351723
0,7383581	0,2494244	0,0122175	0,7440829	0,2518445	0,0040725

Quadro 9.3. Matrizes de Leslie

Números				Biomassas			
0	0	1,68	0	0	0	0,30822	0
0,2509003	0	0	0	0,7503001	0	0	0
0	0,4938302	0,7918503	0	0	0,8312767	0,807764	0
0	0	0,1026327	0,7383581	0	0	0,1570637	0,7440829

Quadro 9.4. Valores próprios, reprodutivos e distribuição etária estável

Valores próprios das matrizes				
Números	1,0000042	0,7383581	- 0,1040769 + 0,4442102i	- 0,1040769 – 0,4442102i
Biomassas	1,0000021	0,7440829	- 0,0961191 + 0,4277846i	- 0,0961191 – 0,4277846i
Valores reprodutivos				
Números	1	3,985664	8,0709532	0
Biomassas	1	1,3328029	1,6033238	0
Distribuição etária estável				
Números	0,4808554	0,1206462	0,2862246	0,1122738
Biomassas	0,1431448	0,1074013	0,4644252	0,2850287

Quadro 9.5. Matrizes das sensibilidades dos valores próprios dominantes

Números				Biomassas			
0,1469689	0,0874819	0,0368744	0,0343154	0,1388524	0,1041807	0,4504987	0,2764817
0,5857688	0,1469689	0,3486734	0,1367698	0,1850629	0,1388524	0,6004259	0,3684956
1,1861794	0,2976115	0,7060621	0,2769583	0,2226254	0,1670355	0,7222952	0,4432897
0	0	0	0	0	0	0	0

Quadro 9.5. Matrizes das elasticidades dos valores próprios dominantes

Números				Biomassas			
0	0	0,1469689	0	0	0	0,1388524	0
0,1469689	0	0	0	0,1388524	0	0	0
0	0,1469689	0,5590932	0	0	0,1388524	0,5834428	0
0	0	0	0	0	0	0	0

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

A utilização de unidades diferentes e, sobretudo, o fato de tanto um jovem como um adulto contarem cada um uma unidade, quanto se trata de medir as populações em termos de indivíduos existentes, mas um lince adulto pesar cerca de 20 vezes mais que um recém-nascido justificam as diferenças numéricas encontradas entre as abordagens 'Números' e 'Biomassas'. Só as elasticidades dos valores próprios dominantes, insensíveis às unidades utilizadas, são comparáveis (quadro 9.5), sendo as pequenas discrepâncias devidas aos erros de arredondamento nos cálculos dos algoritmos utilizados.

Completei o exercício 'Biomassas' com os mesmos cálculos e gráficos que fiz para o exercício 'Números'. A população inicial utilizada foi a seguinte: [10, 30, 60, 12]. Eis as saídas finais, do Scilab :

População final do modelo matricial

20.300113 15.231144 65.862554 40.421396

População final do modelo das EDO

20. 15.006002 64.889786 39.824772

Média dos desvios absolutos dos valores das classes (204 comparações)

0.6696203

As duas simulações, mais uma vez, são virtualmente iguais.

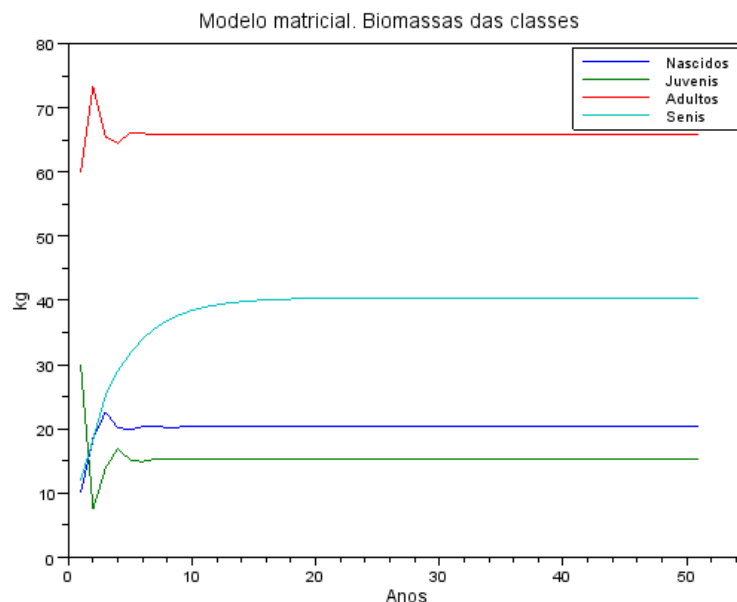


Figura 9.6. Projeção das biomassas da população de lince ibérico com a matriz estabelecida. Para mais pormenores ver o texto

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

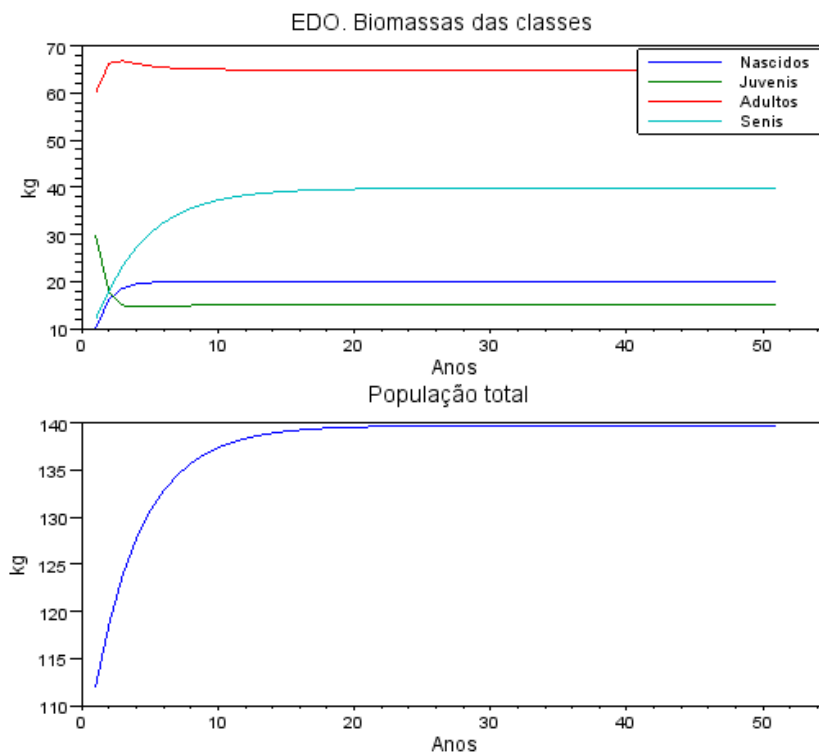


Figura 9.7. Dinâmica das biomassas da população estruturada de lince ibérico, simulada com o sistema de EDO estabelecido

Obtive também os gráficos das figuras 9.6 e 9.7.

Por fim, vamos comparar os dois sistemas de equações diferenciais. Os indivíduos das classes 1 a 4 (número e biomassa das classes) representam-se respetivamente por y_1 , y_2 , y_3 e y_4 .

Lembremos ainda notação já introduzida (secção 1.6): $y' = dy/dt$.

O sistema de equações diferenciais para a modelação do número de indivíduos nas classes é:

$$\begin{aligned} y_1' &= 90 - y_1 \\ y_2' &= 0,2509003 y_1 - y_2 \\ y_3' &= 0,4938302 y_2 - 0,2081497 y_3 \\ y_4' &= 0,1026327 y_3 - 0,2616419 y_4 \end{aligned}$$

Por seu lado, as equações diferenciais para as biomassas das classes são:

$$\begin{aligned} y_1' &= 20 - y_1 \\ y_2' &= 0,7503001 y_1 - y_2 \\ y_3' &= 0,8312767 y_2 - 0,192236 y_3 \\ y_4' &= 0,1570637 y_3 - 0,2559171 y_4 \end{aligned}$$

As diferenças entre as constantes dos dois sistemas refletem as do quadro 9.2, como seria de esperar. Os valores 90 e 20 são opções de simulação.

Em benefício da completude, na figura 9.8, insiro uma simulação estocástica do modelo

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

de EDO, para o lince ibérico, obtido no R, recorrendo à biblioteca GillespieSSA (ver secção 6.12) e à listagem seguinte:

```
library(GillespieSSA)
rm()
parms <- c( c=0.392, b1=281, b2=152, b3=479, b4=87)
x0 <- c(N1=300, N2=200, N3=399, N4=77)
a <- c("c*N1*log(b1)", "c*N1*log(N1)", "c*N2*log(b2)", "c*N2*log(N2)", "c*N3*log(b3)",
" c*N3*log(N3)", "c*N4*log(b4)", "c*N4*log(N4)")
nu <- matrix(c(+1,-1,0,0,0,0,0,0,0,0,+1,-1,0,0,0,0,0,0,0,0,+1,-1,0,0,0,0,0,0,+1,-1),nrow=4,byrow=TRUE)
out <- ssa(x0,a,nu,parms,tf=100,method="D",maxWallTime=100,simName="Estádios da população de lince
ibérico")
split.screen(figs=c(1,2))
screen(1)
ssa.plot(out)
#out$data

tot<-out$data[,2]+out$data[,3]+out$data[,4]+out$data[,5];
screen(2)
plot(tot,type='l',main='População total')

s1<-c(summary(out$data[,2]), sd(out$data[,2]))
s1
s2<-c(summary(out$data[,3]), sd(out$data[,3]))
s2
s3<-c(summary(out$data[,4]), sd(out$data[,4]))
s3
s4<-c(summary(out$data[,5]), sd(out$data[,5]))
s4
s5<-c(summary(tot), sd(tot))
s5
```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

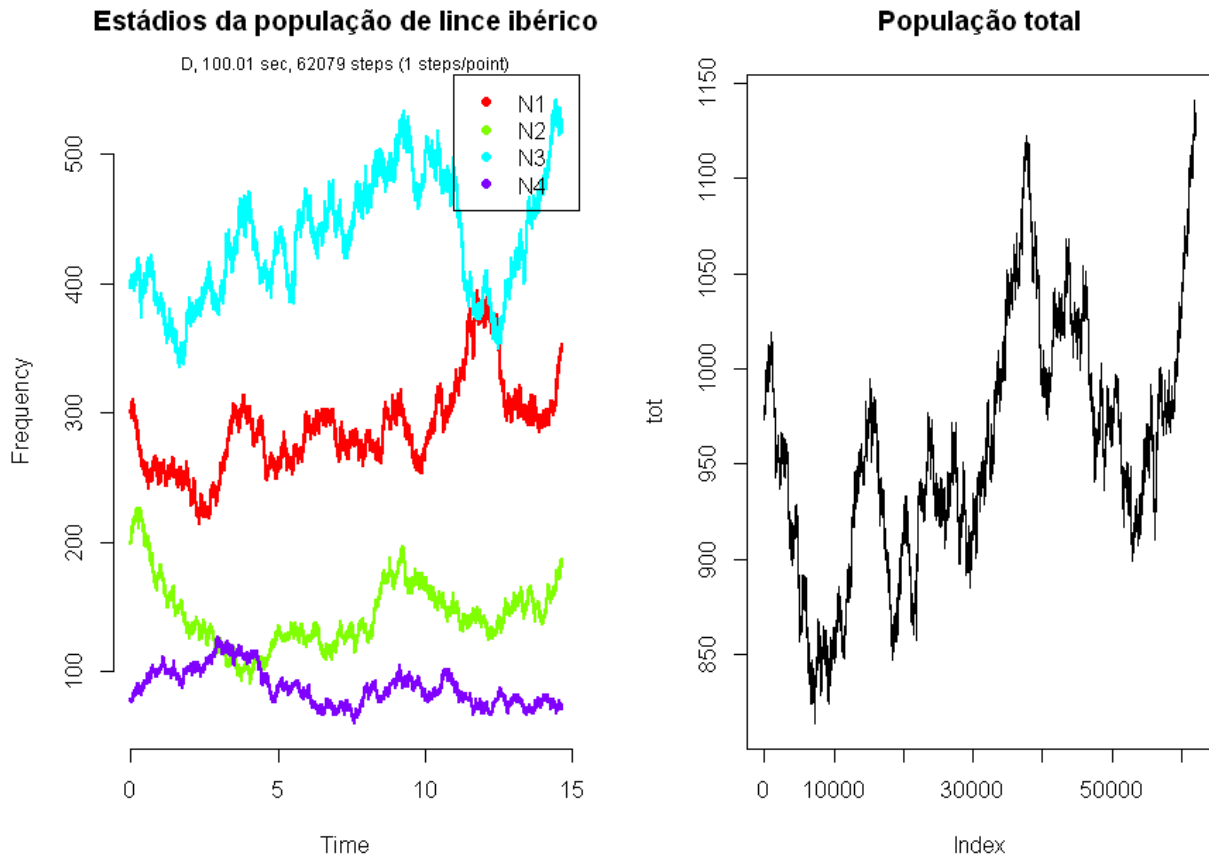


Figura 9.8. Simulação estocástica do modelo de EDO para o lince ibérico, no R, usando a biblioteca GillespieSSA. Refere-se ao número de indivíduos

A saída do programa caracteriza as séries de dados de cada estágio e da população total:

```
s1
  Min.      1st Qu.  Median    Mean      3rd Qu.    Max.
214.00000 265.00000 288.00000 288.80000 303.00000 394.00000 34.08588
> s2<-c(summary(out$data[,3]), sd(out$data[,3]))
> s2
  Min.      1st Qu.  Median    Mean      3rd Qu.    Max.
 91.00000 127.00000 141.00000 144.40000 161.00000 226.00000 25.88368
> s3<-c(summary(out$data[,4]), sd(out$data[,4]))
> s3
  Min.      1st Qu.  Median    Mean      3rd Qu.    Max.
335.00000 399.00000 438.00000 437.40000 474.00000 542.00000 46.24917
> s4<-c(summary(out$data[,5]), sd(out$data[,5]))
> s4
  Min.      1st Qu.  Median    Mean      3rd Qu.    Max.
 60.0000  76.0000  85.0000  87.2800  97.0000 127.0000 13.9218
> s5<-c(summary(tot), sd(tot))
> s5
  Min.      1st Qu.  Median    Mean      3rd Qu.    Max.
814.00000 918.00000 953.00000 957.90000 997.00000 1141.00000 64.37971
```

Desvio padrão

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

9.6 Modelação da Variação Intra Anual de uma Floresta Pura Estruturada

Esta secção beneficia de Barreto (2010:subsecção 8.5.4).

A modelação matricial de populações estruturadas oferece uma maneira simples de mudar de unidade de tempo. Vamos usá-la para passarmos do ano para o trimestre.

Em Barreto (2002), introduzi um modelo matricial para pinhais bravos jardinados de vocação não produtiva, mas sim protectora, já mencionada na secção 8.7, caracterizado da seguinte maneira:

- A população está estruturada em classes de 10 anos de amplitude;
- A amplitude da classe I vai dos 10 aos 19 anos;
- As árvores de idade igual e superior aos 80 anos já atingiram um estado de decrepitude que podem ser ignoradas para efeitos de modelação;
- A população dos pinhais bravos estrutura-se pois em sete classes de idade, dos 10 aos 79 anos.

A distribuição etária estável, em termos de proporções, é a seguinte:

Classe 1: 0,327184; classe 2: 0,18257; classe 3: 0,128589; classe 4: 0,10406; classe 5: 0,091579; classe 6: 0,084921; classe 7: 0,081095.

A matriz de Leslie para este povoamento, designada de matriz M, de periodicidade de 5 anos, é a matriz L5, introduzida na secção 8.7, e que se repete:

$$\begin{bmatrix} 0,423 & 0,2166 & 0,2734 & 0,3238 & 0,3238 & 0,3138 & 0,2878 \\ 0,3612 & 0,353 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4126 & 0,4145 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,4459 & 0,4493 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,4667 & 0,49 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4797 & 0,483 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4876 & 0,4897 \end{bmatrix}$$

Assumamos a seguinte estrutura etária estável (n° de árvores classe⁻¹ ha⁻¹): classe 1: 282, 2: 157; 3: 111; 4: 90; 5: 79; 6: 73; 7: 69.

Para alcançar o meu propósito de aumentar a resolução temporal das estruturas do pinhal estruturado, estabeleço uma matriz de projecção para cada trimestre, de tal modo que o produto das quatro matrizes seja igual à M, para no fim do ano as estruturas desagregadas e agregadas serem idênticas.

Vou estabelecer as frequências das classes em 1 de Janeiro (igual à de 31 de Dezembro do ano anterior), 1 de Abril (igual à de 31 de Março), 1 de Julho (igual à de 30 de Junho), 31 de Dezembro. Tenho pois que ter uma matriz para a transição de cada um destes períodos para o trimestre seguinte.

As minhas conjecturas sobre a dinâmica intra anual do número de árvores das classes do pinhal bravo jardinado são as seguintes:

CONJ 1. O número de árvores mantém-se estável de 1 de Janeiro a 1 de Abril.

CONJ 2. No período de 1 de Abril a 30 de Junho, as condições são favoráveis ao crescimento, os recursos abundam. Neste período, não só as árvores crescem bem, como também a competição se atenua, o auto-desbaste é menor, e ocorre uma sobre lotação do pinhal (existem mais árvores que as da estrutura estável). A floresta atravessa um estado *transiente*.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

CONJ3. De 1 de Julho a 30 de Setembro, as árvores continuam a ter algum crescimento, mas os recursos já não são tão abundantes, e como há um excesso anormal de árvores, a competição agudiza-se e o auto-desbaste é intenso. Assim, o número de árvores é reduzido.

CONJ4. De 1 de Outubro a 31 de Dezembro, a densidade mantém invariável.

A densidade constante, obtém-se recorrendo a uma matriz identidade de ordem 7 (I_7).

Este procedimento pode ser esquematizado de acordo com a figura 9.4.

As matrizes mencionadas na figura 9.9 implicam:

$$I_7 \times M_1 \times M_2 \times I_7 = \text{Matriz } M \quad (9.24)$$

ou seja:

$$M_1 \times M_2 = \text{Matriz } M \quad (9.25)$$

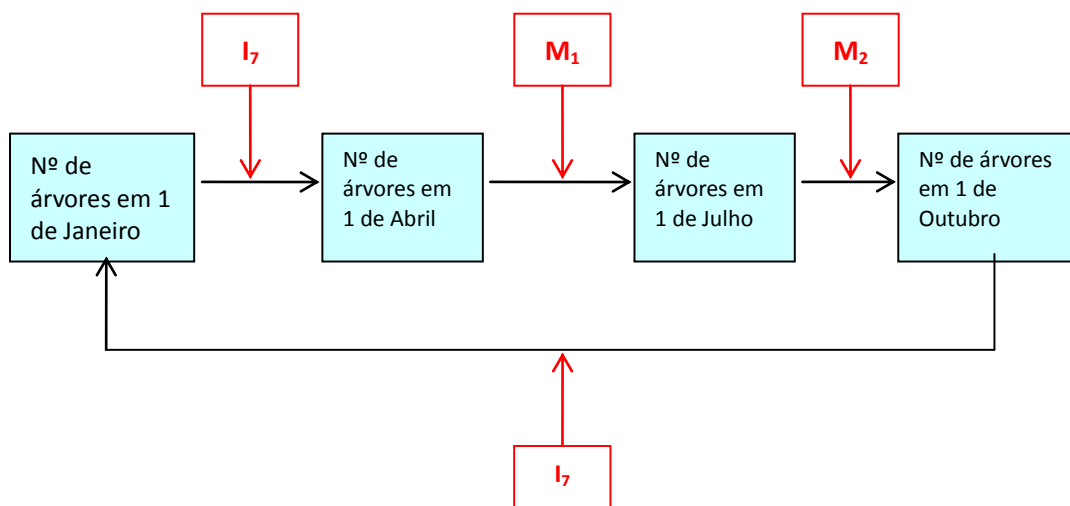


Figura 9.9. Estrutura da desagregação temporal da aplicação da matriz M

A minha estimação da matriz M_1 é a seguinte:

$$\begin{bmatrix} 1,124 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1,24 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1,124 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1,124 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1,124 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1,124 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1,124 \end{bmatrix}$$

A matriz M_2 é assim descrita:

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

$$\begin{bmatrix} 0,376 & 0,193 & 0,243 & 0,288 & 0,288 & 0,288 & 0,256 \\ 0,321 & 0,314 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,367 & 0,369 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,397 & 0,4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,415 & 0,418 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,427 & 0,43 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,434 & 0,436 \end{bmatrix}$$

Quando o povoamento exibe a sua estrutura estacionária atrás descrita, o número total de árvores por hectare, exibe a seguinte dinâmica:

861(1/Jan)→861(1/Abr)→**967**(1/Jul)→861(1/Out)→861(31/Dez)

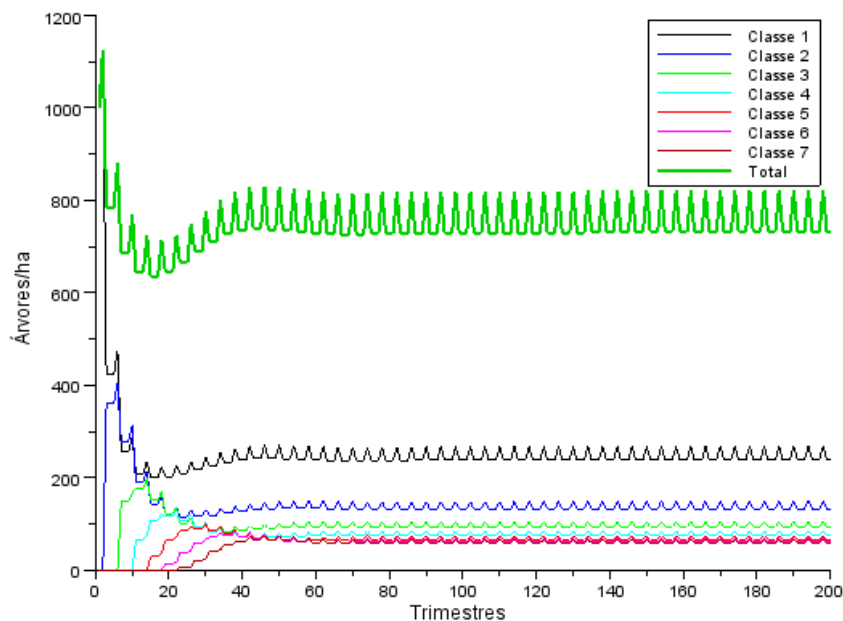


Figura 9.10. Gráfico gerado pelo programa *trimestre* com uma população inicial de 1000 árvores na classe 1. Gráfico formatado com os recursos da janela de gráficos do Scilab

Na caixa 9.4, exibo o programa *trimestre* que aplica o algoritmo acabado de descrever. Produz um gráfico que exibe as frequências de cada classe e o total das árvores do povoamento jardinado (figura 9.10). O Scilab tem um código numérico de cores e aplica-o em sequência às curvas que vai traçando no gráfico. A figura 9.10 tem oito representações de variáveis. À linha do total cabe a cor 8 que é o branco, por isso foi alterada para a cor verde (cor 15) e traço mais largo, como se exibe. Do mesmo modo, mudei a cor da linha amarela por ser pouco contrastante com o fundo branco.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.4. Programa trimestre

```

//Programa trimestre para a projecção
//trimestral de um pinhal bravo jardinado
Y=[];Z=[];
m1=[1.124      0      0      0      0      0      0;
0      1.124  0      0      0      0      0;
0      0      1.124  0      0      0      0;
0      0      0      1.124  0      0      0;
0      0      0      0      1.124  0      0;
0      0      0      0      0      1.124  0;
0 0 0 0 0 0 1.124];
m2=[0.376      0.193  0.243  0.288  0.288  0.288  0.256;
0.321  0.314  0      0      0      0      0;
0      0.367  0.369  0      0      0      0;
0      0      0.397  0.4      0      0      0;
0      0      0      0.415  0.418  0      0;
0      0      0      0      0.427  0.43  0;
0      0      0      0      0      0.434  0.436];

i7=[1 0 0 0 0 0 0;0 1 0 0 0 0 0;0 0 1 0 0 0 0;
0 0 0 1 0 0 0;0 0 0 0 1 0 0;0 0 0 0 0 1 0;
0 0 0 0 0 0 1];x=1:200;
y=[1000, 0, 0, 0, 0, 0, 0]';
for i=1:50
y=i7*y;
Y=[Y;y'];
Z=[Z sum(y)];
y=m1*y;
Y=[Y;y'];
Z=[Z sum(y)];
y=m2*y;
Y=[Y; y'];
Z=[Z sum(y)];
y=i7*y;
Y=[Y; y'];
Z=[Z sum(y)];
end
Y=[Y Z'];
xbasc()
plot2d(x,[Y])
legend(['Classe 1';'Classe 2';'Classe 3';'Classe 4';'Classe 5';'Classe 6';'Classe 7';'Total'])

```

Antes de encerrar esta secção, na figura 9.11, insiro uma síntese gráfica da sua estrutura conceptual, abrindo a porta para o tema que se segue, dado no capítulo seguinte iniciar a explanação dos aspetos relativos à relação entre a **estratégia bionómica e o padrão de crescimento** de uma espécie.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

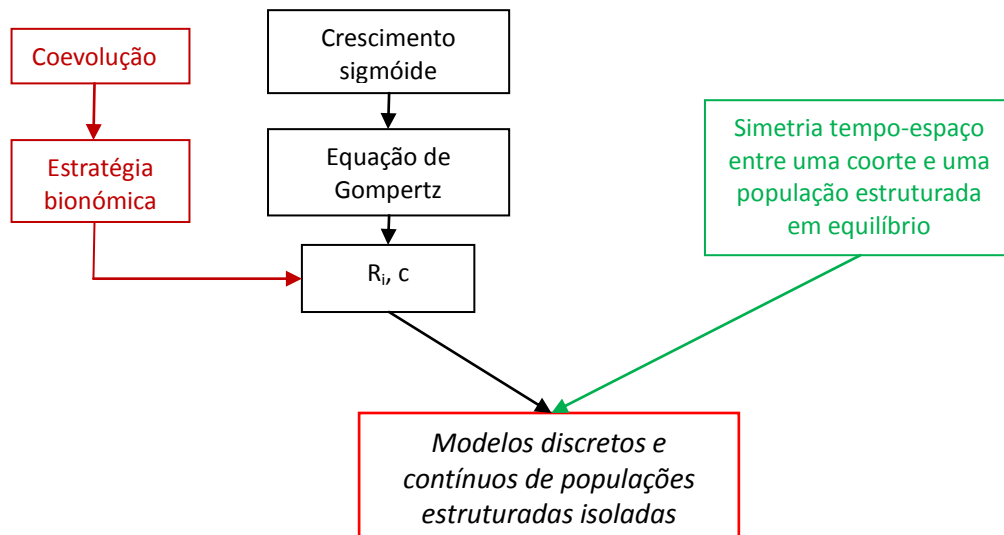


Figura 9.11. Síntese gráfica da estrutura conceitual onde se situa a explanação deste capítulo

9.7 O Algoritmo SB-PRISM e a Estrutura Encoberta da Curva de Gompertz

Uma população para crescer é porque nela ocorrem nascimentos, e por isso existem pais, mães, filhos e filhas, de idades dentro da longevidade da espécie simulada. Se a EGZ simula uma população em crescimento e fornece dela um valor global de toda a população, isto só é possível porque a estrutura etária da população existe subjacentemente ao valor global. Será possível pôr a descoberto a estrutura etária de uma população simulada pela EGZ? Em Barreto (2013), propus o algoritmo SB-PRISM que executa esta tarefa. Este algoritmo decompõe o valor global na estrutura etária, como um prisma (*prism*, em inglês) separa as cores da luz. Façamos:

$$E = e^{-ct}$$

$$y_{i,0} = 1$$

Sejam $[l, u]$ os limites da classe j

Nomeie-se a longevidade máxima da espécie por w .

Eis então o algoritmo SB-PRISM:

Passo 1. Seja $t=0, 0.01, 0.02, \dots, w$. Calculemos o vetor:

$$F_0 = R_i^{E-1} \quad (9.26)$$

Passo 2. Calculemos o vetor:

$$Fr_2 = \frac{F_0}{\sum F_0} \quad (9.27)$$

Passo 3. Seja y_f o vetor dos valores fracionais das classes. O elemento correspondente à classe j é:

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

$$y_{fj} = \sum_{j,l}^{j,u} Fr2 \quad (9.28)$$

Obviamente, a soma dos valores y_{fj} é igual a um.

Passo 4. Forme-se o seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

$$\frac{dy_j}{dt} = cy_j \ln\left(\frac{y_{fj}}{y_j}\right) \quad (9.29)$$

Passo 5. Use-se o vetor $R_i y_f$ ($y_0/y_f \times y_f = y_0$) como valor inicial de estrutura da população e resolva-se o sistema de EDO.

Passo 6. Multiplique-se a matriz das soluções pelo valor de y_f da população. **Os novos valores são a estrutura etária encoberta da população simulada pela EGZ.**

Passo 7. Para cada idade t , somar os valores y_j das classes para reconstruir o valor global de y .

Passo 8. Para verificar a correção do algoritmo comparar a série de valores obtidos no passo anterior com os dados gerados pela seguinte EGZ:

$$y = y_f R^E \quad (9.30)$$

As duas séries de valores devem ser iguais.

Eis uma ilustração numérica. Recorramos à simulação da biomassa total de uma população de lince ibérico, já ilustrada na secção 9.5, sendo por isso as classes da população iguais ao então exposto.

O vetor $Fr2$ exhibe-se na figura 9.12. O vetor y_f (passo 3) é igual a $[0,0463408 \ 0,0573114 \ 0,6336558 \ 0,2626921]$.

O vetor das biomassas iniciais (passo 5) é $[0,0216747 \ 0,0268060 \ 0,2963768 \ 0,1228677]$.

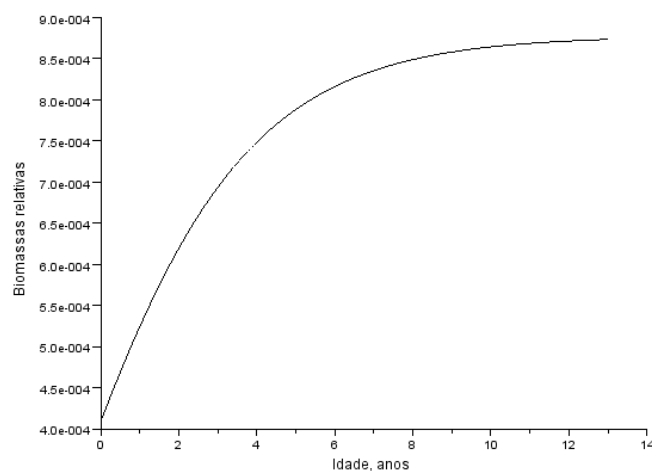


Figura 9.12. Biomassas relativas de uma população de lince ibérico, correspondentes ao passo 2 do algoritmo SB-PRISM

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Assumo, nesta ilustração, $y_{0.67f}=50$ unidades de biomassa. Comparando os valores gerados pelos passos 7 e 8, o error relative absolute médio é 2.714×10^{-08} , o que atesta a correção do algoritmo proposto.

As figuras 9.13 e 9.14 permitem uma melhor apreciação dos resultados da aplicação do algoritmo e da sua correção.

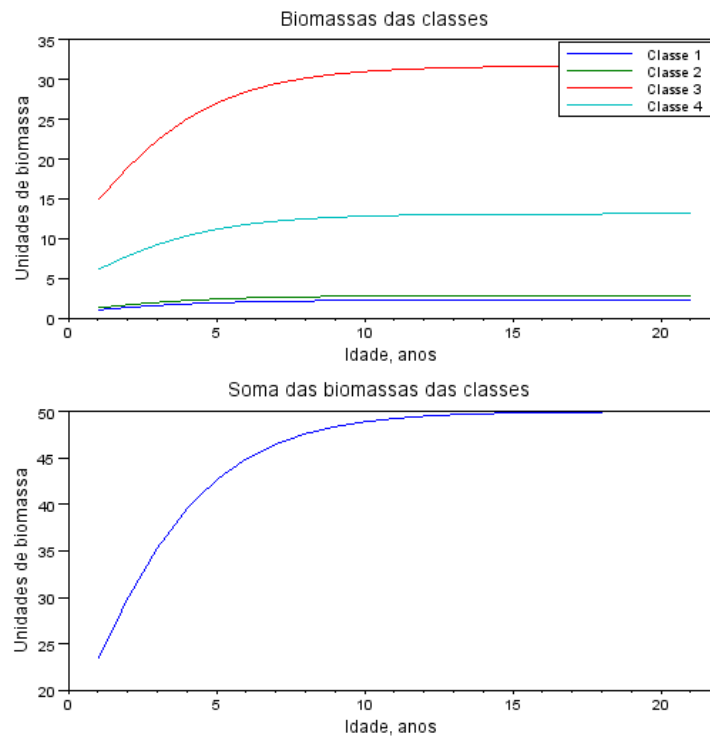


Figura 9.13. Representação gráfica dos resultados da aplicação do algoritmo SB-PRISM a uma população do lince ibérico (passos 6 e 7)

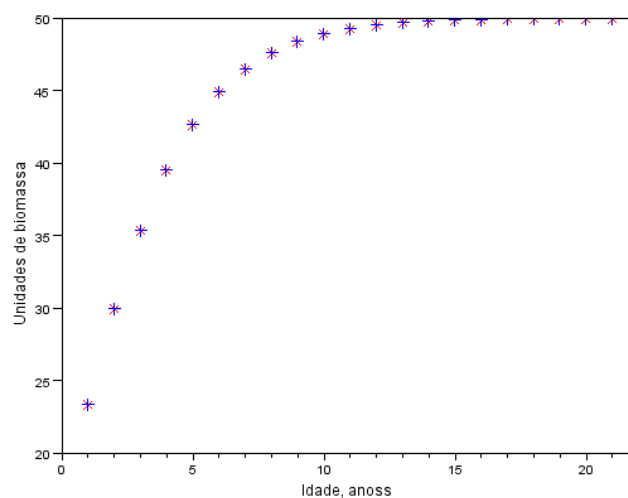


Figura 9.14. Gráfico da soma das biomassa das classes (*) e do valor global dado pela EGZ (+). As duas séries são virtualmente coincidentes, como o erro mencionado do texto já tinha indicado

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Convém anotar que o algoritmo SB-PRISM não substitui os modelos para populações estruturadas, pois as classes são fechadas, isto é, os indivíduos da classe j não transitam para a classe $j+1$. Os valores iniciais do sistema de EDO também são impostos.

9.8 Bibliografia

- Banks, R. B., 1994. *Growth and Diffusion Phenomena. Mathematical Frameworks and Applications*. Springer-Verlag.
- Barreto, L. S., 1979. *Modelos Matriciais em Ecologia*. Série Estudos, n.º 10, Direcção Geral do Fomento Florestal, Lisboa.
- Barreto, L. S., 1991. SPESS - A simulator for pure even aged self-thinned stands. *Ecoll. Modelling*, 54:127-132.
- Barreto, L. S., 1995a. *Povoamentos Jardinados. Instrumentos para a sua Gestão*. Publicações Ciência e Vida, Lda., Lisboa.
- Barreto, L. S., 1995b. The fractal nature of the geometry of self-thinned pure stands. *Silva Lusitana*, 3(1):37-52.
- Barreto, L. S., 1996. Modelling and managing uneven-aged pure forests of Corsican pine and beech. *Silva Lusitana*, 4(2):185-198.
- Barreto, L. S., 2000. *Pinhais Mansos. Ecologia e Gestão*. Estação Florestal Nacional, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2002. *Uneven-aged Stands of Pinus pinaster Ait. for Protection*. Research Paper SB-01/02. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2003. *A Unified Theory for Self-Thinned Pure Stands. A Synoptic Presentation*. Research Paper SB-03/03. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2004. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2013. *SB-PRISM - An Algorithm to Unveil the Structure of a Population Simulated by the Gompertz Equation..* Pré-publicação de distribuição restrita.
- Burel, A., 1888. *Étude sur la Constitution Normal des Forêts Jardinées*. Paris. Referido por Patronne (1944).
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Hubbell, S P, 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E., 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press.
- Murray, J. D., 2002. *Mathematical Biology. I. An Introduction*. Third edition. Springer, New York.
- Oliveira, A. C., 1985. *Tabela de produção geral para o pinheiro bravo nas regiões montanas e submontanas*. Direcção Geral das Florestas/Centro de Estudos Florestais, Lisboa.
- Owen-Smith, N., 2007. *Modeling in Wildlife and Resource Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom.
- Patronne, G., 1944. *Lezioni de Assestamento Forestale*. Tipografia Mariano Ricci, Firenze.
- Perona, V., 1885. Di alcuni metodi per determinar la ripresa dei boschi de taglio saltuario. *Ecco dei Campi e dei Boschi*, pp. 5 e seguintes. Referido por Patronne (1944).
- Puton, A., 1890. *Traité d'Économie Forestière (Aménagement)*. Paris, páginas 201 e seguintes. Referido por Patronne (1944).

Apêndice

Vou introduzir os dados aleatórios de uma coorte de linco ibérico, extrair dele uma EGZ, a matriz de Leslie e caracterizar a matriz, recorrendo ao Scilab. A listagem é a seguinte:

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.1A. Exercício completo da criação de uma matriz de Leslie

```

clear
funcprot(0)
deff('y=FF(x)', 'y=a*(Y(1)/a)^exp(-b*x)')
X=[];Y=[];
x=0:1:13;
//gerar uma população aleatória de lince
Y=[10*9.773^exp(-0.392*x)+grand(1,14,"nor",0,5)];X=[X,x];
Z=[Y;X];
deff('e=G(p,z)', 'a=p(1),b=p(2),y=z(1),x=z(2),e=y-FF(x)')
[p,err]=datafit(G,Z,[8;0.3])
R=Y(1)/p(1)
z=[];
t=0:1:13;
c=p(2);
z=p(1)*R^exp(-p(2)*t);
e=abs((z-Y)./Y)*100;
eapm=mean(e);
clf
xset("font",2,3)
plot(x,Y,'r*')
plot(x,z)
xlabel("Ajustamento da EGZ ao número de lince","Anos","Número de lince");
xgrid();

printf(' c=%f',c);
printf(' R=%f',R);
printf(' yf=%f',p(1));
printf(' eapm=%f',eapm);
//
//Parâmetros ajustados da dinâmica do lince
r=R;
//Período da projeção
h=1;
//Longevidade da espécie
w=13;

//número inicial de indivíduos para fins de simulação
n0= 1000/w;
//Valor final da densidade
f=n0/r;

//passamos a definir as idades em cada classe.

```

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.1A. Continuação

```

//Idades em cada classe
t1=(0:0.1:0.9);
t2=(1:0.1:1.9);
t3=(2:0.1:8.9);
t4=(9:0.1:12.9);
a1=size(t1);a1=a1(2);n1=1/a1;
a2=size(t2);a2=a2(2);n2=1/a2;
a3=size(t3);a3=a3(2);n3=1/a3;
a4=size(t4);a4=a4(2);n4=1/a4;

//Vamos aplicar a equação (9.16).
//mortalidades médias para periodicidade 1 ano
m1=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t1)))^n1;m2=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t2)))^n2;
m3=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t3)))^n3;m4=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t4)))^n4;

M=[m1,m2,m3,m4];

//Vamos criar uma população hipotética para poder aplicar a equação (9.18).
// Exibimos os números de indivíduos, em cada classe, na população criada.

//frequências das classes é igual a soma dos indivíduos com as idades das classes
f1=sum(f*r^exp(-c*t1));f2=sum(f*r^exp(-c*t2));f3=sum(f*r^exp(-c*t3));
f4=sum(f*r^exp(-c*t4));

//obter valores inteiros
F=floor([f1,f2,f3,f4]/10);
disp(F)

//Aplicamos a equação (9.18), e exibimos as taxas de transição das classes.

//frequências da primeira idade da classe seguinte/f*h=fração transita
t21=t2(1);t31=t3(1);t41=t4(1);t51=13;
ft1=h*(f*r^exp(-c*t21))/F(1);ft2=h*(f*r^exp(-c*t31))/F(2);ft3=h*(f*r^exp(-c*t41))/F(3);
ft4=h*(f*r^exp(-c*t51))/F(4);
//nas classes 1 e 2 como só têm 1 ano, T+M=1
T=[1-m1,1-m2,ft3,ft4];
disp(T)

//É altura de aplicar a equação (9.19)
//Fração que permanece na classe
p1=0;p2=0;p3=1-m3-ft3;p4=1-m4-ft4;

P=[p1,p2,p3,p4];
disp(P)

//Reunimos os cálculos feitos numa tabela
//idin=ano inicial da classe
Cl=1:4;idin=[0,1,2,9];
resumo=[Cl;F;P;T;M;idin];
disp([' Cl  F      P      T      M   idin'])

```


9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Caixa 9.1A. Conclusão

```

disp(resumo')

//Construir a matriz de projeção
a=[0 0 F(2)/(F(3)*T(1)) 0;T(1) 0 0 0;0 T(2) P(3) 0;0 0 T(3) P(4)];
disp('Matriz de Leslie')
disp(a)
valpr=spec(a);
[ab,x,bs]=bdiag(a,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:));
s=w1*v1';
VR=w1*1/w1(1,1);
eee=v1/sum(v1);
h=gsort(spec(a));
el=s.*a/h(1,1);
disp("Valores próprios")
disp(h)
disp("Valor reprodutivo")
disp(VR)
disp("Distribuição etária estável")
disp(eee)
disp("Sensibilidade do valor próprio dominante")
disp(s)
disp("Elasticidade do valor próprio dominante")
disp(el)

```

O ajustamento conseguido é ilustrado na figura 9.1A.

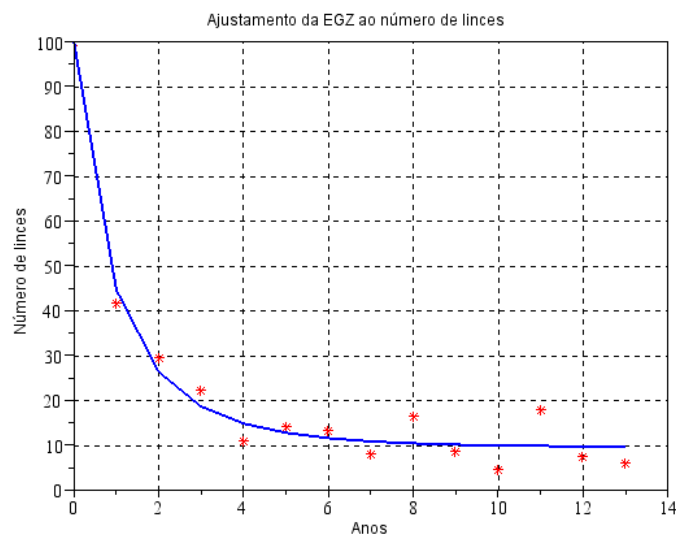


Figura 9.1A. Figura da saída da listagem inserida neste apêndice

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

A saída escrita é a seguinte:

c=0.422237 R=10.349769 yf=9.654750 eapm=32.132549
53. 26. 75. 30.

Frequências das classes

0.1840005 0.4650484 0.1044158 0.2501486

Taxas de transição (T)

0. 0. 0.7967714 0.7401631

Taxas de permanência P

Cl	F	P	T	M	idin
1.	53.	0.	0.1840005	0.8159995	0
2.	26.	0.	0.4650484	0.5349516	1
3.	75.	0.7967714	0.1044158	0.0988127	2
4.	30.	0.7401631	0.2501486	0.0096883	9

Matriz de Leslie

0.	0.	1.9517313	0.
0.1840005	0.	0	0.
0.	0.4650484	0.7967714	0.
0.	0.	0.1044158	0.7401631

Valores próprios

0.9731297
0.7401631
- 0.0881791 + 0.4047763i
- 0.0881791 - 0.4047763i

Valor reprodutivo

1.
5.288734
11.066857
0.

Distribuição etária estável

0.5232447
0.0989357
0.2608889
0.1169307

Sensibilidade do valor próprio dominante

0.1330156	0.0251507	0.0663213	0.0297253
0.7034842	0.1330156	0.3507559	0.1572092
1.4720647	0.2783397	0.7339688	0.3289655
0.	0.	0.	0.

9 Populações Estruturadas II: Abordagem Gompertziana

Elasticidade do valor próprio dominante

0	0	0.1330156	0
0.1330156	0	0	0
0	0.1330156	0.6009532	0
0	0	0	0

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

10.1 Introdução

É do conhecimento comum que cada região climática tem as suas floras e faunas específicas, e que numa mesma região existem espécies, por exemplo arbóreas, que se comportam diferentemente quanto à longevidade, porte máximo que atingem, rapidez de crescimento, entre outros atributos que as diferenciam.

Nesta linha de pensamento, por exemplo, Krebs (1994:3), no seu conhecido livro de texto, define a ecologia como *o estudo científico das interações que determinam a distribuição e abundância dos organismos*.

Esta definição implica que a distribuição das espécies no nosso planeta não é casual, mas obedece a leis que a ecologia procura desvendar, atendendo por um lado às características do meio (físico e biológico) onde uma espécie está presente, e por outro lado aos atributos da sua biologia e auto-ecologia, isto é, à *estratégia bionómica* (EB; 'life history strategy') da espécie.

O estudo das EB procura estabelecer regularidades do tipo *ambientes com as características $c_1, c_2, \dots, c_n$ são habitados por espécies com os atributos $a_1, a_2, \dots, a_m$* , ou equivalentemente *organismos, com os atributos $a_1, a_2, \dots, a_m$ ocupam locais com as características $c_1, c_2, \dots, c_n$* . Em resumo, estas duas asserções sintetizam a conjectura fundamental da ecologia: *ambientes e organismos estão nomológica ou causalmente relacionados*. Não surpreende que a EB das espécies seja um tema da maior relevância em ecologia e objecto de longa investigação.

Este assunto também é de importância inegável no âmbito da conservação, pois fornece informação que, quando convenientemente enquadrada, ajuda a clarificar o impacto tanto da introdução, voluntária ou não, de espécies numa dada comunidade como da extinção de uma das suas espécies.

Hoje atribui-se relevante importância ecológica ao padrão de crescimento das espécies. Lembre-se a citação que fizemos na secção 6.8, do texto de (Sibly, Hone, Clutton-Brock, 2002:1149) e os argumentos que desenvolvemos apoiados nela.

É pois importante que procuremos estabelecer instrumentos que nos permitam caracterizar expedita e sinteticamente os padrões de crescimento das espécies. É o que nos propomos fazer neste capítulo, recorrendo, para este fim, a espécies arbóreas da flora europeia.

No capítulo seguinte, dispondo já dos instrumentos aqui elaborados, abordarei a clarificação das EB.

Este capítulo adapta o capítulo 8 de Barreto (2010), ao contexto desta obra.

10.2 Um Plano de Análise

Começo por estabelecer uma conjuntura que depois explorarei: *a sensibilidade do valor dominante (λ_1) da matriz de Leslie do modelo da estrutura etária de uma espécie deve reflectir a EB de uma espécie, em grande extensão*.

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

Agora vou estabelecer índices de crescimento (IC), regeneração (IR) e de sobrevivência (IS) para várias espécies europeias.

Para alcançar este desiderato, executo o seguinte procedimento:

- Estabeleço uma matriz de Leslie para cada espécie.
- Calculo os valores dominantes da matriz e determino as sensibilidades do valor próprio dominante ($\lambda_1=1$).
- Estabeleço os índices procurados.

As espécies usadas inserem-se no quadro 10.1. Em Barreto (2003) também estendo o procedimento a espécies norte-americanas.

No contexto da biologia evolutiva, a racionalização da conjectura proposta pode ser esquematizada na figura 8.1. A abordagem das EB na perspectiva da biologia evolutiva pode ser encontrada em Futuyma (1998:capítulo 19).

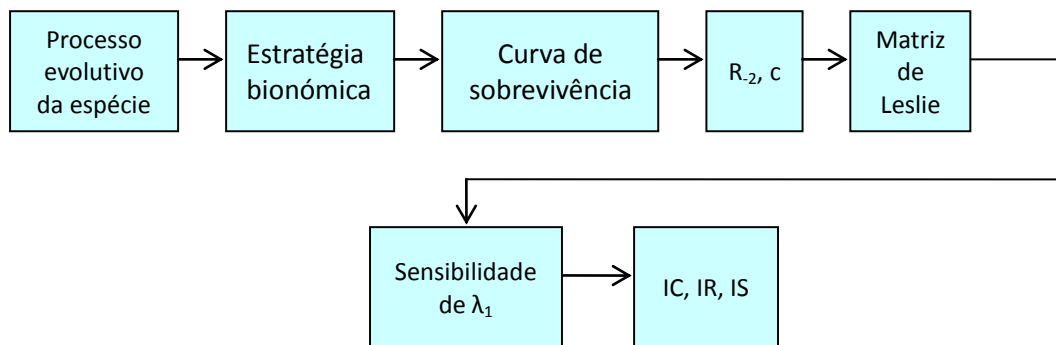


Figura 10.1. Racionalização diagramática da conjectura na perspectiva da biologia evolutiva e procedimento para obter os índices de crescimento, regeneração e sobrevivência

Quadro 10.1. Lista das espécies analisadas

Espécie	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Bétula pendula</i>	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
Acrónimo	Ppi	Agl	Bpe	Pha	Psy	Lde	Aps	Fex
Nome vulgar	Pinheiro bravo	Amieiro	Bétula	Pinheiro de Alepo	Pinheiro silvestre	Larício	Plátano bastardo	Freixo

Quadro 10.1. Continuação

Espécie	<i>Pinus nigra ssp. laricio</i>	<i>Pinus pinea</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
Acrónimo	Pni	Ppin	Qro	Aal	Pab	Fsy
Nome vulgar	Pinheiro larício	Pinheiro manso	Carvalho comum	Abeto-branco	Abeto-do-norte	Faia

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

10.3 As Matrizes de Leslie

As espécies são caracterizadas no quadro 10.2.

. Utilizando a teoria e métodos descritos no capítulo 9, estabeleci as matrizes de Leslie de cada uma das espécies do quadro 10.1. Tomei como unidade de tempo a longevidade de cada espécie e ignorei os últimos anos correspondentes a 20% da longevidade, para evitar as complicações da fase de senescência, como se exhibe no quadro 10.3

Os elementos da matriz de Leslie (**A**) designam-se por a_{ij} , indicando o índice **i** a linha e **j** a coluna. Os únicos elementos da matriz diferentes de zero são os da primeira linha, associados à regeneração, e os associados às sobrevivências e transição das classes.

As matrizes de Leslie das treze espécies descrevem-se no quadro 10.4.

Quadro 10.2. Caracterização das espécies. 5= muito intolerante à sombra; 1=muito tolerante à sombra

Epécies	R ₂	c	Longevidade Anos	Tolerância à sombra	Idade da primeira produção de semente
Ppi	6,018	0,050	100	5	15
Agl	11,555	0,029	150	5	15
Bpe	20,048	0,035	120	5	15
Pha	5,425	0,082	180	5	15
Psy	34,259	0,030	450	5	25
Lde	40,099	0,043	450	5	30
Aps	45,490	0,045	300	3	20
Fex	87,763	0,038	300	4	35
Pni	81,433	0,051	300	5	25
Ppin	11,918	0,105	250	5	15
Qro	125,937	0,041	500	4	40
Aal	167,470	0,031	450	1	50
Pab	210,04	0,042	300	3	40
Fsy	946,75	0,04	300	1	50

Quadro 10.3. Longevidades e estruturas etárias das espécies

Longevidade	Classes de idade	Espécies
100	0-9,10-19,...,70-79	Ppi
120	0-11,12-23,...,84-95	Bpe
150	0-14,15-29,...,105-119	Agl
180	0-17,18-35,...,126-143	Pha
250	0-24,25-39,...,175-200	Ppin
300	0-29,30-59,...,210-239	Aps, Fex, Pab, Pni
450	0-44,45-89,...,315-359	Aal, Lde, Psy, Qro

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

Quadro 10.4. Elementos das matrizes das espécies

	Ppi	AgI	Bpe	Pha	Psy	Lde	Aps	Fex	Pni
a ₁₁	0	0	0	0	0	0	0,196	0	0
a ₁₂	0,690	0,766	1,2982	1,1761	1,75415	2,841	3,266	7,452	13,128
a ₁₃	0,799	0,887	1,5045	1,363	2,95509	4,781	5,106	12,5542	22,116
a ₁₄	0,996	1,108	1,8743	1,698	3,26154	5,277	8,49	13,8561	24,41
a ₁₅	1,083	1,204	2,0366	1,845	3,78239	6,121	8,49	16,0688	28,31
a ₁₆	1,083	1,204	2,0366	1,845	3,78239	6,121	8,49	16,0688	28,31
a ₁₇	1,083	1,204	2,0366	1,845	3,78239	6,121	8,49	16,0688	28,31
a ₁₈	0,807	0,897	1,5196	1,376	2,58846	4,188	4,65	10,99663	19,373
a ₂₁	0,3766	0,3774	0,2823	0,1356	0,84046	0,0397	0,0378	0,03166	0,1296
a ₃₂	0,558	0,533	0,4404	0,679	0,57965	0,708	0,493	0,3793	0,487
a ₄₃	0,704	0,668	0,588	0,916	0,87786	0,961	0,833	0,7727	0,895
a ₅₄	0,808	0,773	0,7081	0,982	0,96522	1	0,967	0,8823	0,941
a ₆₅	0,882	0,845	0,7938	0,996	0,99099	1	1	1	1
a ₇₆	0,925	0,898	0,8572	1	0,9909	1	1	1	1
a ₈₇	0,953	0,932	0,909	1	1	1	1	1	1

Quadro 10.4. Continuação

	Ppin	Qro	Aal	Pab	Fsy
a ₁₁	0,091	0	0	0	0,0000
a ₁₂	7,6	10,707	17,453	25,84007	160,7997
a ₁₃	10,63	18,037	29,042	43,53118	309,9
a ₁₄	15,499	19,908	32,45	48,0439	450
a ₁₅	16,841	23,088	37,6332	55,71789	450
a ₁₆	16,841	23,088	37,6332	55,71789	450
a ₁₇	16,841	23,088	37,6332	55,71789	450
a ₁₈	9,136	15,8	25,754	30,13	350
a ₂₁	0,0117	0,1225	0,0074513	0,010294	0,001708
a ₃₂	0,829	0,607	0,61923	0,33139	0,2495
a ₄₃	0,989	0,941	0,93789	0,73956	0,7075
a ₅₄	1	1	0,99072	0,91679	0,9133
a ₆₅	1	1	0,9987	0,97407	0,9708
a ₇₆	1	1	1	0,99334	0,9924
a ₈₇	1	1	1	0,99832	1,0000

10.4 Os Índices de Crescimento

Obtidas as matrizes, calculo as matrizes das sensibilidades (S) e o índice de crescimento somando os seus elementos (s_{ij}) correspondentes às entradas não nulas da matriz de Leslie e depois achando a raiz quadrada, isto é defino IC como a equação eq. (9.66) de Caswell (2001):

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

$$IC = \sqrt{\sum_{i,j} s_{i,j}^2} \quad (10.1)$$

No quadro 10.5 exibimos os elementos das matrizes S e os valores de IC.

10.5 Índices de Regeneração e Sobrevivência

A eq. (10.1) pode ser aplicada separadamente à primeira linha e aos elementos da sub diagonal, das matrizes das sensibilidades S, abrindo o caminho à obtenção dos **índices de regeneração e de sobrevivência**.

Começo por criar as duas seguintes variáveis:

$$G1 = \sqrt{\sum_{i,j} s_{i,j}^2} \quad i=1; j=1,...,8 \quad (10.2)$$

$$G2 = \sqrt{\sum_{i,j} s_{i,i-1}^2} \quad i=2,...,8 \quad (10.3)$$

Quadro 10.5. Sensibilidades e IC do valor próprio dominante ($\lambda=1$) das matrizes do quadro 8.4

	Ppi	Agl	Bpe	Pha	Psy	Lde	Aps	Fex	Pni
s_{11}	0	0	0	0	0	0	0,243	0	0
s_{12}	0,088	0,091	0,075	0,027	0,0171	0,0080	0,009	0,0070	0,0030
s_{13}	0,049	0,048	0,033	0,019	0,00099	0,0055	0,004	0,0026	0,0013
s_{14}	0,035	0,032	0,019	0,017	0,00872	0,0053	0,004	0,0020	0,0012
s_{15}	0,028	0,025	0,014	0,017	0,00841	0,0053	0,004	0,0018	0,0011
s_{16}	0,025	0,021	0,011	0,017	0,00834	0,0053	0,004	0,0018	0,0011
s_{17}	0,023	0,019	0,009	0,017	0,00826	0,0053	0,004	0,0018	0,0011
s_{18}	0,022	0,018	0,008	0,017	0,00826	0,0053	0,004	0,0018	0,0011
s_{21}	0,622	0,647	0,942	1,497	2,4250	4,951	5,165	6,9772	15,977
s_{32}	0,309	0,324	0,381	0,251	0,2998	0,246	0,335	0,4450	0,353
s_{43}	0,189	0,194	0,201	0,158	0,1645	0,154	0,171	0,1753	0,160
s_{54}	0,122	0,122	0,117	0,118	0,1202	0,120	0,114	0,1214	0,122
s_{65}	0,077	0,076	0,067	0,085	0,0849	0,087	0,079	0,0780	0,083
s_{76}	0,045	0,043	0,037	0,054	0,0531	0,055	0,048	0,0490	0,052
s_{87}	0,018	0,017	0,014	0,023	0,0214	0,022	0,017	0,0199	0,021
IC	0,743	0,773	1,049	1,535	2,276	4,962	5,186	6,995	15,98

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

Quadro 10.5. Continuação

	Ppin	Qro	Aal	Pab	Fsy
S ₁₁	0	0	0	0	0
S ₁₂	0,210	0,0024	0,00149	0,002332	0,00039
S ₁₃	0,002	0,0014	0,00092	0,00077	0,00010
S ₁₄	0,002	0,0013	0,00086	0,00057	0,00007
S ₁₅	0,002	0,0013	0,00085	0,00052	0,00006
S ₁₆	0,002	0,0013	0,00085	0,00051	0,00006
S ₁₇	0,002	0,0013	0,00085	0,00051	0,00006
S ₁₈	0,002	0,0013	0,00085	0,00051	0,00006
S ₂₁	16,399	16,275	26,7752	22,0067	132,5493
S ₃₂	0,208	0,285	0,2803	0,5018	0,6582
S ₄₃	0,153	0,156	0,1562	0,1793	0,1899
S ₅₄	0,120	0,119	0,1196	0,1147	0,1135
S ₆₅	0,086	0,086	0,0864	0,0780	0,0749
S ₇₆	0,052	0,054	0,0541	0,0479	0,0485
S ₈₇	0,018	0,022	0,0220	0,0193	0,0211
IC	16,343	16,279	26,7776	22,0136	132,5511

Defino agora o índice de regeneração como:

$$IR = G1 / (G1 + G2) \quad (10.4)$$

Semelhantemente o índice de sobrevivência escreve-se:

$$IS = G2 / (G1 + G2) = 1 - IR \quad (10.5)$$

A soma dos dois índices é igual a 1.

Os valores dos IR e IS das espécies europeias inserem-se no quadro 10.6.

Quadro 10.6. Índices de crescimento, regeneração e sobrevivência das espécies analisadas

Espécies	IC	IR	IS
Ppi	0,743	0,137657	0,862343
Agl	0,773	0,131377	0,868623
Bpe	1,049	0,076772	0,923228
Pha	1,535	0,032776	0,968224
Psy	2,276	0,010252	0,989748
Lde	4,962	0,003078	0,996922
Aps	5,186	0,044867	0,955133
Fex	6,995	0,001218	0,998782
Pni	15,982	0,000258	0,999742
Ppin	16,343	0,012691	0,987309
Qro	16,279	0,000259	0,999741
Aal	26,778	0,000097	0,999903
Pab	22,014	0,000124	0,999876
Fsy	132,55	0	1

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

Na figura 10.2 exibimos uma representação gráfica dos índices das espécies.

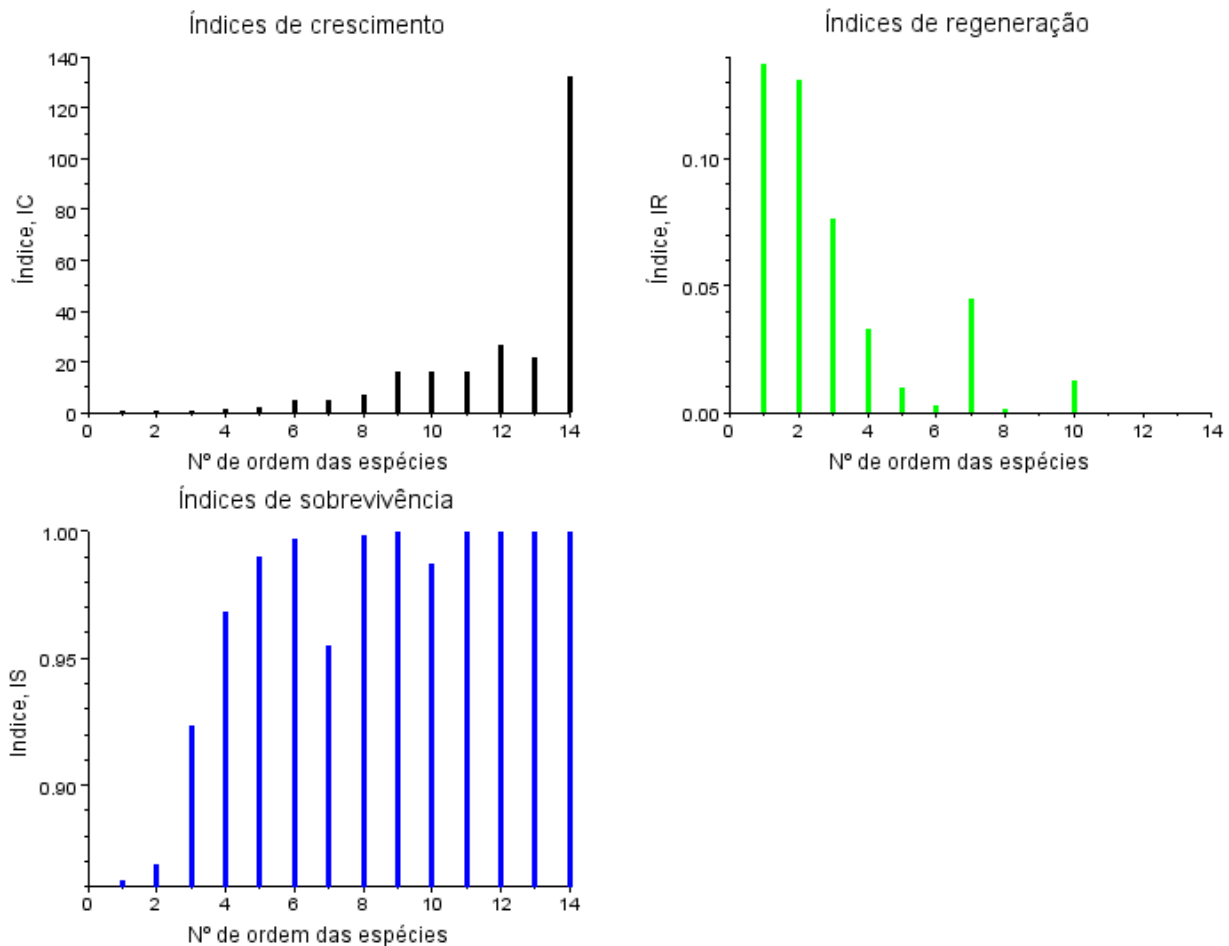


Figura 10.2. Gráfico dos índices das espécies. A ordem das espécies da esquerda para a direita é a mesma do quadro 10.6 de cima para baixo

10.6 Informação Superveniente

À semelhança do que fizemos no capítulo anterior, para a matriz de projeção do lince ibérico, obtivemos das matrizes destas espécies arbóreas a informação exibida no quadro 10.7, sobre as estruturas etárias estáveis e os valores reprodutivos das classes de idade.

10 Índices de Crescimento, Regeneração e SobrevivênciaQuadro 10.7. Estruturas etárias estáveis (c_i) e valores reprodutivos (VR) das espécies estudadas

Espécies	Variáveis	Classe I	Classe II	Classe III	Classe IV	Classe V	Classe VI	Classe VII	Classe VIII
Ppi	c_i	0,46500	0,17510	0,09773	0,06884	0,05565	0,04906	0,05375	0,04324
	VR _i	1	2,655	3,521	3,865	3,550	2,797	1,852	0,807
Agl	c_i	0,48814	0,18276	0,09745	0,06507	0,05032	0,04251	0,03817	0,03557
	VR _i	1	2,671	3,574	4,022	3,770	3,036	2,040	0,897
Bpe	c_i	0,60983	0,17214	0,07582	0,04458	0,03156	0,02506	0,02148	0,01952
	VR _i	1	3,544	5,081	6,075	6,004	4,986	3,432	1,525
Pha	c_i	0,60878	0,08256	0,05607	0,05135	0,05044	0,05026	0,05026	0,05026
	VR _i	1	7,373	9,139	8,470	6,894	5,068	3,228	1,376
Psy	c_i	0,74656	0,6286	0,03643	0,03199	0,03088	0,03058	0,03032	0,03032
	VR _i	1	11,898	17,500	16,569	13,787	10,095	6,371	2,588
Lde	c_i	0,83119	0,03303	0,02339	0,02248	0,02248	0,02248	0,02248	0,02248
	VR _i	1	25,183	31,549	27,846	22,563	15,437	10,312	4,189
Aps	c_i	0,88329	0,03341	0,01648	0,01373	0,01327	0,01327	0,01327	0,01327
	VR _i	1	21,260	36,484	37,654	30,145	21,644	13,146	4,652
Fex	c_i	0,92107	0,02916	0,01106	0,00855	0,00754	0,00754	0,00754	0,00754
	VR _i	1	31,585	63,625	66,093	59,204	43,135	27,066	10,997
Pni	c_i	0,95594	0,01236	0,00602	0,00539	0,00507	0,00507	0,00507	0,00507
	VR _i	1	77,193	131,617	122,410	104,489	75,933	47,655	19,365
Ppin	c_i	0,94234	0,01098	0,00910	0,00900	0,00900	0,00900	0,00900	0,00900
	VR _i	1	77,764	84,715	74,980	59,544	42,753	25,948	9,128
Qro	c_i	0,94815	0,01161	0,00705	0,00664	0,00664	0,00664	0,00664	0,00664
	VR _i	1	81,629	116,834	104,986	85,073	61,981	38,890	15,801
Aal	c_i	0,96756	0,00721	0,00446	0,00419	0,00415	0,00414	0,00414	0,00414
	VR _i	1	134,205	188,546	169,684	138,520	101,019	63,387	25,754
Pab	c_i	0,97534	0,01005	0,00333	0,00246	0,00226	0,00220	0,00218	0,00218
	VR _i	1	97,144	215,165	232,076	200,735	148,877	93,784	38,130
Fsy	c_i	0,99650	0,00170	0,00042	0,00030	0,00027	0,00027	0,00026	0,00026
	VR _i	1	585,32	1700,9	1965,4	16587,7	1244,6	800,3	350,1

10.7 O Programa ICIRISPb

Em benefício da controlabilidade dos resultados apresentados, na caixa 10.1, inscrevemos o programa ICIRISPb que calcula os IC, IR e IS para o pinheiro bravo.

A saída do programa é a seguinte:

Pinus pinaster

Índice de crescimento: 0.7430656 !

Índice de regeneração: 0.1374951 !

Índice de sobrevivência: 0.8625049 !

Os valores do quadro 10.6 são confirmados.

No capítulo seguinte, os índices aqui apresentados serão interpretados na perspectiva das EB da espécies.

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

Caixa 10.1. Programa ICIRISPB

```
//© L. S. Barreto, 2008 – Programa ICIRISPB
//Cálculo dos índices do pinheiro bravo
//Sensibilidade do valor próprio dominante de uma matriz
a=[0,0.69,0.799,0.996,1.083,1.083,1.083,0.807;...
0.3766,0,0,0,0,0,0;0,0.558,0,0,0,0,0;0,0,0.704,0,0,0,0;...
0,0,0,0.808,0,0,0;0,0,0,0,0.882,0,0;0,0,0,0,0,0.925,0;...
0,0,0,0,0,0,0.953,0];
[ab,x,bs]=bdiag(a,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:));
s=w1*v1';
//Cálculo do índice de crescimento
S1=0;
for i=1:7
    j=i+1;
    S1=S1+s(1,j)^2;
end
S2=0;
for k=1:7
    i=k+1;j=k;
    S2=S2+s(i,j)^2;
end
GI=(S1+S2)^0.5;
//Cálculo dos índices de sobrevivência e regeneração
IR=S1^0.5;IS=S2^0.5;T=IR+IS;
IR=IR/T;IS=IS/T;
g=string(GI);r=string(IR);s=string(IS);
disp("    Pinus pinaster")
disp(["Índice de crescimento:",g])
disp(["Índice de regeneração:",r])
disp(["Índice de sobrevivência:",s])
```

10.8 Bibliografia

- Barreto, L. S., 2008. The Reconciliation of the r-K, and C-S-R Models for Life-History Strategies. *Silva Lusitana*, 16(1):97-103.
- Barreto, L. S., 2009. *Growth, Regeneration, and Survival Indices for Tree Species*. *Silva Lusitana*, 17(1):83-95.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrônico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, U.S.A.
- Futuyma, D. J., 1998. *Evolutionary Biology*. Third edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, U. S. A.
- Krebs, C. J., 1994. *Ecology*. Fourth edition. Harper Collins, New York, U. S. A..

10 Índices de Crescimento, Regeneração e Sobrevivência

Sibly, R. M., J. Hone, T. H. Clutton-Brock, 2002. Introduction. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 2002 357:1149-1151.

Sibly, R. M., J. Hone, T. H. Clutton-Brock, 2003. *Wildlife Population Growth Rates*. The Royal Society in Association with Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

11.1 Introdução

A maneira como as espécies adaptam a sua biologia aos condicionamentos biológicos e físicos do meio onde vivem, adquirindo atributos que no seu conjunto são denominados de **estratégia bionómica** (**EB**; '*life history strategy*') é um tema de relevância para a ecologia, não surpreendendo que vários autores a tenham abordado, segundo diversas perspetivas (Crawley, 1997; Grime, 1997). As classificações das EB propostas por MacArthur e Wilson (1967) dita do contínuo **r-K** e o modelo **C-S-R** para as plantas, proposto por Grime, que dele faz uma detalhada apresentação num seu livro (Grime, 1997) são duas das mais conhecidas e divulgadas.

Em Barreto (2008) apresento uma reinterpretação e quantificação do modelo r-K, a partir da qual construí a reconciliação destes dois modelos interpretativos das EB, mostrando que são equivalentes. Neste meu texto, o leitor/a pode encontrar os detalhes desta elaboração conciliatória.

Recorrendo a espécies arbóreas já utilizadas, neste capítulo: a) apresento a minha reinterpretação do contínuo r-K; b) mostro como o crescimento das espécies se insere neste esquema interpretativo da biologia e autoecologia das espécies; c) descrevo as ferramentas analíticas para estabelecer as EB das espécies no contexto do modelo eleito e ilustro a sua utilização.

Este capítulo adapta o capítulo 9 de Barreto (2010a), ao contexto desta obra.

Alguns autores relegam para um plano secundário as EB, por não serem passíveis de quantificação. Esta limitação deste importante conceito ecológico é removida neste capítulo.

11.2 A Escolha do Modelo r-K

Sendo os dois modelos em referência equivalentes, impõe-se uma justificação da preferência pelo modelo r-K, preterindo o C-S-R. Ela apoia-se nos seguintes argumentos, que se tornarão mais claros com o avançar da exposição:

- O modelo C-S-R foi concebido só para plantas e modelo r-K aplica-se tanto a plantas como animais.
- O modelo r-K é mais simples, por isso as suas interpretações e comunicação são mais fáceis e menos suscetíveis a equívocos.
- É mais fácil de corroborar ou infirmar
- Baseia-se num conceito simples: posicionar objetos num espaço unidimensional
- Requer processos computacionais muito mais simples que os da análise multivariada, requeridos pelo C-S-R, cujos resultados por vezes são de interpretação difícil e suscetíveis a algum grau de subjetividade.

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

11.3 Uma Rememoração do Modelo r-K

Embora tenhamos assumido que o leitor/a tem conhecimentos de ecologia e matemática suficientes para ler este livro sem dificuldade, em benefício da completude e clareza da exposição, apresento uma breve explanação sobre o modelo r-K das EB.

A conceção básica é que existem duas estratégias polarizadas, conceptuais e abstratas, do comportamento das espécies. Entre estes dois extremos ocorrem os casos concretos de materialização das EB, que as espécies realizam na dificuldade da constante luta pela sobrevivência e adaptação a um meio mutante, onde ocorrem fatores a requerer respostas conflituantes. Em resumo, **uma EB é sempre uma situação de compromisso, raramente de otimização, onde por vezes a espécie exibe características de conciliação, pelo menos, aparentemente difícil. Isto faz pressupor que a importância dos traços bio ecológicos das espécies não devem ter todos a mesma relevância para a sua sobrevivência e uns serão de maior importância estratégica, na perspetiva bionómica.**

Na designação do modelo, a conotação do **K** é a da “**população de tamanho máximo**” e do **r** de “**rapidez de reprodução**”. Estes dois objetivos dominantes do modo de vida, digamos assim, condicionam a natureza dos outros atributos estratégicos da espécie. Os estrategas K procuram a persistência e estabilidade da sua população: “quando aparecem é para ficar”. Os estrategas r procuram a oportunidade para ocupar rapidamente um espaço vago. Nestas duas perspectivas de vida, tudo o que diz respeito à reprodução é importante.

Uma tradução gráfica destes conceitos pode ser a apresentada sob a forma exposta na figura 11.1.

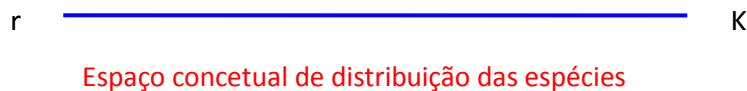


Figura 11.1. Contínuo r-K

No contexto das espécies arbóreas, **os estrategas r exibem:**

- Longevidade curta
- Produção precoce de sementes, abundantes e facilmente dissemináveis
- Intolerantes à sombra
- Rápido crescimento inicial
- Porte não muito elevado
- Frugais e eficientes a aproveitarem os nutrientes do solo
- Baixa capacidade competitiva

Por outro lado, **os estrategas K evidenciam:**

- Longevidade elevada
- Produção tardia de sementes grandes
- Tolerância à sombra
- Crescimento inicial menos rápido mas duradouro
- Porte elevado
- Relativamente exigentes quanto aos recursos do solo

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

Elevada capacidade competitiva

Agora, se quisermos classificar as EB das espécies recorrendo à sua localização no contínuo linear entre os polos r e K , temos de fazer duas coisas:

a) Por uma escala no espaço linear entre eles (transforma a linha da figura 9.1 numa régua graduada);

b) Reduzir os diversos atributos bio ecológicos das espécies a um valor dessa escala.

Nas secções seguintes, ocupo-me desta tarefa.

11.4 Uma Escala para o Contínuo r - K

Para simultaneamente criar uma escala para o contínuo r - K (fig. 10.1) e nela dispor as EB das espécies vou recorrer a um algoritmo (COMPTO) que propus em 1994 (Barreto, 1994) para abordar um problema do domínio da tomada de decisão, em situações de atributos múltiplos.

Dados dois arquétipos ideais, um do estratega K e outro do estratega r , o algoritmo permite estabelecer as proximidades relativas ao arquétipo r , r_p , e ao arquétipo K , K_p . Num dado ponto da escala, $r_p + K_p = 1$. Adotarei daqui em diante K_p . Quanto maior for K_p mais próximo do arquétipo K está a EB de uma espécie. Obviamente $K_p = 0$ para o arquétipo r e $K_p = 1$ para o arquétipo K . Isto é, os diversos atributos quantificados de cada espécie são reduzidos a uma variável única: K_p .

O algoritmo COMPTO integra dois procedimentos anteriormente estabelecidos por outros autores: a medida da entropia da importância ou pesos dos atributos (Zeleny, 1982) e a “Technique for Order Preference and Similarity to Ideal Solution, TOPSIS” (Hwang and Yoon, 1984).

Depois de escolhermos os atributos, suas unidades, termos estabelecido os arquétipos e caracterizado o objetos (aqui as espécies arbóreas) o algoritmo calcula os valores de K_p e r_p , de cada um. Adiante exemplificarei uma destas classificações e apresentarei um programa em Scilab, para o efeito.

11.5 Uma Reinterpretação do Contínuo r - K

Em Barreto (2008), depois de aplicar o algoritmo COMPTO a 36 espécies europeias, caracterizadas pela longevidade, tolerância à sombra, idade da produção das primeiras sementes e um índice caracterizador do crescimento, além de obter a reconciliação dos modelos C-S-R e r - K , para este último estabeleci a reinterpretação exibida na figura 11.2 e quadro 11.1.

11 As Estratégias Bionômicas das Espécies

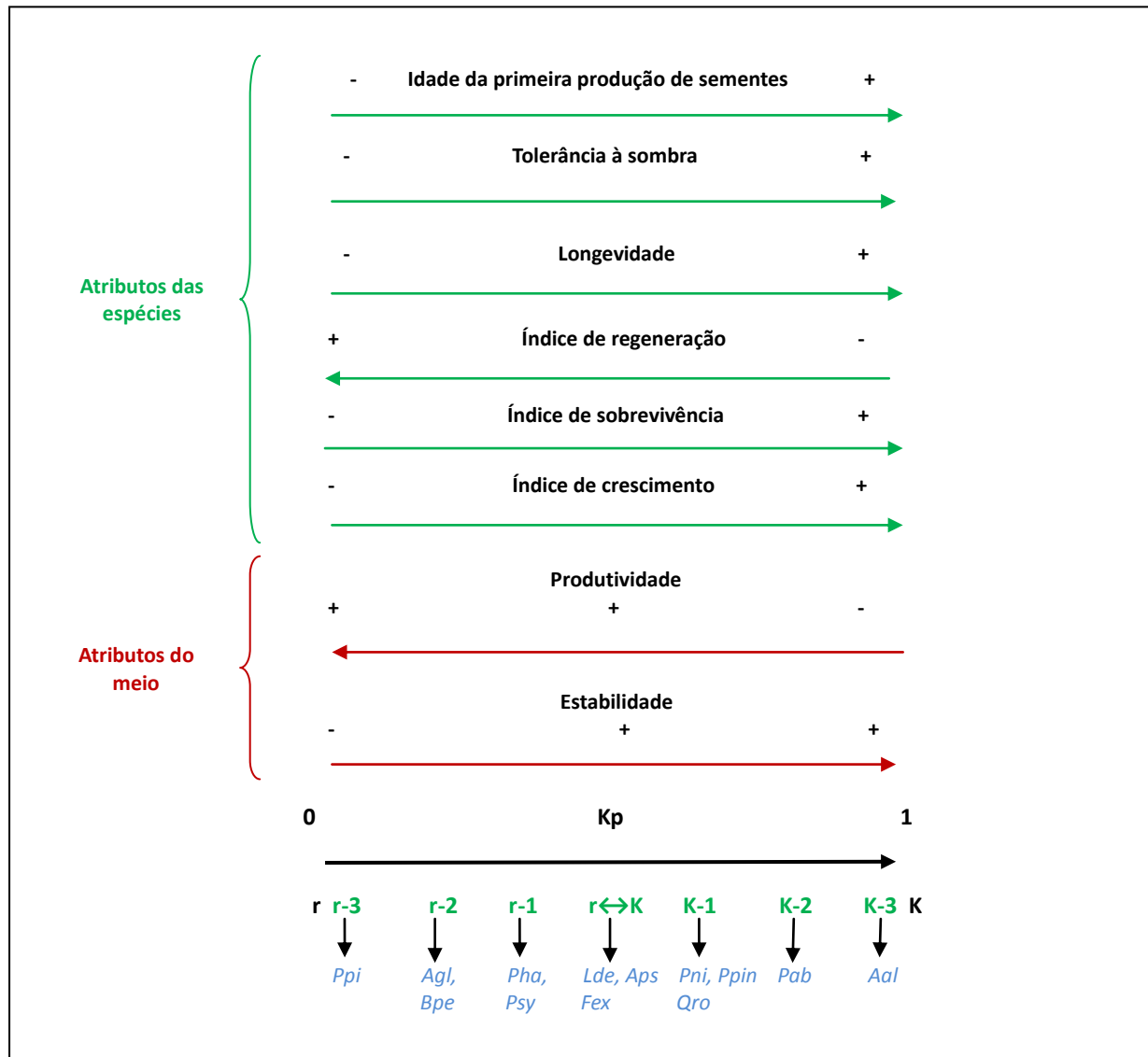


Figura 11.2. Exemplo de reinterpretação do contínuo r-K, com espécies arbóreas

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

Quadro 11.1. Reinterpretação do contínuo r-K e correspondência com o modelo C-S-R

Ambiente	Kp teórico	Kp central	EB	Modelo C-S-R
-	0		Arquétipo r	
I	0,000001-0,142857	0,071	r-3	R
II	0,142858-0,285714	0,214	r-2	S-R
III	0,285715-0,428571	0,357	r-1	C-R
IV	0,428572-0,571428	0,50	$r \leftrightarrow K$	C
V	0,571429-0,714285	0,613	K-1	C-S-R
VI	0,714286-0,857142	0,786	K-2	C-S
VII	0,857143-0,999999	0,929	K-3	S
-	1		Arquétipo K	

Os ambientes mencionados no quadro 11.1 são assim descritos (Grime, 1997):

Ambiente I: lugares com baixos níveis de estabilidade e produtividade.

Ambiente II: lugares com altos níveis de estabilidade e produtividade.

Ambiente III: habitats onde a instabilidade conduz a competição para níveis moderados e o efeito do stress é baixo.

Ambiente IV: habitats mostrando estabilidade alta e produtividade alta.

Ambiente V: Ambientes onde a competição é contida por níveis moderados de instabilidade e stress.

Ambiente VI: Ambientes onde ocorrem stress de intensidade moderada e relativamente pouco instáveis.

Ambiente VII: habitats pouco produtivos mas com estabilidade alta.

11.6 Uma Aplicação do Algoritmo COMPTO

Vou aqui aplicar o algoritmo COMPTO às treze espécies europeias utilizadas no capítulo anterior e inscritas já na figura 11.2. Os atributos das espécies utilizados são descritos no quadro 11.2. Recorremos também ao IC calculado no capítulo anterior.

11 As Estratégias Bionômicas das Espécies

Quadro 11.2. Atributos bionômicos das espécies classificadas. L = longevidade em anos; T= tolerância à sombra :5=muito tolerante. IPPS = idade da primeira produção de semente

Espécies	IC	L	T	IPPS
Ppi	0,7430	100	1	15
Agl	0,7730	150	1	15
Bpe	1,0490	120	1	15
Pha	1,5350	180	1	15
Psy	2,2760	450	1	25
Lde	4,9620	450	1	30
Aps	5,1860	300	3	20
Fex	6,9950	300	2	35
Pni	16,3430	250	1	15
Ppin	15,9820	300	1	25
Qro	16,2790	500	2	40
Aa	26,7780	300	3	40
Pab	22,0140	450	5	50
Fsy	132,5511	300	5	50

A listagem do programa insere-se na caixa 11.1. A sua saída, além do gráfico da figura 11.3, é a seguinte:

```
!Espécie Prox. K    Prox. r !
!Ppi 0.0897015 0.9102985 !
!    !
!Agl 0.1155037 0.8844963 !
!    !
!Bpe 0.2528364 0.7471636 !
!    !
!Pha 0.3531824 0.6468176 !
!    !
!Psy 0.4119259 0.5880741 !
!    !
!Lde 0.4686813 0.5313187 !
!    !
!Aps 0.4770651 0.5229349 !
!    !
!Fex 0.4875901 0.5124099 !
!    !
!Ppin 0.5155944 0.4844056 !
!    !
!Pni 0.5154355 0.4845645 !
!    !
!Qro 0.5213919 0.4786081 !
!    !
!Pab 0.5387518 0.4612482 !
!    !
!Aal 0.5543008 0.4456992 !
!    !
!Fsy 0.9308399 0.0691601 !
```

11 As Estratégias Bionômicas das Espécies

Execução feita.

Caixa 11.1. Programa compteor

```
//(c) L. S. Barreto, 2008. Programa compteor
//compto;[IC longev. toler. à sombra Idade 1ª semente]
//5=muito tolerante;
B=[0.743 100 1 15;0.773 150 1 15;1.049 120 1 15;1.535 180 1 15;...
  2.276 450 1 25;4.962 450 1 30;5.186 300 3 20;6.995 300 2 35;...
  16.343 250 1 15;15.982 300 1 25;16.279 500 2 40;...
  22.0136 300 3 40;26.778 450 5 50; 132.5511 300 5 50];...
ad=[];ed=[];le=[];pa=[];pe=[];v=[];
n = 4;m = 14;
//pesos todos iguais a 0,25
W = .25*ones(1,4);
//arquétipo K
K=[135 600 5 100];
//arquétipo r
r=[0.7 60 1 5];
//Calcular a medição entrópica das distâncias
for i = 1:m
for j = 1:n
if B(i, j) > K(j) then ad(i, j) = K(j) / B(i, j);
else ad(i, j) = B(i, j) / K(j);
end
if B(i, j) > r(j) then ed(i, j) = r(j) / B(i, j);
else ed(i, j) = B(i, j) / r(j);
end
end
end
for j = 1:n
d(j) = 0;
for i = 1:m
d(j) = d(j) + ad(i, j);
end
end
k = 1 / log(m); e = 0;
for j = 1:n
nd(j) = 0;
for i = 1:m
nd(j) = nd(j) + (ad(i, j) / d(j)) * log(ad(i, j) / d(j));
end
nd(j) = -k * nd(j);
e=e+nd(j);
end
for j = 1:n
qb(j) = (1 - nd(j)) / (n - e);
end
sqw = 0;
```

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

Caixa 11.1. Continuação

```

for j = 1:n
sqw = sqw + qb(j) * W(j);
end
for j = 1:n
q(j) = (qb(j) * W(j)) / sqw;
end
//Calcular as proximidades euclidianas
for i = 1:m
sa(i) = 0; se(i) = 0;
for j = 1:n
sa(i) = sa(i) + q(j) ^ 2 * (1 - ad(i, j)) ^ 2;
se(i) = se(i) + q(j) ^ 2 * (1 - ed(i, j)) ^ 2;
end
la(i) = (sa(i))^0.5; le(i) = (se(i))^0.5;
end
//Calcular as proximidades relativas
for i = 1:m
pa(i) = le(i) / (la(i) + le(i)); pe(i) = 1 - pa(i);
end
//Saída de resultados e gráfico
disp(["Espécie", "Prox. K", "Prox. r"])
pk=string([pa]);pr=string([pe]);x=1:14;
esp=["Ppi" "Agl" "Bpe" "Pha" "Psy" "Lde" "Aps"...
      "Fex" "Ppin" "Pni" "Qro" "Pab" "Aal" "Fsy"];
disp([esp;pk';pr'])
xset("font",2,3)
plot2d3(x,pa')
xtitle("Proximidade relativa ao arquétipo K", "Espécies", "Proximidade relativa");
xgrid();

```

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

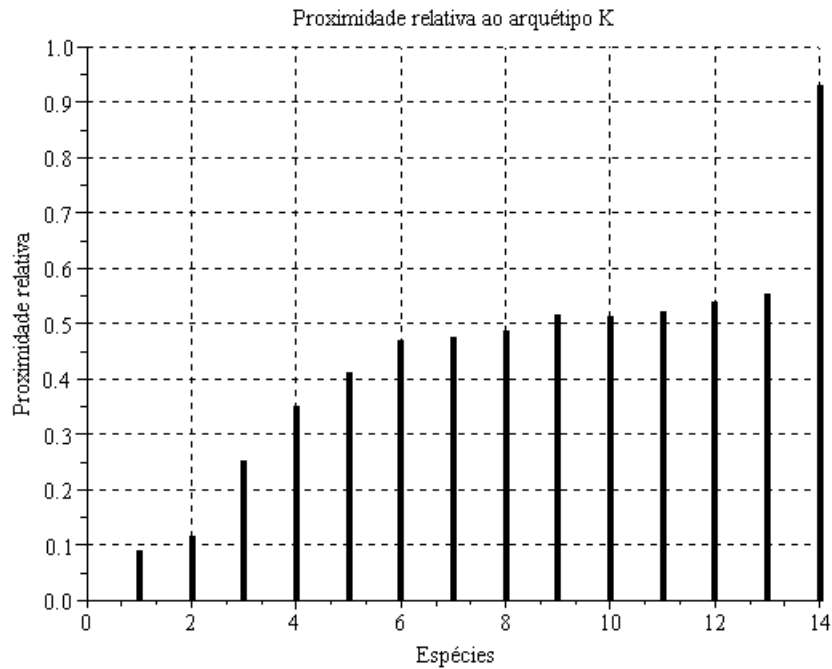


Figura 11.3. Saída do programa compteor. Gráfico posteriormente formatado com a interface da sua janela

Embora seja fácil identificar os atributos dos arquétipos r e K na caixa 11.1, eles são destacados no quadro 11.3

Quadro11.3. Atributos bionómicos dos arquétipos K e r

Arquétipo	IC	L	T	IPPS
K	135	600	5	100
r	0,7	60	1	5

Podemos agora resumir num quadro único, o 11.4, a informação até aqui gerada sobre as treze espécies de que nos temos ocupado.

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

Quadro 11.4. Resumo da informação gerada sobre as espécies arbóreas analisadas

Espécies	IC	IR	IS	Kp	EB
Ppi	0,7430	0,13766	0,86234	0,08970	r-3
Agl	0,7730	0,13138	0,86862	0,11550	r-2
Bpe	1,0490	0,07677	0,92323	0,26413	r-2
Pha	1,5350	0,03278	0,96822	0,35318	r-1
Psy	2,2760	0,01025	0,98975	0,41192	r-1
Lde	4,9620	0,00308	0,99692	0,46868	r↔K
Aps	5,1860	0,04487	0,95513	0,47706	r↔K
Fex	6,9950	0,00122	0,99878	0,48759	r↔K
Pni	15,9820	0,00026	0,99974	0,51543	K-1
Ppin	16,3430	0,01269	0,98731	0,51559	K-1
Qro	16,2790	0,00026	0,99974	0,52139	K-1
Pab	22,0140	0,00012	0,99988	0,53875	K-2
Aal	26,7780	0,00010	0,99990	0,55430	K-3
Fsy	132,5511	0,00000	1,00000	0,93084	K-3

11.7 Comparação entre Espécies com diferentes EB

Nesta secção vou fazer várias comparações entre espécies com EB diferentes. Os quatro atributos estratégicos descritos no quadro 11.2 são suficientes para as distinguir quanto às EB, mas outras características distintivas podem ser destacadas, como faço no quadro 11.5. Nele comparo estratégias r-3, r↔K, K-1 e K-3.

Nos povoamentos florestais a proporção esmagadora da biomassa geralmente concentra-se no fuste. Para efeitos caracterizadores da dinâmica do volume em pé, rastreando graficamente os seus acréscimos correntes anuais e acréscimos médios anuais, construí para cada espécie **um povoamento puro auto-desbastado equiâneo com o traço comum de terem aos 40 anos 400 m³** eventualmente por hectare, mas isto para os fins comparativos que perseguimos, neste contexto, é secundário. Em benefício da completude, e melhor apreciação, para cada grupo de espécies com a mesma estratégia elaborei os gráficos dos acréscimos mencionados que se exibem nas figuras 11.4 a 11.8, abaixo inseridas. Um gráfico para uma visão mais abrangente e rápida é o da figura 11.9.

Chegados aqui, é altura de destacar algumas ocorrências analíticas, interpretá-las e expender alguns juízos de valor.

Uma árvore, num povoamento de pinheiro bravo, no termo da sua longevidade, pressupõe a existência de seis ($R_2=6,018$) aos dez anos. O mesmo número para o freixo é de 87, para o carvalho comum 125 árvores, e para o abeto-branco 210 árvores.

Do mesmo modo, um metro cúbico de madeira aos dez anos, num pinhal bravo, gera 2,45 m³ ($1/R_1$) de madeira no fim da longevidade. A mesma existência final para o freixo é de 9,37 m³, para o carvalho comum 11 m³ e para o abeto-branco 12,94 m³.

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

Quadro 11.5. Caracterização das árvores e povoamento puro auto-desbastado equiâneo de pinheiro bravo, freixo, carvalho comum e Abeto-do-Norte. IPS= idade da primeira produção de sementes; NSQ= número de sementes num quilograma; GS= germinabilidade da semente, 1= imediata, 2= próxima época de germinação, 3= depois de prazo alargado; TS= tolerância à sombra, 5= muito intolerante, 1= muito tolerante; IC= índice de crescimento; IR =índice de regeneração; IS= índice de sobrevivência. t_i^* = idade do máximo acréscimo corrente anual das variáveis com $EL=i$

Característica	Pinheiro bravo	Freixo	Carvalho comum	Abeto-branco
c	0,05	0,038	0,041	0.042
Estratégia bion.	r-3	$r \leftrightarrow K$	K-1	K-3
Longevidade	100-120	300	500	450
Altura máxima	30 m	40 m	42 m	60
IPS	15	35	40	40
NSQ	18000-20000	14000	250-300	20000.23000
GS	1	3	2	2
TS	5	4	4	1
IC	0,743	6,695	16,279	26,778
IR	0,138	0,001	0,000	0,000
IS	0,862	0,999	1,000	1,000
R_{-2}	6,018	87,767	125,937	210,040
$R_{0,66666}$	0,5498	0,2250	0,1995	0,1814
$t_{0,666}^*$	0	20	22	27
R_1	0,4076	0,1067	0,0891	0,0773
t_1^*	8	31	32	40
R_2	0,1662	0,0114	0,0074	0,0060
t_2^*	21	49	49	63
$R_{2,6666}$	0,0914	0,0026	0,0016	0,0011
$t_{2,666}^*$	27	58	55	73
R_3	0,0677	0,0012	0,0007	0,0005
t_3^*	30	60	58	76

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

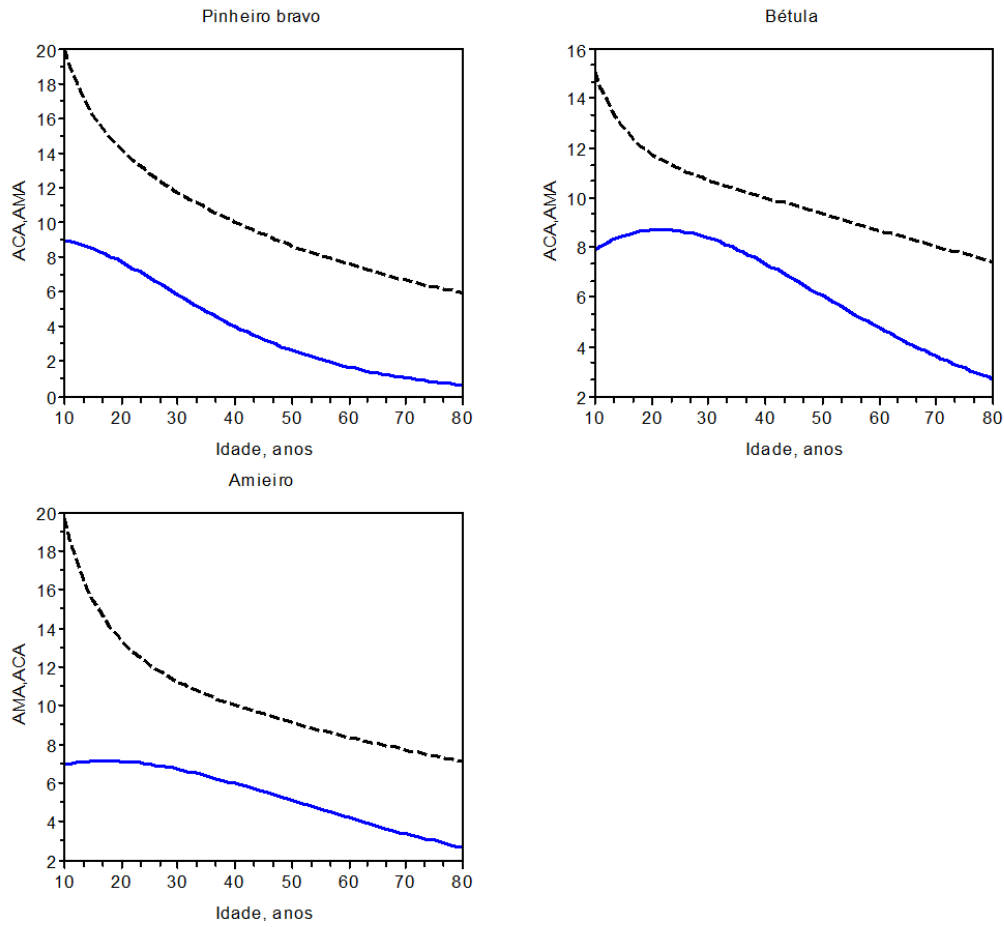


Figura 11.4. Acréscimos correntes (traço contínuo, ACA) e médios (tracejado, AMA) dos estrategas r-3 e r-2. $\text{m}^3 \text{ano}^{-1}$ unidade de área⁻¹

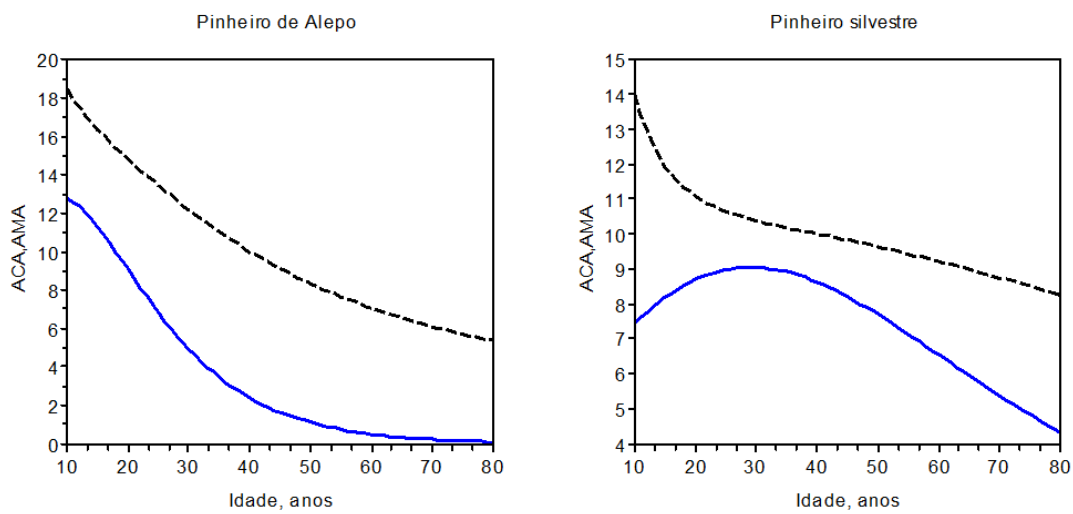


Figura 11.5. Acréscimos correntes (traço contínuo, ACA) e médios (tracejado, AMA) dos estrategas r-1. $\text{m}^3 \text{ano}^{-1}$ unidade de área⁻¹

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

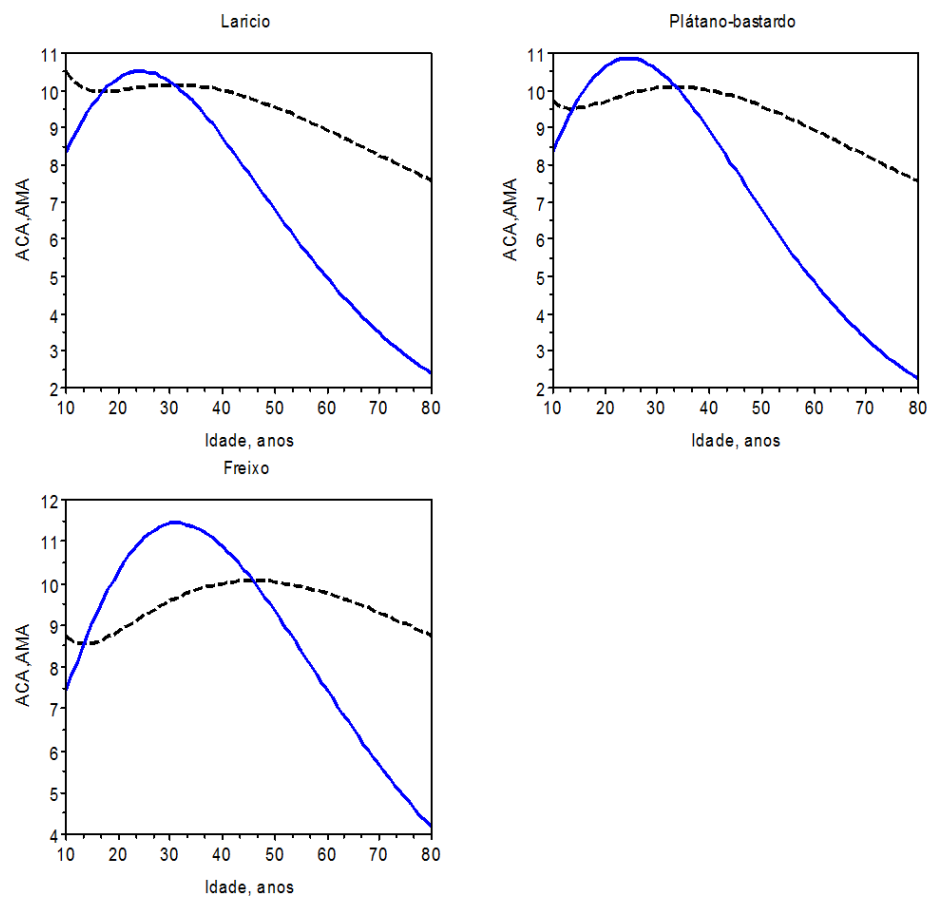


Figura 11.6. Acréscimos correntes (traço contínuo, ACA) e médios (tracejado, AMA) dos estrategas $r \leftrightarrow K$. $m^3 \text{ ano}^{-1}$ unidade de área⁻¹

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

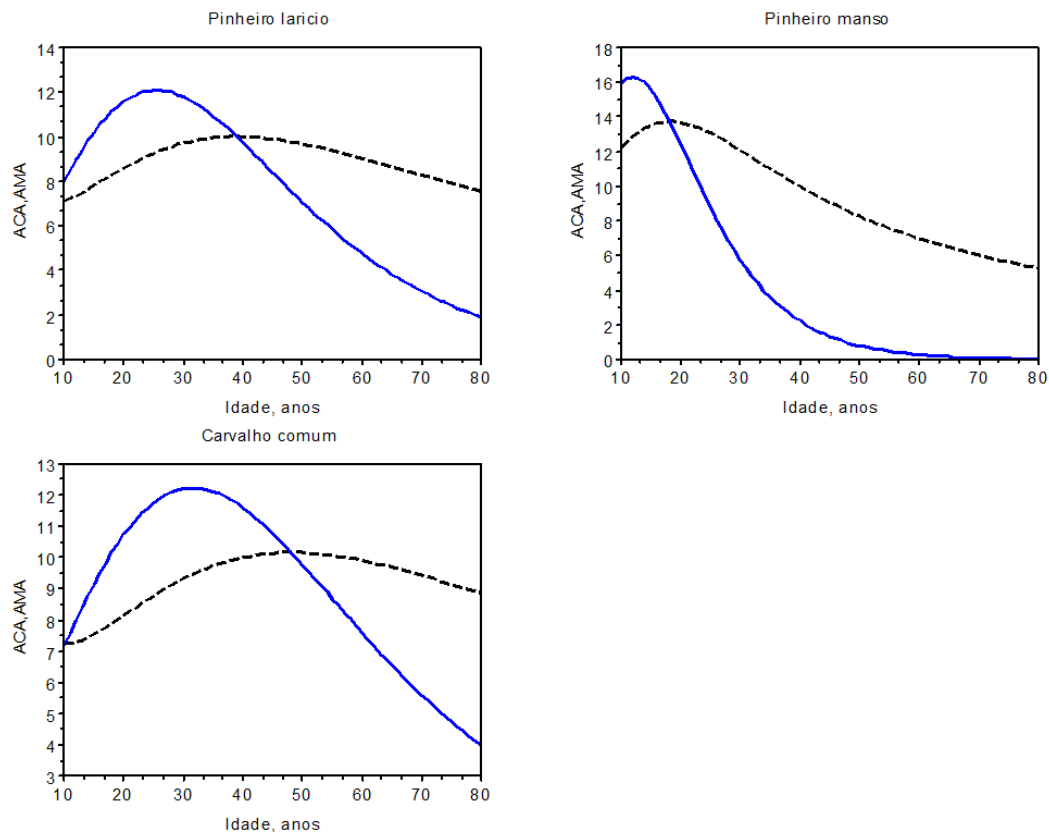


Figura 11.7. Acréscimos correntes (traço contínuo, ACA) e médios (tracejado, AMA) dos estrategas K-1. $\text{m}^3 \text{ano}^{-1}$ unidade de área⁻¹

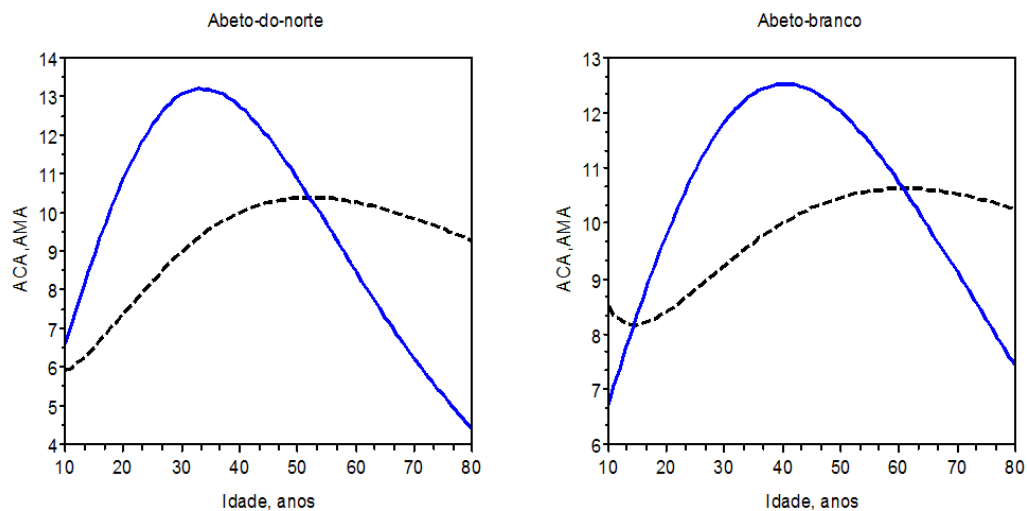


Figura 11.8. Acréscimos correntes (traço contínuo, ACA) e médios (tracejado, AMA) dos estrategas K-2 e K-3. $\text{m}^3 \text{ano}^{-1}$ unidade de área⁻¹

11 As Estratégias Bionômicas das Espécies

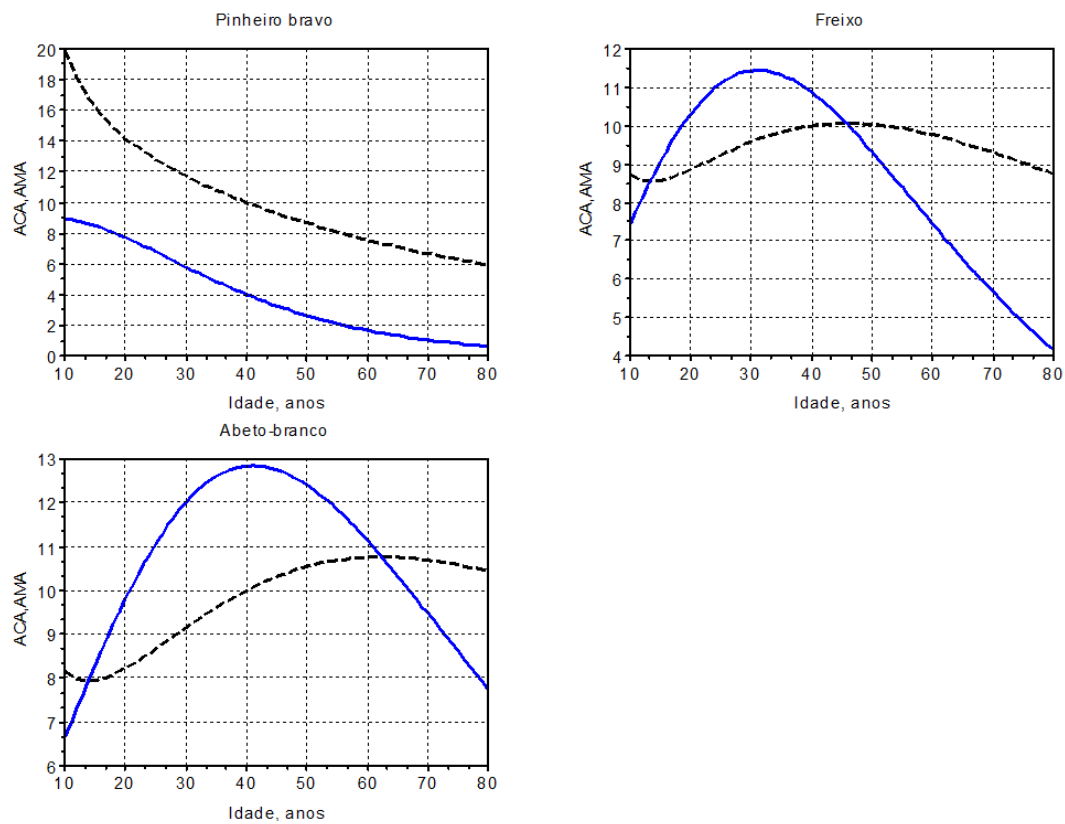


Figura 11.9. Acréscimos correntes (traço contínuo, ACA) e médios (tracejado, AMA) de estratégias r-3 (pinheiro bravo), r↔K (freixo) e K-3 (abeto branco). $\text{m}^3 \text{ano}^{-1}$ unidade de área⁻¹

Para os 40 anos, quando todos os povoamentos têm o mesmo volume em pé (400 m^3 unidade de área⁻¹) calculámos o acréscimo corrente anual para os povoamentos puros auto-desbastados e equiâneos das treze espécies. O programa que criámos tem a seguinte saída:

```
!Ppi 4.0050479 !
!      !
!Agl 5.9463201 !
!      !
!Bpe 7.3440876 !
!      !
!Pha 2.3695945 !   Espécie tipicamente mediterrânea
!      !
!Psy 8.6207533 !
!      !
!Lde 8.7385996 !
!      !
```

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

```
!Aps 8.9070236 !
!      !
!Fex 10.876361 !
!      !
!Ppin 9.717848 !
!      !
!Pni 2.2297759 !      Espécie tipicamente mediterrânea
!      !
!Qro 11.590901 !
!      !
!Pab 12.526912 !
!      !
!Aal 12.740973 !
!      !
!Fsy 16.223376 !
```

Execução feita.

e o gráfico da figura 11.10.

O pinheiro de Alepo (espécie 4) e o pinheiro manso (espécie 10), na figura 11.10 e na saída numérica do programa utilizado, comportam-se como alienígenas, ou como muitas vezes hoje se diz, são *outsiders*. O mesmo se passa nas figuras 11.5 e 11.7, onde também surgem. Isto deve-se ao facto de serem dois pinheiros de cariz marcadamente mediterrânico, provenientes de uma flora e meio diferentes, onde tiveram a sua evolução. O método de análise desenvolvido revela suficiente sensibilidade para detestar esta diferenciação evolutiva.

A finalizar, conforme o exposto na figura 11.11, comparemos a dinâmica das produtividades primárias líquidas do pinheiro bravo, recorrendo a Barreto (2004) e do carvalho comum, apoiando-nos em Barreto (2010b), As duas dinâmicas refletem claramente as estratégias de uma espécie pioneira, oportunista, de crescimento inicial explosivo e vida efémera, e a de outra com as características de longevidade e competitividade de um estratega K, como o Qro.

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

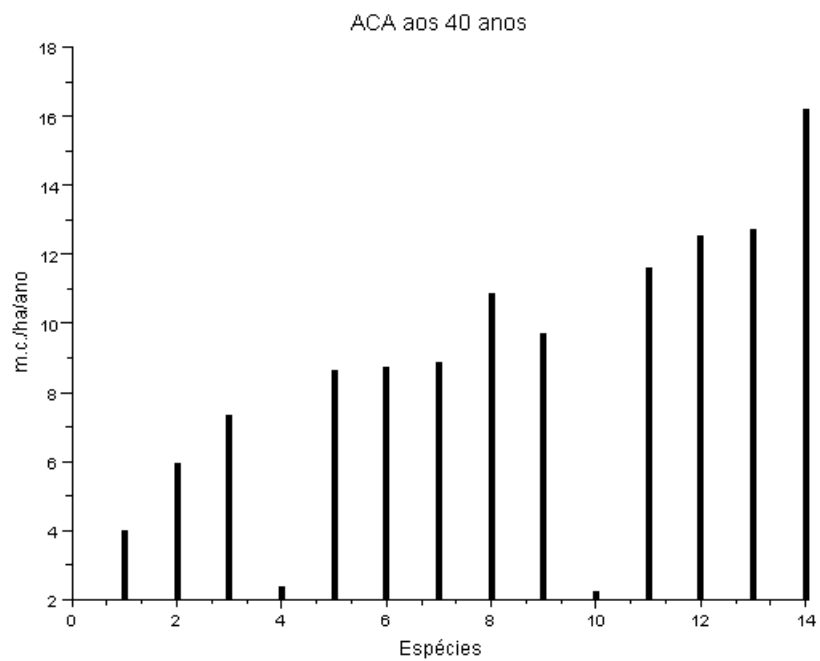
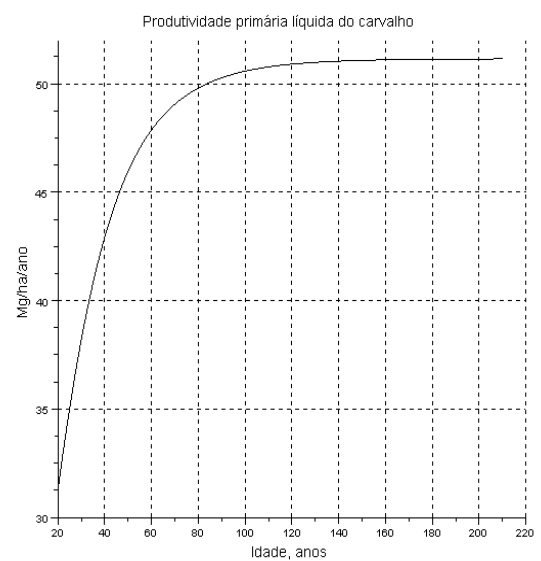
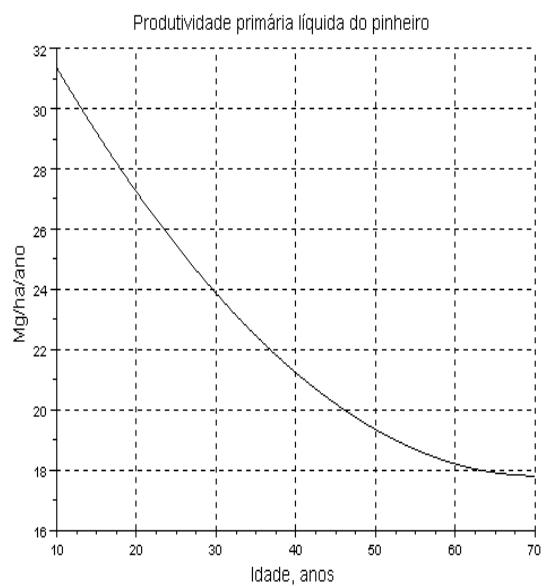


Figura 11.10. Acréscimos correntes anuais (ACA) dos povoamentos puros auto-desbastados equiâneos das treze espécies aos 40 anos, com 400 m^3 de volume em pé



11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

Figura 11.11. Padrões da dinâmica da produtividade primária líquida num PAPR de Ppi (r-3; altura dominante aos 40 anos=24 m; $Fw=0,19$), e num PAPR de Qro (K-1), caracterizado por exibir aos 20 anos 5000 árvores ha^{-1} , dap médio de 7,2 cm e altura média de 6m

11.8 Conclusões e Comentários

Sobre a informação do quadro 11.2 e figuras 11.4 a 11.9, destacamos o seguinte:

1. A coerência do ordenamento dos IC, IR e IS na classificação das EB mostra a sua consistência com os outros três atributos das espécies (quadros 11.2 e 11.4), do ponto de vista da estrutura de uma EB.
2. Por outro lado, dada a figura 10.2, também se confere um nível de verosimilitude vincadamente aceitável à caracterização das espécies, às conjecturas da simetria tempo-espaço entre as coortes e as populações estruturadas (cap. 9), e da sensibilidade do valor próprio dominante λ , que suporta os IC, IR e IS.
3. Confirma-se ser possível escrutinar as EB recorrendo a um número parcimonioso de atributos estratégicos das espécies.
4. A informação gerada é coerente com a caracterização das estratégias, encontrada na literatura, exposta na secção 11.3. Por exemplo, IR decresce com K_p e o inverso acontece com o IC e o IS.
5. Se usarmos o conjunto de atributos [IR IS] para caracterizar as espécies arbóreas, o arquétipo r é descrito por [1, 0] e o arquétipo K por [0, 1].
6. A informação do quadro 10.7 pode agora ser vista na perspectiva das EB. Verifica-se a tendência para c_1 crescer de r para K. O mesmo acontece com a soma do VR de cada classe. Na maioria das espécies o máximo valor reprodutivo ocorre na classe IV.
7. O crescimento explosivo inicial dos estrategas r-3 e r-2, não permite que o acréscimo corrente anual alguma vez seja superior ao acréscimo médio anual. Isto tem consequências importantes ao nível da economia do ordenamento dos seus povoamentos. A não ser que haja um forte gradiente de preço associado ao material de maiores dimensões, o valor de expectativa do solo é sempre decrescente. Para uma ilustração desta asserção ver Barreto (2004: capítulo 4).
8. No contínuo r-K, com o aumento da proximidade ao arquétipo K, aumenta a idade de ocorrência do máximo valor do acréscimo corrente anual, e o volume deste.
9. O padrão de crescimento de uma espécie é uma sua característica bionómica distintiva e relevante. A resposta de um povoamento florestal ao desbaste é condicionada pelo padrão de crescimento associado à EB da sua espécie, pelo que a análise aqui gerada tem também relevância prática.
10. As taxas relativas de mortalidade, das espécies utilizadas na figura 11.9, são exibidas na figura 11.12. Atendendo-se ao quadro 11.5, verifica-se que o carácter distintivo da EB não é o valor de c mas R_2 . Os estrategas K têm plântulas mais pequenas mas com maior taxa relativa de crescimento (lembrem-se as relações entre os vários R_i ; caixa 7.1) e muito maior longevidade que os estrategas r, por isso também podem iniciar a produção de sementes mais tarde, e inicialmente atribuir os recursos que obtêm só à manutenção e crescimento. Estes aspectos são relevantes para a capacidade competitiva das espécies em povoamentos mistos.

Os valores de K_p são sensíveis aos valores dos atributos dos arquétipos, mas as posições relativas das espécies, o seu ordenamento no espaço linear r-K, não o é. O estudo exaustivo das espécies arbóreas de uma zona ou região bio-climática pode permitir usar arquétipos com maior

11 As Estratégias Bionómicas das Espécies

representatividade, digamos assim, ou mesmo usar os valores extremos dos atributos das espécies para os construir.

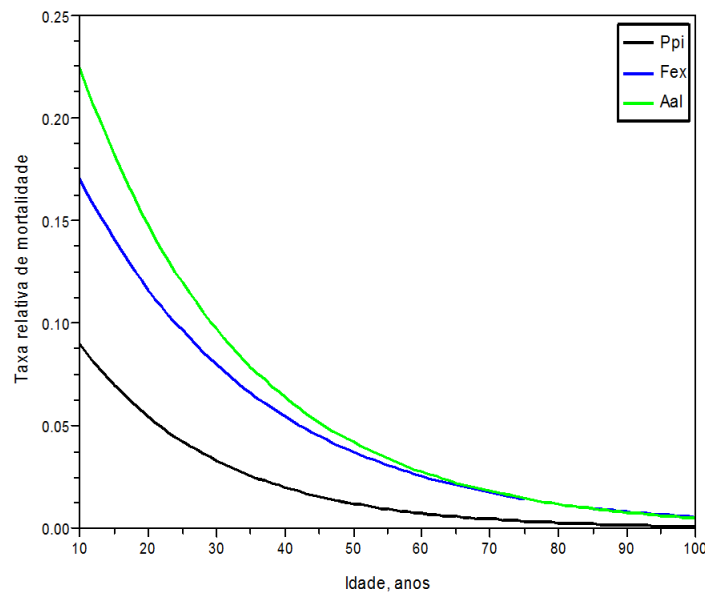


Figura 11.12. Taxas relativas de mortalidade do pinheiro bravo (r -3), freixo ($r \leftrightarrow K$) e abeto-branco (K -3)

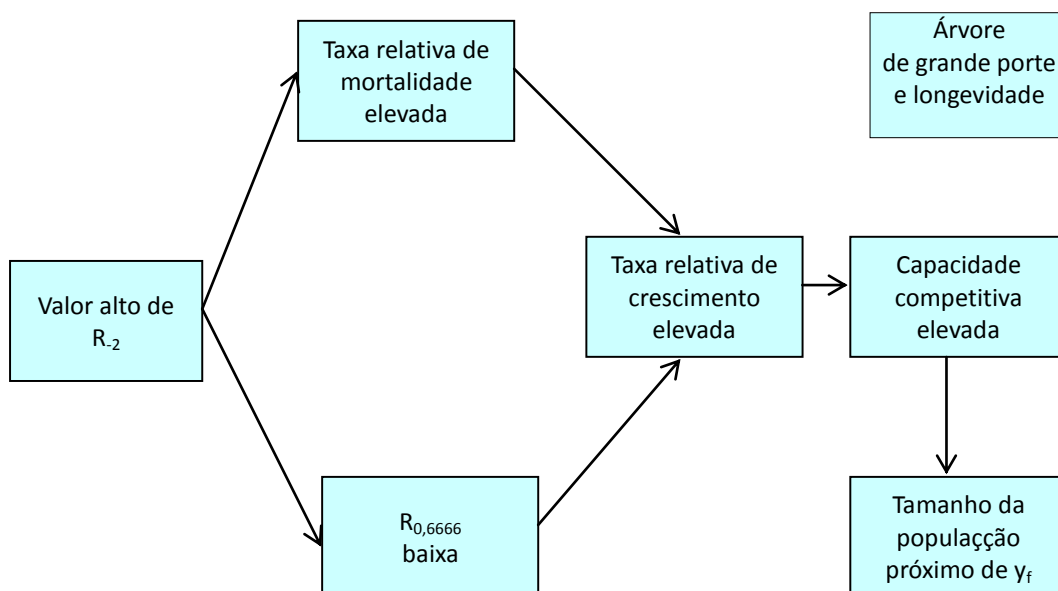


Figura 11.13. Características de crescimento dos estrategistas K e o seu comportamento estratégico

Não devemos esquecer que não há classificações absolutas. As classificações são um compromisso e uma convenção.

11.9 Bibliografia

- Barreto, L. S., 1994. *Alto Fuste Regular. Instrumentos para a sua Gestão*. Publicações Ciência e Vida, Lda., Lisboa, Portugal.
- Barreto, L. S., 2004. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. “e-book”. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2009. Growth, Regeneration, and Survival Indices for Tree Species. *Silva Lusitana* 17(1):83-95.
- Barreto, L. S., 2008. The Reconciliation of the r-K, and C-S-R Models for Life-History Strategies. *Silva Lusitana*, 16(1):97-103.
- Barreto, L. S., 2010a. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2010b. *Introducing Simulator SB-IberiQu, and Algorithm SB-AloThin*. Pre-print 03/10. Costa de Caparica. Divulgação restrita
- Brezeziecki, B., Kienast, F., 1994. Classifying the Life-History Strategies of trees on the Basis of the Grimean Model. *Forest Ecology and Management* 69:167-187.
- Crawley, M. J., 1997. Life History and Environment. Em M. J. Crawley, Ed., *Plant Ecology*, Segunda edição. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom. pp. 73-131.
- Grime, J. P., 1997. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Segunda edição. John Willey & Sons, Ltd., New York, E.U.A.
- Hwang, C. L. e Yoon, K., 1984. *Multiple Attribute Decision Making*. Springer-Verlag, New York, E.U.A.
- Yoon, K.P. e C. L. Hwang, 1995. *Multiple Attribute Decision Making. An Introduction*. Sage Publications, Inc., Thousand Oaks, California, E.U.A.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. D., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, E.U.A.
- Sala, G., 1957. *Vivai Forestali*. Ramo Editoriale degli Agricoltori, Roma.
- Zeleny, M., 1982. *Multiple Criteria Decision Making*. McGraw-Hill, New York, U. S. A.

12 A Lei de Kleiber

12 A Lei de Kleiber

12.1 Introdução

Neste capítulo, adapto o capítulo 11 de Barreto (2010) ao contexto deste livro, e explano uma aplicação da teoria exposta, no suporte a uma conjectura sobre a extensão às plantas de uma das mais célebres equações alométricas: a chamada lei de Kleiber (1932).

Em vários grupos taxonómicos, nomeadamente os mamíferos, conhecem-se de longa data equações alométricas da forma

$$y = \text{constante } W^a \quad (12.1)$$

em que y é tanto a **taxa de metabolismo**, como a **longevidade** ou ainda o **ritmo cardíaco** e W a **biomassa dos indivíduos** ($y_{2,7}$). Uma das mais conhecidas e exploradas nas suas implicações é a equação em que y é a taxa de metabolismo basal dos animais (TMB):

$$TMB \propto y_{2,7}^a \quad (12.2)$$

Nos dados empíricos colhidos de vária origem (e.g., Savage, *et al.* 2004) o expoente varia de 2/3 a 3/4. O último valor ($a=3/4$) corresponde à chamada lei de Kleiber e foi proposta por este autor em 1932 (Kleiber, 1932). O primeiro a propor e a justificar $a=2/3$ foi Rubner (1883). Desde então, vários autores têm-se empenhado em estabelecer justificações para o valor do expoente, na equação (12.2). Estas justificações não têm merecido aceitação unanime, sendo esta questão tida por muitos como aguardando cabal solução.

Uma justificação para a lei de Kleiber ($a=3/4$) deve-se a West, Brown e Enquist (1997;2000). Estes autores combinam princípios da física, fisiologia e o pressuposto de que o processo evolutivo leva a uma rede de distribuição dos recursos às células que minimize o seu custo (dissipação de energia) para o organismo (plantas e animais). A lei de Kleiber seria imposta pela geometria fractal da rede resultante, que impunha a taxa a que os nutrientes e oxigénio chegavam às células. As relações alométricas envolvendo $y_{2,7}$ elevado a um expoente de valor absoluto igual a 1/4 (ver capítulo 3) seriam consequências das taxas de metabolismos impostas pela lei de Kleiber, que por sua vez é imposta pela geometria da rede, como se cabou de dizer. Embora o artigo tenha despoletado uma abundante investigação, em ecologia e fisiologia, recebeu logo a rejeição de vários autores, como por exemplo, Banavar, Maritan e Rinaldo (1999), e Dodds *et al.* (2001). Em meados da década passada, ocorreu um acalorado debate, nas páginas da revista *Functional Ecology*, sobre a correção da prova (modelo) de West, Brown e Enquist, também participantes, donde provavelmente o facto mais relevante dele resultante foi a emergência da falta de clareza do seu modelo (Kozłowski e Konarzewski 2004, 2005; Brown, West e Enquist, 2005).

Nas páginas desta mesma publicação, M. Emile F. Apol, Rampal S. Etienne e Han Olff publicaram dois artigos (Etienne, Apol e Olff, 2006; Apol, Etienne e Olff, 2008) em que escarpelizam minuciosamente a prova de West, Brown e Enquist. No artigo de 2008, mostram que ela está incompleta, não sustenta de facto a lei de Kleiber e a linha de pesquisa por eles avançada, mesmo corrigida e modificada não conduz à justificação desta lei. Encerram a sua análise propondo que se

12 A Lei de Kleiber

procure outra linha de inquirição para fundamentar a lei dos 3/4 de Kleiber, que outros autores já formularam, como por exemplo, Meer (2006).

Também Barenblatt e Monin (1983) já tinham formulado uma justificação exclusivamente física para a lei de Kleiber. Nela se mostra que o expoente 0,75 é devido á geometria fractal da superfície dos órgãos respiratórios. A dimensão linear destas superfícies não tem o expoente normal 2, mas sim um valor entre 2 e 3. Para o homem, por exemplo, é 2,4.

Vou estender esta prova às plantas, ao mesmo tempo que mostro a capacidade e correção da minha teoria para as populações quando aplicada às árvores.

12.2 A Formulação de uma Hipótese

Começo por procurar uma analogia, entre a respiração dos animais utilizada para medir a TMB e um processo ligado ao crescimento das plantas. O meu elo de ligação é o seguinte: na respiração o oxigénio é absorvido na superfície dos órgãos respiratórios, enquanto na fotossíntese o carbono é primeiro absorvido pela superfície das células que contêm clorofila.

Recorro agora à prova de Barenblatt e Monin (1983), onde se relaciona a absorção do oxigénio na respiração à superfície onde ele é absorvido.

Chegado aqui, formulo a minha hipótese a testar: **Entre a fotossíntese líquida (expressa em unidades de massa seca por planta e por período de tempo), N_p , e a biomassa total seca da planta existe a seguinte relação alométrica:**

$$N_p \propto W^{0,75} \quad (12.3)$$

11.3 Um Modelo para a Hipótese

A minha segunda conjectura é a seguinte:

N_p é determinada por

- Peso total da planta W .
- Peso de clorofila por unidade de volume da folha, p .
- Capacidade de absorção de carbono pelas folhas, A .

Escrevo a seguinte equação, onde C é uma constante adimensional:

$$N_p = f(C, W, p, A) \quad (12.4)$$

Adopto o seguinte sistema de unidades: L, M, T, M_c , onde M_c é a dimensão da massa de carbono absorvido na folha. As dimensões das variáveis são:

$$[N_p] = M_c T^{-1} \quad [W] = M \quad [p] = M L^{-3} \quad [A] = M_c L^{-n} T^{-1}$$

12 A Lei de Kleiber

Como expoente da dimensão linear L , da superfície das células onde o carbono é absorvido, não escrevo 2, mas sim n , um valor a esclarecer posteriormente.

Aplicando o procedimento da análise dimensional introduzido anteriormente (capítulo 2), posso agora escrever:

$$N_p = C W^x p^y A^z \quad (12.5)$$

o que conduz ao seguinte sistema de equações:

$$-z = -1 \quad (12.6)$$

$$-3y - nz = 0 \quad (12.7)$$

$$x + y = 0 \quad (12.8)$$

A solução deste sistema é: $z=1$, $y=-n/3$, $x=n/3$, pelo que posso escrever a equação procurada:

$$N_p = \alpha W^\beta \quad (12.9)$$

sendo $\alpha = C A p^{-\beta}$ e $\beta = n/3$.

12.4 A Interpretação do Modelo

Se o carbono fosse absorvido por uma superfície de geometria normal seria $n=2$ e viria $\beta=2/3$; se absorvido por um volume teríamos $n=3$ e $\beta=1$. Para β ser igual a 0,75, é porque a superfície onde o carbono é absorvido no interior da folha é fractal e verifica-se $n=2,25$. É improvável que este valor de n seja o mesmo para todas as plantas e por isso um valor cerca de 0,75, é um compromisso entre as diversas anatomias foliares existentes e condições de stress em que as plantas crescem.

12.5 Uma corroboração recorrendo a árvores

Embora Niklas e Enquist (2001), a partir da análise de dados de várias fontes, tenham produzido evidência que suporta os resultados das duas últimas secções, vou recorrer à teoria atrás exposta, nomeadamente nos capítulos 2, 3 e 6 para obter uma confirmação para o crescimento de espécies arbóreas.

12.5.1 Conjeturas complementares

Para o crescimento da árvore, a informação encontrada em Chapin III, Matson, and Mooney (2002:128), permite-me escrever a seguintes equação:

$$N_p = k C \quad (12.8)$$

onde:

- C é a nova biomassa criada ano⁻¹
- O valor de k situa-se no intervalo 1,4-2,5

W é a biomassa total da árvore expressa em kg de matéria seca árvore⁻¹, e N_p e C em kg de matéria seca árvore⁻¹ ano⁻¹.

Quadro 12.1. Espécies utilizadas e sua caracterização, na perspectiva da análise desenvolvida.

Espécies	EB	Y _{2.71f}	c	R ₁	R _{2,6666}	t*	W
<i>Abies grandis</i>	K-3	6000	0,055	0,0519	0,00037	47,5	59,04415
<i>Abies procera</i>	K-3	6000	0,049	0,043	0,00023	53,4	50,06287
<i>Fagus sylvatica</i>	K-3	6000	0,043	0,0325	0,00011	61,4	39,5629
<i>Abies alba</i>	K-2	5000	0,031	0,0773	0,00108	72,0	70,71399
<i>Cedrus atlantica</i>	K-2	5000	0,036	0,1219	0,00366	57,9	110,61
<i>Eucalyptus grandis</i>	K-2	5000	0,062	0,0982	0,00205	39,4	89,05694
<i>Picea abies</i>	K-2	5000	0,042	0,069	0,0008	56,8	63,63334
<i>Pinus nigra ssp. laricio</i>	K-2	5000	0,051	0,1108	0,00283	44,7	100,3815
<i>Pinus pinea</i>	K-2	5000	0,105	0,2897	0,03675	21,4	296,7564
<i>Quercus robur</i>	K-2	5000	0,041	0,0891	0,00158	55,4	80,99112
<i>Larix decidua</i>	K-1	4000	0,043	0,1579	0,00729	47,1	116,2084
<i>Larix kaempferi</i>	K-1	4000	0,035	0,1928	0,0124	52,3	145,0334
<i>Picea sitchensis</i>	K-1	4000	0,048	0,1176	0,00332	46,3	85,28153
<i>Pinus sylvestris</i>	K-1	4000	0,03	0,1709	0,00899	61,7	126,6654
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	K-1	4000	0,046	0,1103	0,0028	48,5	79,93391
<i>Tsuga heterophylla</i>	K-1	4000	0,039	0,1111	0,00285	55,3	80,51645
<i>Acer pseudoplatanus</i>	R<->K	2000	0,045	0,1483	0,00616	46,1	54,28653
<i>Alnus glutinosa</i>	R<->K	2000	0,029	0,2942	0,03828	50,8	121,0816
<i>Fraxinus excelsior</i>	R<->K	2000	0,038	0,1067	0,00256	57,0	38,67592
<i>Alnus rubra</i>	r-1	1000	0,049	0,0914	0,0017	47,8	16,6023
<i>Picea mariana</i>	r-1	1000	0,035	0,1019	0,00227	61,6	18,46514
<i>Pinus contorta</i>	r-2	500	0,038	0,1291	0,00425	54,7	11,72728
<i>Pinus elliotii</i>	r-2	500	0,083	0,1383	0,00511	30,0	12,60476
<i>Pinus resinosa</i>	r-2	500	0,026	0,1388	0,00517	73,9	12,65851
<i>Pinus taeda</i>	r-2	500	0,06	0,2104	0,01567	33,7	20,05903
<i>Betula pendula</i>	r-3	250	0,035	0,2233	0,01836	49,6	10,75768
<i>Pinus halepensis</i>	r-3	250	0,082	0,4293	0,10489	19,9	25,68708
<i>Pinus pinaster</i>	r-3	250	0,05	0,4076	0,09134	27,4	23,7611
<i>Pinus strobus</i>	r-3	250	0,03	0,2112	0,01583	57,4	10,07462

12 A Lei de Kleiber

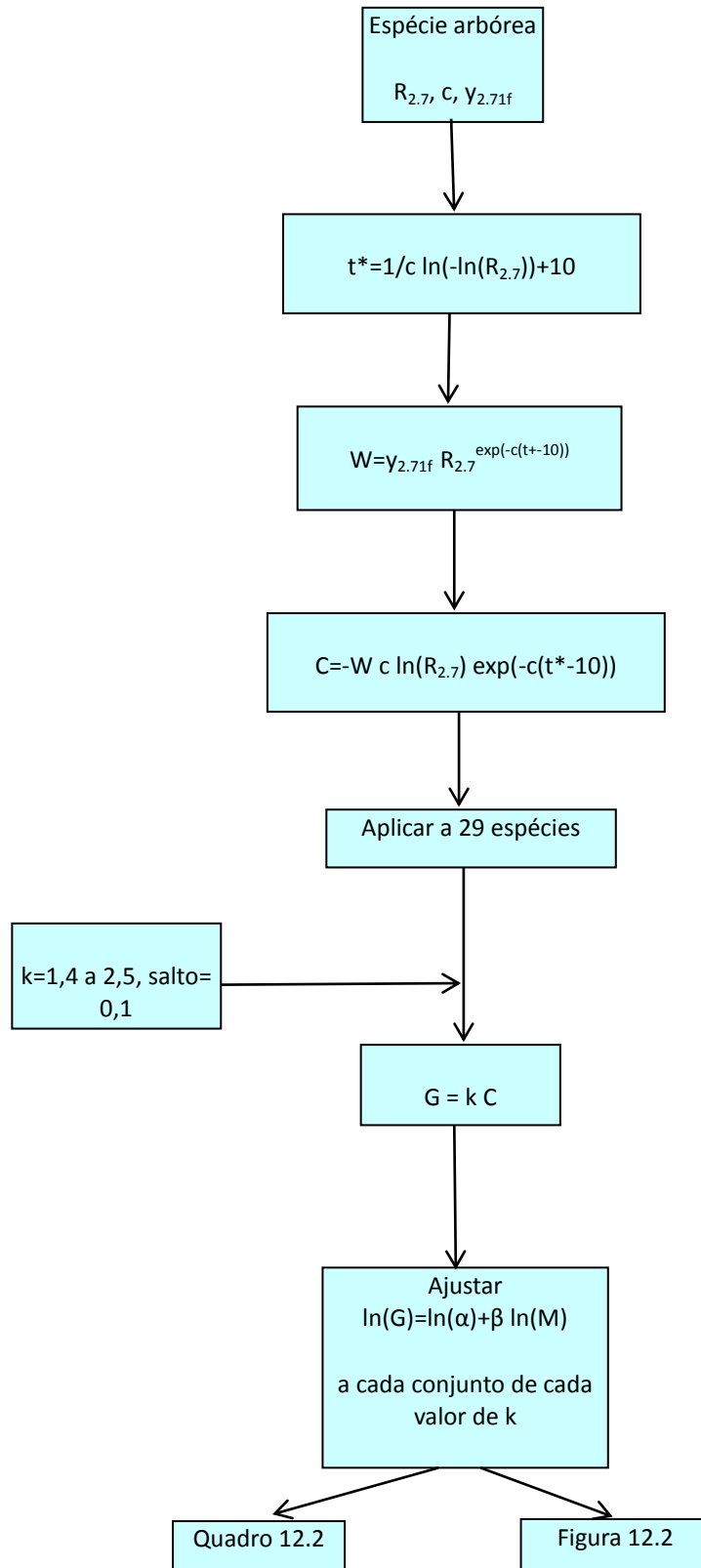


Figura 12.1. Fluxograma do processo de análise aplicado

12.5.2 Um Procedimento Analítico

A aplicação da teoria é feita através do procedimento que passo a descrever.

Considero um conjunto de 29 árvores cujas dinâmicas e estratégias bionômicas (EB) caracterizei, e calculo para cada espécie:

- A idade t^* , do acréscimo corrente anual máximo da biomassa total (eq. (4.23)).
- Estabeleço valores plausíveis da biomassa final da árvore tendo em conta a estratégia bionômica ($y_{2.71f}$, kg de matéria seca).
- Calculo a biomassa total da árvore na idade t^* , W , e o respectivo acréscimo corrente anual C (eqs. (4.7), (4.24)).
- Para valores de $k=1,4; 1,5; 1,6...2,5$, ajusto a forma logarítmica da eq. (12.9).
- O método é esquematizado no diagrama a figura 12.1.

No quadro 11.1, insiro as espécies e os valores calculados.

12.5.3 Resultados

Os resultados obtidos inserem-se no quadro 12.2 e na figura 12.2.

Quadro 12.2. Resultados dos ajustamentos empreendidos

k	β	R_{aj}^2	F	p	AIC
1,4	0,5856	0,7560	87,769	0	- 1,013
1,5	0,6082	0,7756	97,769	0	- 1,0966
1,6	0,6293	0,7925	107,96	0	- 1,1751
1,7	0,6491	0,8072	118,26	0	- 1,2487
1,8	0,6678	0,8201	128,61	0	- 1,3175
1,9	0,6855	0,8313	138,93	0	- 1,3817
2,0	0,7022	0,8410	149,12	0	- 1,4413
2,1	0,7182	0,8495	159,09	0	- 1,4963
2,2	0,7334	0,8570	168,75	0	- 1,547
2,3	0,7479	0,8634	178,01	0	- 1,5932
2,4	0,7618	0,8690	186,78	0	- 1,6351
2,5	0,7752	0,8739	194,99	0	- 1,6727

Verifica-se que a qualidade dos ajustamentos aumenta com o valor de k .

A relação entre k e β é não linear, e β cresce monotonicamente com k .

O valor mais perto de 0,75 corresponde a $k=2,3$.

Para as árvores, Niklas e Enquist (2001:2923), encontraram $\beta=0.791\pm0.03$.

12.5.4 Conclusão e Interpretação

Os valores do quadro 12.2 excluem a existência de um só valor para o expoente, e fazem-no depender das condições em que a TMB ou N_p são medidas, o que já era admitido por outros

12 A Lei de Kleiber

autores, para os animais. Quanto maior é k , maior é o stress, ou desajustamento ambiental, a que as plantas estão a ser submetidas. Se todos os indivíduos, de diversas espécies, estiverem nas melhores condições (ou em repouso absoluto, no caso dos animais), o valor de $2/3$ é possível de ocorrer. Do mesmo modo, a verificação de expoentes maiores que $0,75$ não pode ser excluída.

O crescimento das plantas sem estarem sujeitas a qualquer stress ou sendo este muito baixo é raro na natureza (e.g., Schulze, Beck, Muller-Hoerstein, 2005:8). Também não é plausível que estejam sempre em situações de desajustamento muito elevado, pelo que **podemos aceitar que a análise desenvolvida, baseada na teoria anteriormente exposta, foi capaz de confirmar a possível verificação da lei de Kleiber, como se pretendia.**

O método aplicado às árvores pode ser estendido a animais, desde que a informação necessária esteja disponível.

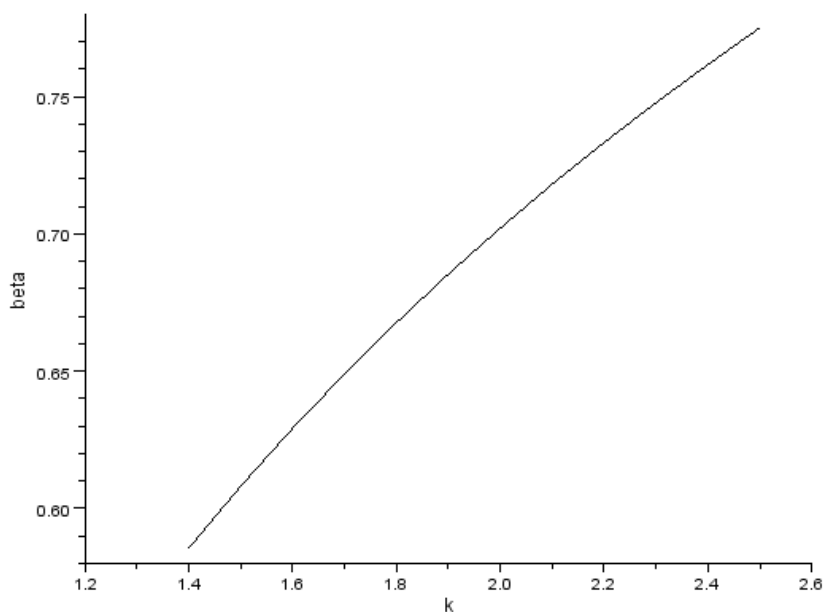


Figura 12.2. Relação entre k e β

12.6 Bibliografia

- Apol, M.E.F., R.S. Etienne e H. Olff, 2008. Revisiting the evolutionary origin of allometric metabolic scaling in biology. *Functional Ecology*, 22, 1070-1080.
- Banavar, J.R., A. Maritan e A. Rinaldo, 1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature* 399, 130–132.
- Barenblatt, G. I., 2003. *Scaling*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barenblatt, G. I. e A. S. Monin (1983). Similarity Principles for the Biology of Pelagic Animals. *Proc Nat Acad Sci U S A* 80: 3540–3542.

12 A Lei de Kleiber

Barreto, L. S., para publicação. *Plant Growth and Kleiber's Law. A Theoretical and Simulative Inquiry*. Preprint divulgado restritamente em Fevereiro e Março de 2009. Submetido à revista *Silva Lusitana* em Abril de 2009.

Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.

Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.

Brown, J.H., G.B. West e B.J. Enquist, 2005. Yes, West, Brown and Enquist's model of allometric scaling is both mathematically correct and biologically relevant. *Functional Ecology* 19:735–738.

Chapin III, F. S., P. A. Matson, and H. A. Mooney, 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.

Dodds, P.S., D.H. Rothman e J.S. Weitz, 2001. Re-examination of the '3/4-law' of metabolism. *Journal of Theoretical Biology* 209, 9–27.

Etienne, R.S., M.E.F. Apol e H. Olff, 2006. Demystifying the West, Brown & Enquist model of the allometry of metabolism. *Functional Ecology*, 20, 394–399, 743.

Kleiber, M., 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6, 315–353.

Kozłowski, J. e M. Konarzewski, 2004. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional Ecology* 18: 283–289.
doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00830.x

Kozłowski, J. e M. Konarzewski, 2005. West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again: the same questions remain. *Functional Ecology* 19: 739–743.

Meer, J. van der, 2006. Metabolic theories in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 136–140.

Niklas K. J., 1994. *Plant Allometry. The Scaling of Form and Process*. The University of Chicago Press, Chicago.

Niklas K. J., e B. J. Enquist, (2001) Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proc Nat Acad Sci U S A* 98: 2922–2927.

Savage, V.M., Gillooly, J.F., Woodruff, W.H., West, G.B., Allen, A.P., Enquist, B.J. & Brown, J.H., 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Functional Ecology*, 18, 257–282.

Schulze, E-D, E. Beck e K. Muller-Hoerstein, 2005. *Plant Ecology*. Springer, Berlin.

West, G.B., J.H. Brown e B.J. Enquist, 1997. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. *Science* 276, 122–126.

West, G. B., J. H. Brown,., and B. J. Enquist, 2000. The Origin of Universal Scaling Laws in Biology. Em J. H. Brown, and G. B. West, (compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 87-112.

13 Meta-populações

13 Meta-populações

13.1 Introdução

Nos capítulos anteriores, nomeadamente nos 4, 5 e 6, consideramos as populações fechadas, pois não **entravam imigrantes** vindos de outras populações existentes noutros locais, nem **saíam emigrantes** para o exterior, em busca de outros sítios para viver.

Esta assunção pouco realista, na maioria das situações reais, vai ser agora abandonada. A verdade é que uma espécie, numa região, é formada por um **conjunto de populações locais**, habitando **áreas disjuntas** da paisagem e **trocando indivíduos** entre si, pois eles evidenciam capacidade de dispersão. Este conjunto de populações abertas em que os indivíduos revelam dispersividade é uma **meta-população**. Na realidade, podem ocorrer populações locais que exibam emigração e imigração, ou só exibam um destes tipos de migração. Estas características da população podem não ser estáticas e variarem no tempo. Na figura 13.1 exibo um modelo gráfico geral de uma meta-população.

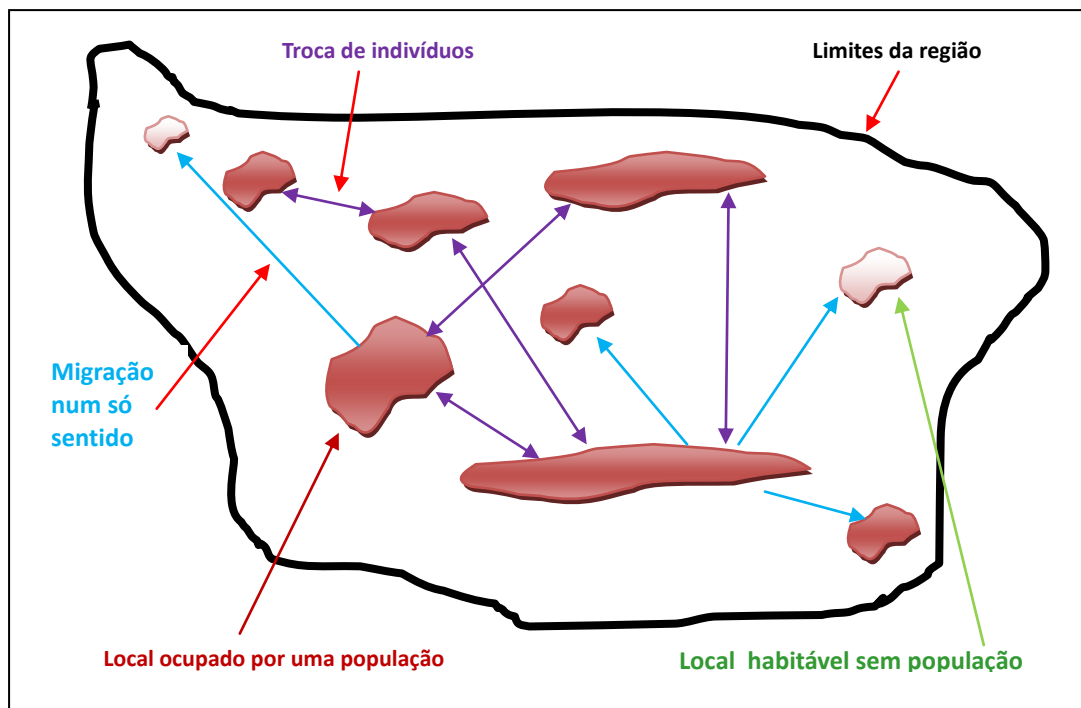


Figura 13.1. Exemplo gráfico de uma meta-população e do padrão de dispersão existente entre as populações locais. Em dois locais habitáveis a população não está presente, mas no entanto os locais podem voltar a estar ocupados devido a imigração. Dadas as características da região, não existem corredores de migração que liguem todos os locais entre si. A baixa capacidade de sustentação de alguns locais não lhes permite enviarem indivíduos para outros locais (emigração). É provável que ocorra mortalidade dos emigrantes, durante o percurso do local de origem para o de destino (por exemplo, serem vítimas de predação)

A dispersão de indivíduos traz vantagens à meta-população, pois:

- Contribui para a diversidade genética
- Evita que populações locais se extingam
- Permite a reocupação de locais onde a população se tenha extinguido (efeito de resgate)

13 Meta-populações

- Permite o melhor aproveitamento da capacidade de sustentação global da região

O conceito de meta-população leva a uma mudança de quadro de referência. Já não estamos cingidos só ao valor final do tamanho da população e sua estabilidade (capítulos 5 e 6), pois agora os limites da apreciação e descrição são os da região. Interessa-nos agora a **persistência** da espécie na região, e criamos novos descritores que lhe estão relacionados:

- Número de locais habitáveis para uma dada espécie (**n**)
- Corredores de emigração existentes (**conectividade**)
- Distâncias entre os locais habitáveis
- A taxa de sobrevivência nos corredores de emigração existentes
- A propensão dos indivíduos para emigrarem (**dispersividade**)
- A proporção dos locais ocupados por indivíduos da espécie (**p**), num dado instante
- O número total dos indivíduos de todas as populações locais da região (**Y**)
- Distinguimos entre o risco de **extinção regional** e o risco de **extinção local** associado a cada população. O primeiro é compreensivelmente inferior. Detenhamo-nos neste assunto.

Seja **P_e** a probabilidade de uma população local se extinguir, durante um ano. A probabilidade de ela persistir é **1-P_e**. Façamos **P_n** a probabilidade de a população persistir n unidades de tempo. O cálculo elementar de probabilidades diz-nos que se pode escrever:

$$P_n = (1 - P_e)^n \quad (13.1)$$

Sejam duas populações independentes (não trocando indivíduos) ambas com **P_e=0,4**. A probabilidade regional de persistência durante um ano é igual a 1 menos a probabilidade das duas populações se extinguirem num ano (**P_e * P_e**):

$$P_2 = 1 - P_e^2 = 1 - 0,16 = 0,84$$

Para a existência de x espécies teremos

$$P_x = 1 - P_e^x \quad (13.2)$$

Na figura 13.2A, apresentamos o gráfico da equação (13.2). Para 4 populações locais, **P₄** já é igual a 97,44%. Na figura 13.2B exibimos os efeitos do número de populações (x) e da probabilidade local de extinção (**P_e**) sobre a persistência regional da espécies (**P_x**). Como se verifica, **quanto menor é P_e e maior é x, maior é P_x**.

Uma situação de migração que merece ser mais pormenorizada é a da migração assimétrica ou num só sentido, incluída na figura 13.1. Se existe uma fonte única e de grande dimensão relativamente às dimensões dos locais de destino ela é designada por meta-população do tipo continente-ilhas (figura 13.3A). Quando os locais são de dimensões comparáveis, mas a qualidade do meio ou as dimensões de alguns não permitem a existência de populações autossustentáveis (figura 13.3B) temos uma meta-população do tipo fonte-vazadouros. Nas ilhas e vazadouros a mortalidade é maior que a natalidade, e sem a imigração a população local extinguiu-se. A identificação dos locais que atuam como fontes e a sua preservação é indispensável para a persistência regional da espécie.

13 Meta-populações

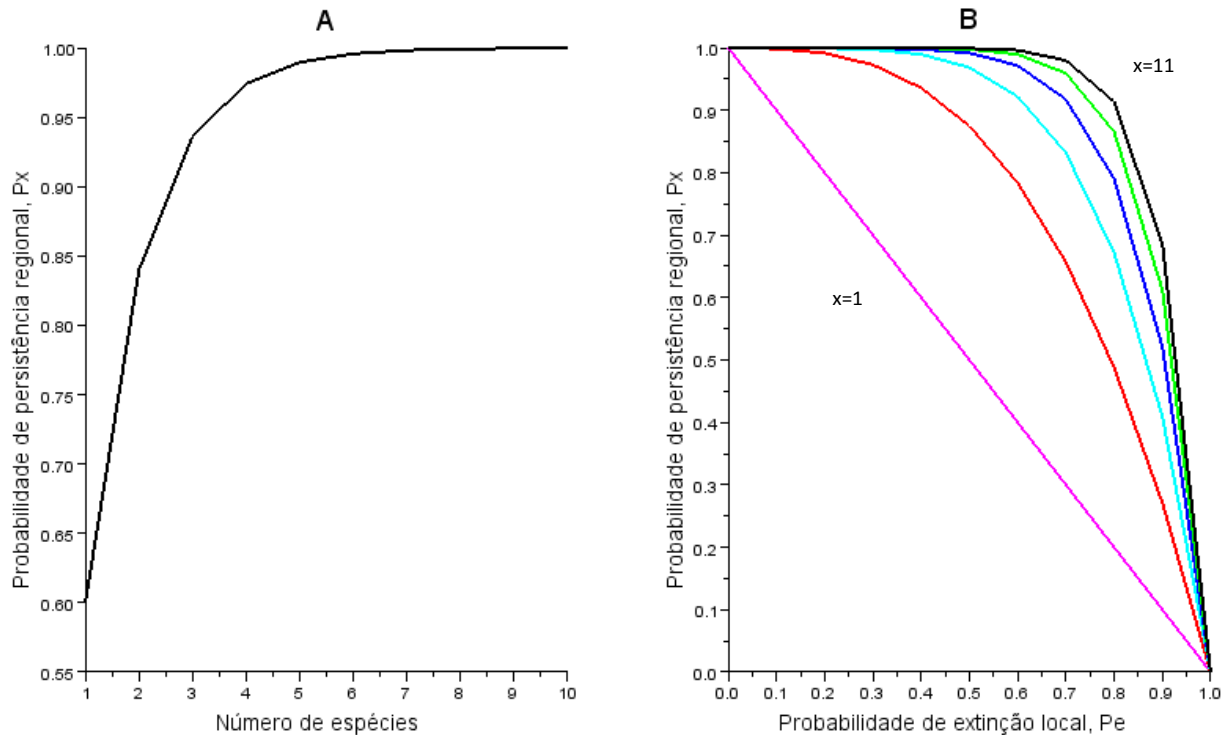


Figura 13.2. A. Gráfico da persistência regional e anual (P_x) de uma espécie em função do número de populações locais independentes existentes, $P_e=0.4$. B. Gráfico da persistência regional e anual (P_x) de uma espécie em função do número de populações locais independentes existentes (x) e da probabilidade de extinção local (P_e). A linha reta corresponde a $x=1$ (uma população) e depois da esquerda para a direita, as outras curvas correspondem a $x=3, 5, 7, 9, 11$.

Com as destruições de habitats pelo homem e a redução de áreas contínuas de habitat a manchas remanescentes do ecossistema, dispersas na paisagem, o conceito de meta-população e a sua modelação constituem um assunto de relevo na perspectiva da conservação da biodiversidade. Não surpreende assim que seja grande a variedade e complexidade dos modelos de meta-populações disponíveis. Estes modelos são também utilizados na tentativa de clarificar a disputa sobre as vantagens relativas entre uma reserva da natureza única e de grande área versus uma coleção de pequenas reservas interligadas por corredores de emigração (e.g., Etienne e Heetebeek, 2000; Kindlman e Burel, 2008,). Informação e software para estabelecer corredores de emigração podem ser encontrados em www.coservatiocorridor.org e www.corridordesign.org.

Um exemplo do estudo de uma meta-população sob a perspectiva da conservação de uma população é o que Gaona, Ferreras e Delibes (1998) dedicaram ao lince ibérico persistente no Parque Nacional de Doñana, Espanha. Um artigo de revisão de estudos de meta-populações é o de Elmhagen e Angerbjörn (2001).

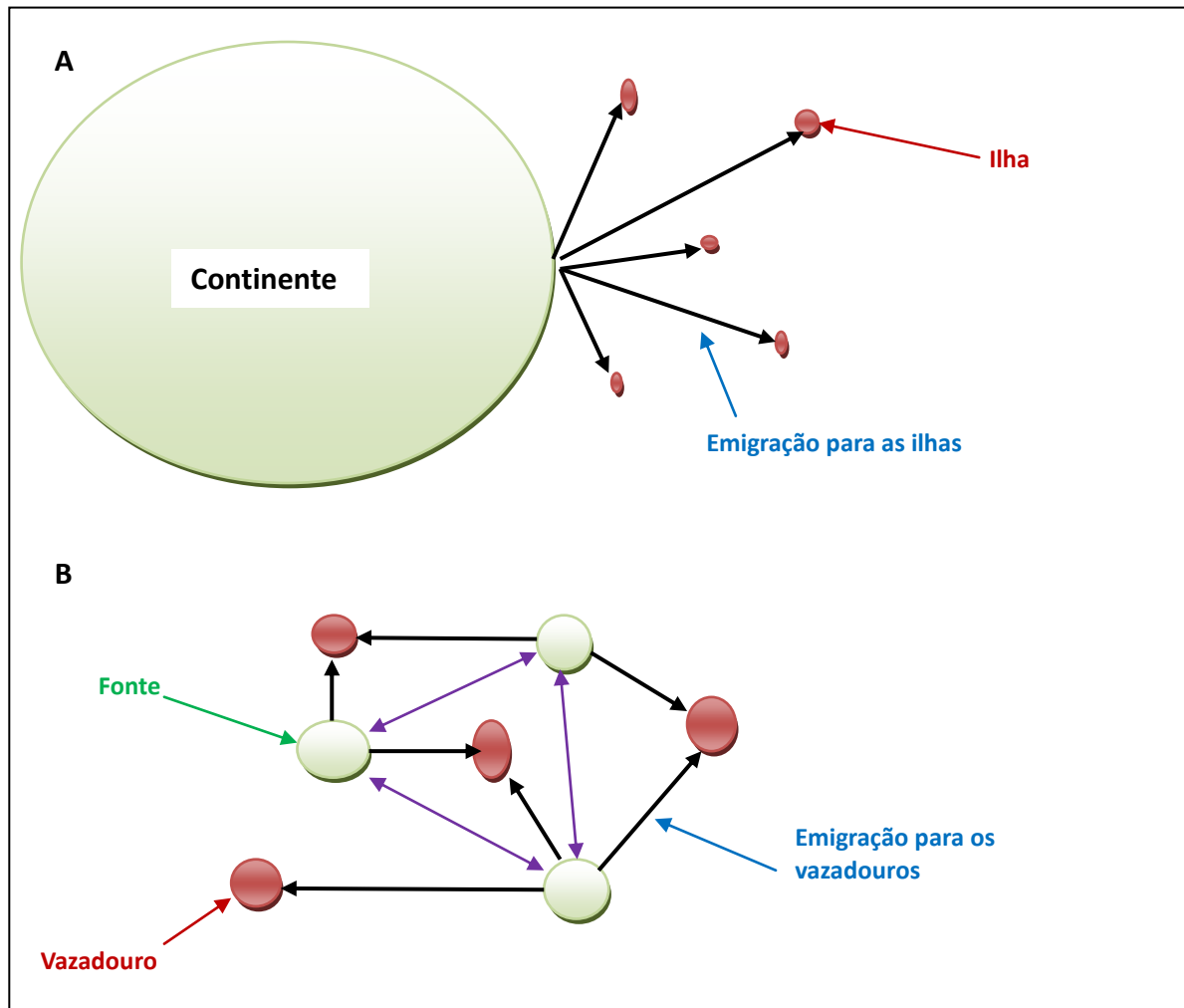


Figura 13.3. Duas situações de migração assimétrica. A. Meta-população do tipo “continente-ilhas”. B. Meta-população do tipo “fonte-vazadouros”. Assume-se que sem receber imigrantes do continente ou das fontes, as populações das ilhas e vazadouros extinguiriam-se

De acordo com as características desta obra, o escopo deste capítulo é mais modesto. Começamos por introduzir a chamada abordagem clássica, centrada no modelo seminal de Levin (1969). Após isto, de maneira simples, modelaremos e simularemos a situação “continente-ilhas”. Por último, modelaremos e simularemos uma meta-população genérica, nos termos em que é descrita na figura 13.1.

Se considerarmos comunidades instaladas nos locais e trocando indivíduos de qualquer das espécies que as compõem, passamos a ter uma **meta-comunidade**, uma área de investigação ecológica que dá os primeiros passos (Holoak, Leibold e Holt, 2005; Leibold, 2011).

13.2 A Abordagem Clássica

13.2.1 Conceito Geral

A abordagem clássica concebe a dinâmica das populações locais nos seguintes termos: **todas as populações locais podem extinguir-se**, **todos os locais são repovoáveis**, salvo o caso particular da

13 Meta-populações

situação fonte-vazadouros, em que a fonte tem uma população perene (figura 13.3). Na presença destes dois processos antagónicos, qual a situação de equilíbrio entre eles, aferida pela proporção dos locais existentes na situação de povoados? Seja p a proporção dos locais povoados, num dado instante, a sua dinâmica é dada pela diferença entre **repovoamento (R)** e **extinção (E)**:

$$\frac{dp}{dt} = R - E \quad (13.3)$$

Por exemplo, na figura 13.1 existem 9 locais e só 7 estão ocupados, pelo que $p=7/9$. Estou a usar a notação clássica. Como não consigo por um acento circunflexo por cima de p , o seu valor numa situação de equilíbrio será designado por p^* .

Quando dp/dt é igual a zero (equilíbrio) qual é o valor de p^* ?

A nossa procura de resposta a esta questão começa por encontrar expressões para simular o repovoamento e a extinção.

13.2.2 Os Pressupostos da Abordagem

A abordagem clássica evidencia um nível elevado de abstração da situação real das meta-populações. Ela assume o seguinte:

- O número de locais disponíveis é muito grande.
- Todos os locais são iguais na sua probabilidade de serem repovoados e de ocorrerem extinções das suas populações.
- As taxas instantâneas ou probabilidades de repovoamento e extinção são iguais em todos os locais e não variam com o tempo.
- A dinâmica do repovoamento e da extinção depende só de p e a distribuição espacial não tem influência no processo.
- Não existem situações de desfasamento.

Apesar da simplicidade a que reduziu a situação, a abordagem clássica revelou-se muito fecunda, como ponto de partida para conceptualizações mais detalhadas e realistas.

13.2.3 O Processo de Repovoamento

Nesta secção vamos estabelecer expressões para o repovoamento, R na equação (13.3).

O repovoamento depende dos locais repovoáveis, isto é, onde a população não exista. Se p é a fração dos locais povoados, a fração das manchas de habitat favorável desérticas, e por isso repovoáveis, será $1-p$.

Os locais repovoáveis não são todos instantaneamente ocupados por imigrantes, mas isto vai acontecendo a uma cadência constante na unidade de tempo. Chamemos a esta frequência de chegada de imigrantes taxa instantânea de repovoamento, t_r . Pode também ser entendida como a probabilidade de um local desocupado ser repovoado na unidade de tempo. Temos uma primeira expressão: $R=t_r(1-p)$.

Podemos agora considerar os aspetos relativos à origem dos emigrantes. Ocorrem duas situações:

Re. Estamos perante um cenário continente-ilhas (colonização externa à meta-população) e p não afeta R . Se por outro lado assumirmos uma vasta região de origem que garante um fluxo constante de imigrantes, então na situação de colonização externa **Re** verifica-se simplesmente:

13 Meta-populações

$$R = t_r(1-p) \quad (13.4)$$

A designação continente deve ser entendida como uma fonte perene de indivíduos ou propágulos, como um banco de sementes.

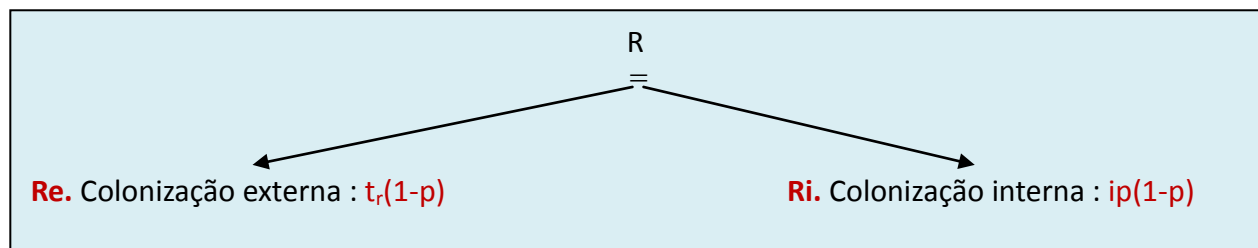
Ri. Os imigrantes que chegam ao locais desérticos têm origem nos locais habitados, cuja proporção é p . Quanto maior for p maior é t_r . Suponhamos que t_r é uma função linear de p que passa pela origem, pois quando p é igual a zero não há fonte interna de colonização e tem-se $t_r=0$. Seja a constante de regressão i , sendo pois

$$t_r = ip \quad (13.5)$$

Substituindo esta equação na equação (13.4) estabelecemos a expressão para o repovoamento interno R_i :

$$R = ip(1-p) \quad (13.6)$$

Podemos resumir esta informação nos seguintes termos:



13.2.4 O Processo de Extinção

Vejamos agora o que se passa com o processo de extinção, E na equação (13.3).

À semelhança do processo de repovoamento, consideremos a existência de uma taxa de extinção t_e . O conceito é semelhante à taxa de mortalidade. Do mesmo modo se a taxa de mortalidade for m e existirem N indivíduos morrem mN indivíduos na unidade de tempo. Se a taxa de desertificação for t_e e estiver ocupada a proporção p dos locais, a fração dos locais que se extingue é:

$$E = t_e p \quad (13.7)$$

A equação anterior tem implícito que os emigrantes só atinjam locais desocupados, mas não podemos excluir a possibilidade de eles também poderem chegar a locais ocupados, aumentando o tamanho da população desse habitat e assim diminuir a probabilidade de ela extinguir-se. Este fenómeno é designado por **efeito de resgate** (*rescue effect*). Se isto acontecer, quer dizer que quantos mais locais estiverem ocupados menor poderá ser a probabilidade de os locais se desertificarem. Dito de outra maneira, quanto maior for a proporção dos locais desertos ($1-p$), menor será o número potencial de emigrantes e maior será a probabilidade de extinção nos locais ocupados. Então, t_e deverá estar positivamente correlacionada com $(1-p)$. A forma mais

13 Meta-populações

simples de relação é a linear e podemos escrever:

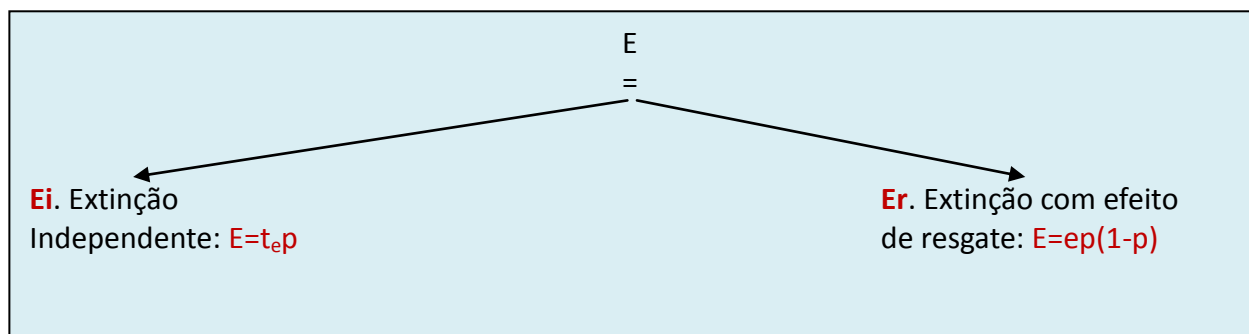
$$t_e = e(1-p) \quad (13.8)$$

Nesta equação, e reflete a maneira mais ou menos intensa como t_e é afectada pelo efeito de resgate.

Substituindo a expressão da equação (13.8) na equação (13.7) obtemos a expressão para E quando o efeito de resgate ocorre:

$$E = ep(1-p) \quad (13.9)$$

Note-se que quando todos os locais estão ocupados ($p=1$) verifica-se $E=0$ e deixa de ocorrer extinção estabelecendo-se uma situação de equilíbrio estável $p^*=1$. Resumamos, igualmente, os resultados desta subsecção:



Nós temos duas expressões para R e outras duas para E , por isso das suas combinações obtemos quatro modelos, ou seja quatro expressões para o membro do lado direito da equação (13.3). Vamos estabelecer os e analisá-los.

13.2.5 Combinando os Processos: os Modelos

13.2.5.1. Repovoamento Externo e Extinção Independente

Este modelo corresponde à situação de continente-ilhas sem efeito de resgate: $p' = dp/dt = R_e - E_i$. A equação diferencial é a seguinte:

$$p' = t_r(1-p) - t_e p \quad (13.10)$$

Como já procedemos nos capítulos 5 e 6, para achar o equilíbrio p^* , analiticamente, igualamos a expressão de p' a zero e resolvemos em ordem a p . Facilmente se verifica que se obtém:

$$p^* = \frac{t_r}{t_r + t_e} \quad (13.11)$$

Mesmo que t_e seja muito grande e t_r muito pequena, a persistência da meta-população está sempre assegurada ($p > 0$), pois o fluxo de imigrantes é constante.

13 Meta-populações

Graficamente, a obtenção de p^* resume-se a encontrar o ponto de cruzamento de duas retas. Na figura 13.4, ilustro a dinâmica de p (solução numérica da equação diferencial (13.10)) e a obtenção de p^* graficamente.

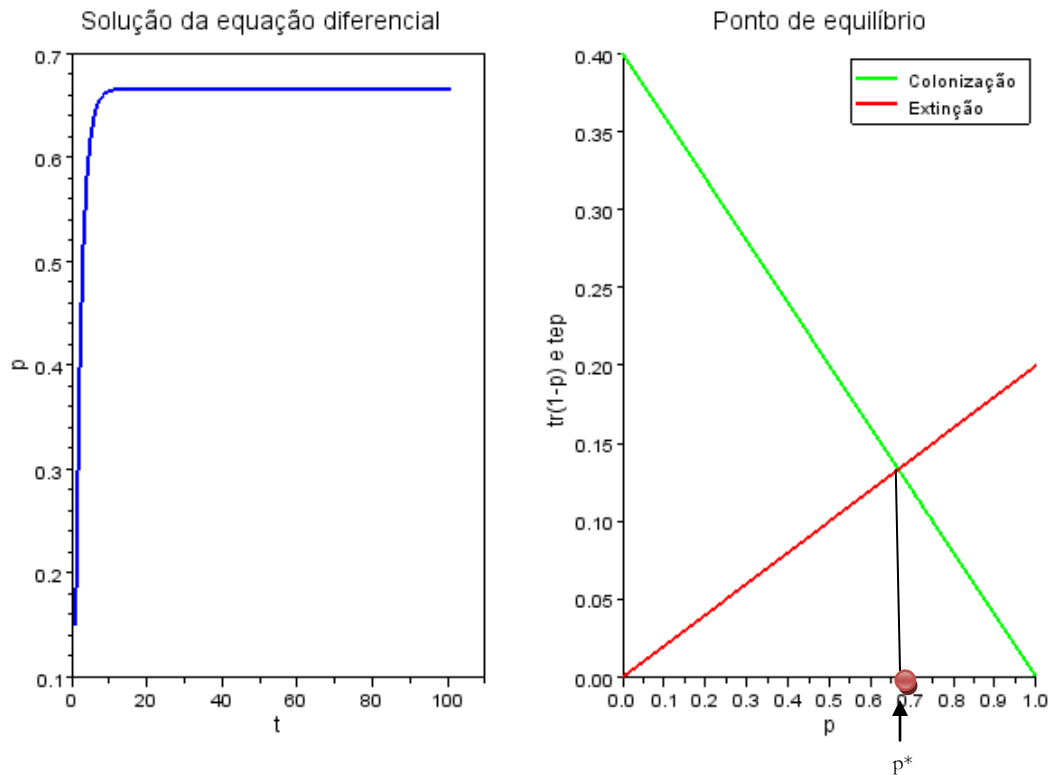


Figura 13.4. Modelo Re-Ei. Dinâmica de p e obtenção gráfica de p^* . Tomou-se $t_r = 0,4$ e $t_e = 0,2$, pelo que se obtém $p^* = 0,4 / (0,4 + 0,2) = 0,6667$

13.2.5.2. Repovoamento Externo e Efeito de Resgate

A equação diferencial do modelo de repovoamento externo com efeito de resgate escreve-se:

$$p' = t_r(1-p) - e p(1-p) \quad (13.12)$$

Procedendo como anteriormente, a expressão de p^* vem:

$$p^* = \frac{t_r}{e} \quad (13.13)$$

Na figura 13.5, insiro gráficos semelhantes aos da figura 13.4.

13 Meta-populações

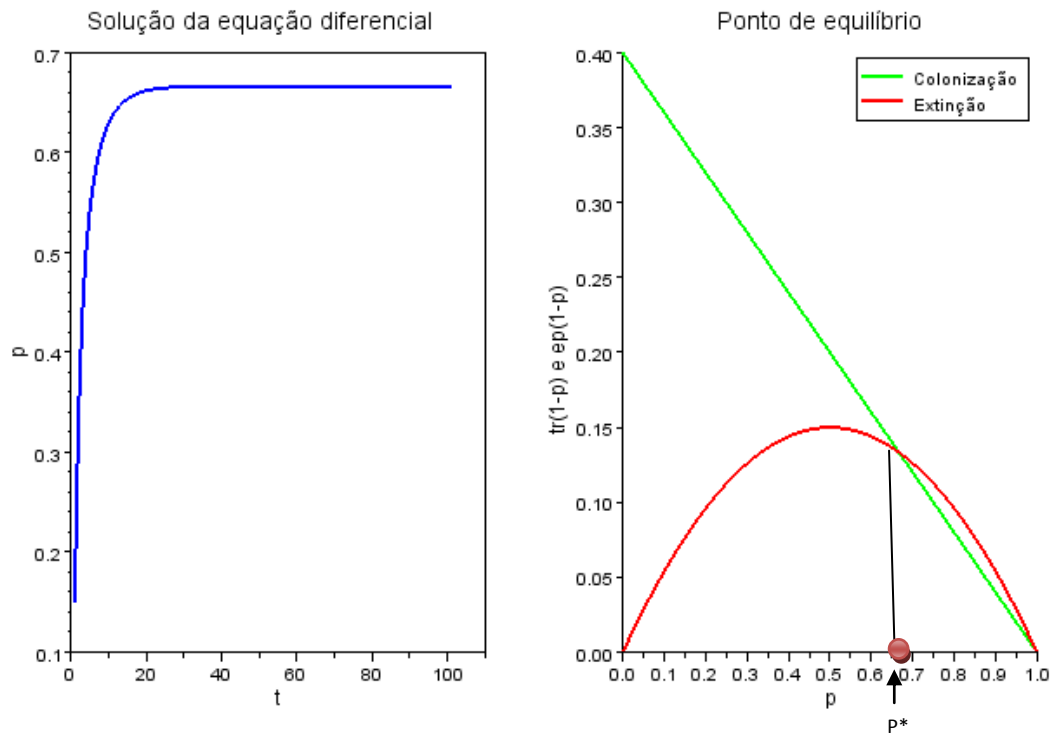


Figura 13.5. Modelo Re-Er. Dinâmica de p e obtenção gráfica de p^* . Tomou-se $t_r = 0,4$ e $e = 0,6$, pelo que se obtém $p^* = 0,4/0,6 = 0,6667$

13.2.5.3. Repovoamento Interno e Extinção Independente

O modelo Ri-Ei é o modelo de Levin. A equação diferencial de p , neste modelo é:

$$p' = ip(1-p) - t_e p \quad (13.14)$$

sendo p^* :

$$p^* = 1 - \frac{t_e}{i} \quad (13.15)$$

Neste modelo, a meta-população só persiste ($p > 0$) se ocorrer $t_e < i$. O gráfico genérico deste modelo insere-se na figura 13.6.

Na figura 13.7, ilustro o efeito de i e t_e . No gráfico da esquerda, quando $t_e = 0,8$ (linha vermelha tracejada) $p^* = 0,4$ ($1 - 0,3/0,5$). Descendo t_e para $0,1$ (linha vermelha contínua), p^* cresce para o dobro $0,8$ ($1 - 0,1/0,5$). No gráfico da direita deteta-se o efeito de i . Para $i = 0,8$ (linha tracejada verde) $p^* = 0,875$ ($1 - 0,1/0,8$), descendo para $p^* = 0,667$ quando i se fixa em $0,3$ (linha verde contínua; $1 - 0,1/0,3$).

Uma modificação ao modelo de Levin consiste em introduzir uma taxa de destruição dos locais onde a população pode estabelecer-se. Seja esta taxa d . A equação 13.14 passa a escrever-se:

$$p' = t_r(1-p-d) - ep(1-p) \quad (13.16)$$

13 Meta-populações

sendo agora o equilíbrio dado por:

$$p^* = 1 - \frac{t_e}{i} - d \quad (13.17)$$

Na figura 13.8, ilustro a dinâmica de p para vários valores de d .

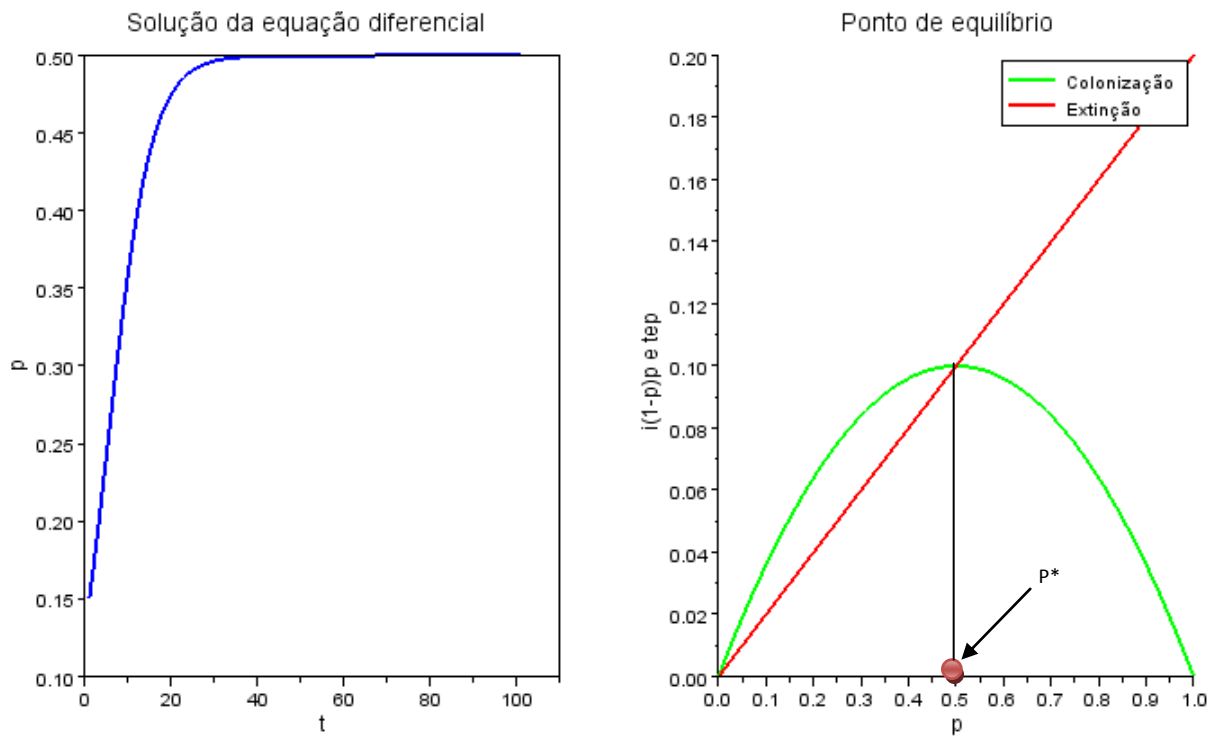


Figura 13.6. Modelo de Levin (Ri-Ei). Dinâmica de p e obtenção gráfica de p^* . Tomou-se $t_e=0,2$ e $i=0,4$, pelo que se obtém $p^*=1-0,2/0,4=0,5$

13 Meta-populações

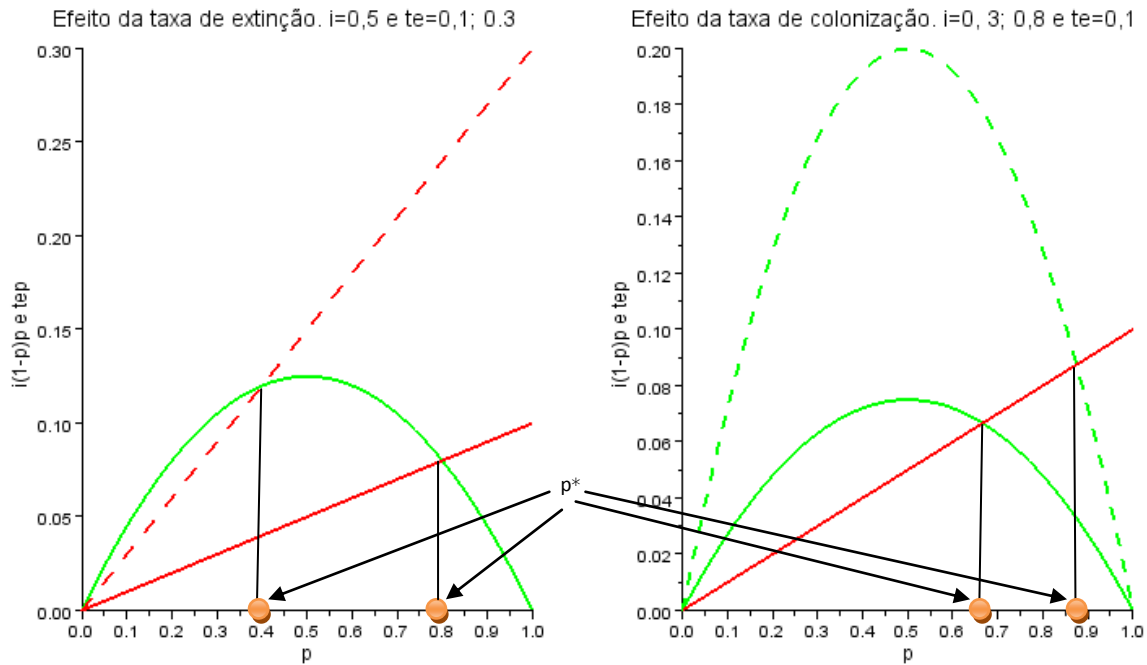


Figura 13.7. Modelo de Levin (Ri-Ei). Efeitos da variação de i e t_e em p^* . Para mais pormenores ver o texto

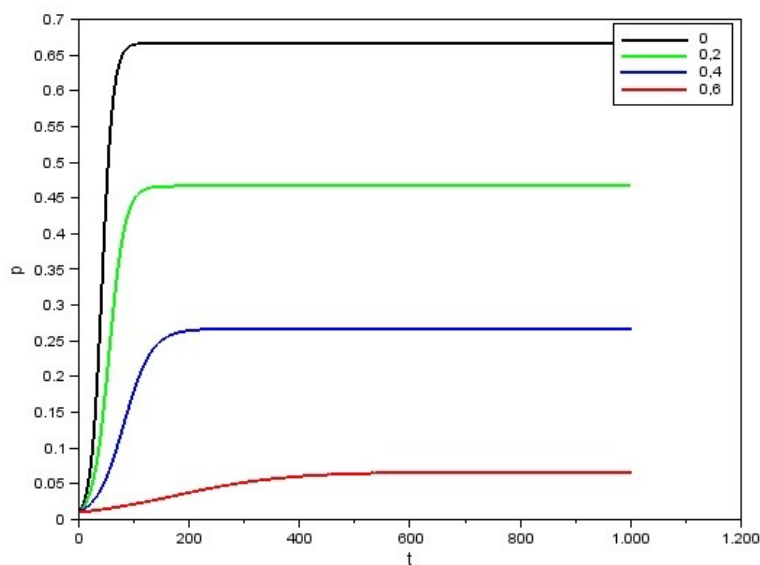


Figura 13.8. Modelo de Levin incluindo destruição do habitat (equação (13.16)). Considerou-se $i=0,15$ e $e=0,05$. De cima para baixo, os valores de p^* são: 0,667, 0,467, 0,267 e 0,067

Wilcox, Cairns e Possingham (2006) analisam de modo mais aprofundado o efeito da extinção e criação de locais na persistência das meta-populações. O fogo pode ser responsável por situações destas.

13 Meta-populações

O grande mérito do modelo de Levin e do seu trabalho pioneiro foi terem mostrado que colonizações e extinções aleatórias podem conduzir a um equilíbrio estável da meta-população, mesmo que as populações locais não evidenciem este comportamento. O modelo de Levin, mau grado a sua simplicidade, abriu caminho a posterior e diversificada investigação no âmbito das meta-populações. Foi o que se denomina uma contribuição fecunda.

Uma formulação estocástica do modelo de Levin pode ser encontrada em Lande, Engen e Sæther (2003:secção 4.3).

13.2.5.4. Repovoamento Interno e Efeito de Resgate

A última combinação é Ri-Er. Temos aqui uma situação de um sistema fechado. A dinâmica da meta-população depende só de fatores internos. Este modelo foi proposto por Hanski (1982). A equação diferencial é:

$$p' = ip(1-p) - ep(1-p) \quad (13.18)$$

Se igualarmos o segundo membro da equação (13.6) a zero, vemos que ela não tem uma solução única. O equilíbrio depende do tamanho relativo de i e e . Se ocorre $e < i$, p converge para 1 e a região está saturada. Se for $e > i$, p reduz-se a zero. Numa situação de estocacidade de i e e , o valor de p pode oscilar entre estes dois extremos e a meta-população persistir. Quando $i = e$, a meta-população mantém no valor de p que ocorra (equilíbrio neutro). Se a ação de um fator externo a deslocar para outro valor de p , ela depois manter-se-á nele.

Na figura 13.9 ilustramos a trajetória de p quando $i > e$, e mostramos dois casos de solução gráfica.

13 Meta-populações

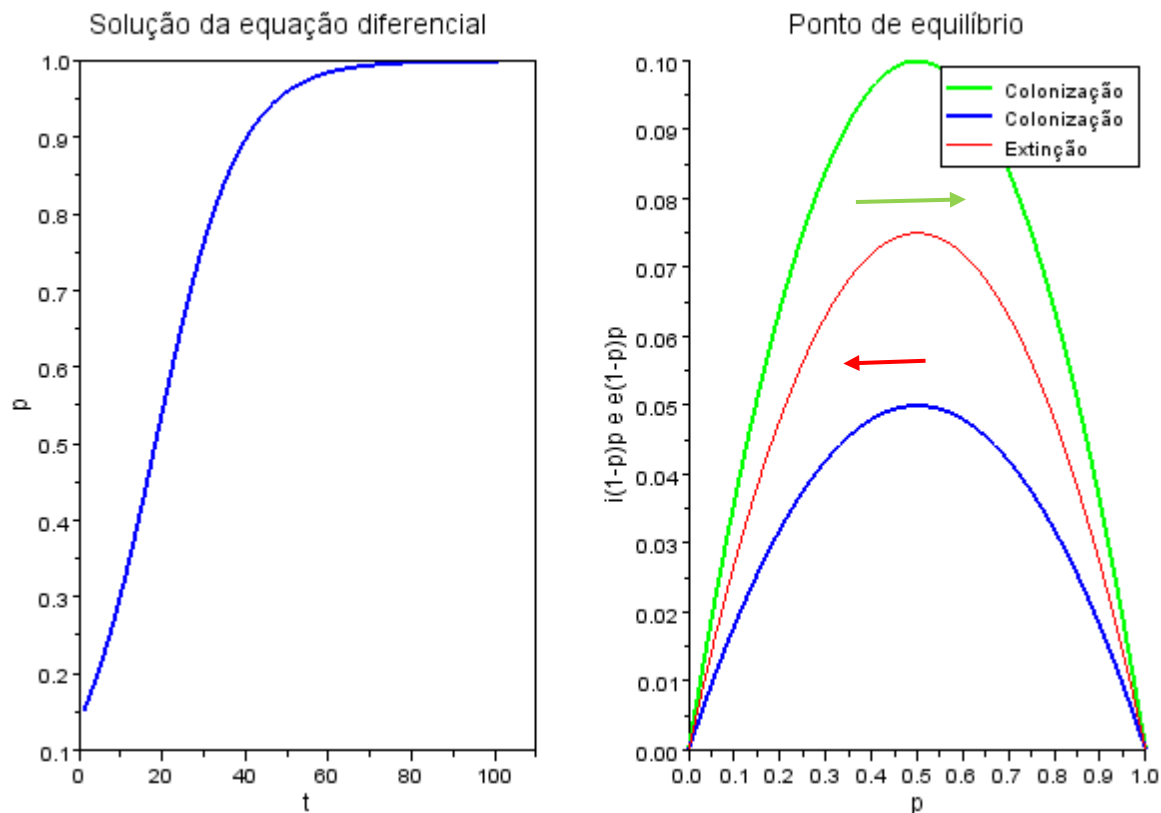


Figura 13.9. Modelo de Hanski (Ri-Er). Dinâmica de p e obtenção gráfica de p^* . Tomou-se $i=0,4$ (linha verde), $i=0,2$ e $e=0,3$. No gráfico da esquerda toma-se $i=0,4$ e $e=0,3$. As setas horizontais ilustram o sentido de deslocação de p quando $i > e$ (seta verde) e $i < e$ (seta vermelha)

Ao abordarmos a equação logística (figura 5.5), estabelecemos gráficos análogos aos da figura 13.9. Na equação (13.6) podemos fazer $r=(i-e)$ e tomar $K=1$, para esta equação ser formalmente idêntica à logística ($rp(1-p)$).

Quadro 13.1. Resumo da principal informação sobre os modelos apresentados, de meta-populações

Tipo de repovoamento	Tipo de extinção	Equação diferencial	Equilíbrio	Figura
Re (externo)	Ei (independente)	$t_r(1-p) - t_e p$	$p^* = \frac{t_r}{t_r + t_e}$	13.4
	Er (efeito de resgate)	$t_r(1-p) - ep(1-p)$	$p^* = \frac{t_r}{e}$	13.5
Ri (interno)	Ei (independente)	$ip(1-p) - t_e p$	$p^* = 1 - \frac{t_e}{i}$	13.6, 13.7
	Er (efeito de resgate)	$ip(1-p) - ep(1-p)$	$p^*=0$ ou $p^*=1$	13.9

No quadro 13.1, insere-se uma síntese dos quatro modelos básicos apresentados. Estes modelos representam situações extremas, pois na natureza podem ocorrer misturas destes arquétipos. Por exemplo, numa meta-população pode verificar-se simultaneamente repovoa-

13 Meta-populações

mento externo e interno. Assim, Gotelli e Kelley (1993) apresentaram um modelo geral para meta-populações, passando os quatro modelos apresentados a serem casos particulares dele. Uma obra recomendada para se ir para além desta simples introdução ao assunto é Hanski (1999).

A interação das populações locais com outras espécies nomeadamente predadores, pode alterar as previsões desta simplificadora teoria. Foi a artificialidade deste isolamento que suscitou a emergência do conceito de meta-comunidade, mencionado na introdução a este capítulo. No entanto, ocorrem situações na natureza que sustentam a teoria. Podemos nomear, entre vários outros casos (Rockwood, 2006:128-129, para mais exemplos), meta-populações de borboletas (Nieminen *et al.*, 2004) e do rato dos pastos (*Microtus agrestis*; Crone *et al.*, 2001).

A destruição do habitat natural pelo homem é, infelizmente, um processo dinâmico e crescente, por isso é legítimo questionarmo-nos sobre o valor mínimo crítico que p pode atingir (p_c) sem que depois a população não consiga recuperar e inexoravelmente se extinga. Este problema foi analisado por Ovaskainen e Hanski (2003) que destacam o seguinte:

- A magnitude de p_c depende não só do tamanho e qualidade dos habitats locais, mas também da maneira como se distribuem no espaço da região, e se posicionam uns relativamente aos outros.
- Modelos mais complexos que o de Levin abrem a porta à emergência de múltiplas bacias de atração, com atractores estranhos que podem levar à existência de situações em que de um valor elevado de p , se convirja rapidamente para a extinção.
- Podem persistir estados de transição longos, antes de se atingir novo equilíbrio, quando ocorre alteração do número de locais habitáveis.
- A ocorrência de estocacidade ambiental de nível regional torna difícil estimar fiavelmente o risco de extinção.
- Os resultados das análises são profundamente influenciados pela natureza do modelo escolhido, determinístico ou estocástico.

A estimação do valor de p_c é relevante, por exemplo, quando se quer avaliar o impacto numa meta-população existente, de um projeto que leve à destruição de habitat. Não se pode excluir a eventualidade de p_c ser ultrapassado, e o desaparecimento da meta-população passar a ser só uma questão de tempo. A possibilidade de estados transientes longos traz mais incerteza à avaliação dos reais efeitos de qualquer destruição do habitat de uma meta-população.

13.3 Modelação e Simulação de um Sistema Continente-Ilhas

A modelação e simulação é um procedimento largamente utilizado em situações reais em que se lida com meta-populações, por isso justifica-se, mesmo elementarmente, abordar dois exercícios desta natureza, antes de encerramos o capítulo.

Vamos começar por abandonar alguns dos pressupostos simplificadores dos modelos anteriores e simular uma situação continente-ilhas com menos simplismo. Assumamos agora o seguinte:

- As populações locais e do continente crescem de acordo com o modelo de Beverton-Holt, que tanto é ajustável à logística como à EGZ (equação (5.19), secções 5.7 e 6.5) e que se relembra:

$$y_{t+1} = \frac{\lambda y_t}{1 + a y_t} \quad (13.19)$$

- Os locais têm qualidade idêntica e quanto maior for o coeficiente de competição intraespecífica a , menor é a área do local.
- A taxa de emigração no continente é de 10% e só 85% dos emigrantes saídos do

13 Meta-populações

conseguem atingir as ilhas.

- Os locais mais perto do continente recebem uma fração dos emigrantes maior que os mais distantes (o repovoamento é sensível à distância ao continente). A alocação dos emigrantes pelas ilhas é proporcional ao inverso das distâncias normalizadas (soma igual a 1).
- A área é estimada como o inverso de a . Quanto maior for uma ilha maior probabilidade tem de ser colonizada. O efeito conjunto da distância e área é estimado pelo produto da área pelo inverso da distância. O vetor obtido é normalizado e multiplicado por 0,85 (percentagem da migração sobrevivente).
- O número de emigrantes (igual ao tamanho da população no continente multiplicada por 0,1) é multiplicado pelo vetor anterior para obter o número de imigrantes que chega a cada ilha.
- Existe estocacidade ambiental cujo efeito é simulado considerando a sua ação sobre os valores de λ . O ruído é pois regional. Assume-se ruído vermelho idêntico ao da figura 8.22.
- Existem quatro ilhas que recebem repovoamento provindo do continente.

A população do continente, para persistir deverá exibir $\lambda > 1$ e as ilhas, como dependem do continente para não se extinguirem, têm $\lambda < 1$.

Para cada simulação, posso estabelecer aleatoriamente os valores de λ (respeitando as restrições do parágrafo anterior), de a e das distâncias dos locais ao continente. Todos os valores aleatórios obtidos assumem uma distribuição uniforme.

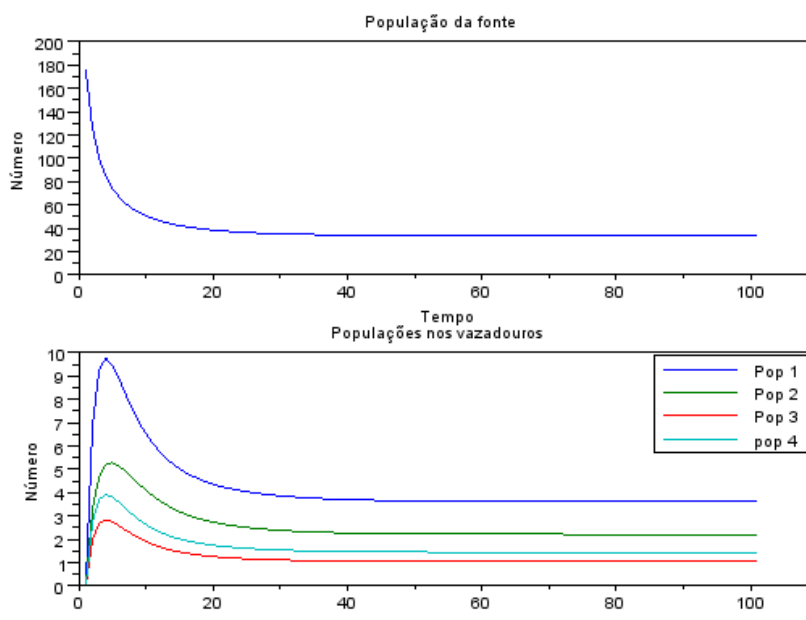


Figura 13.10. Simulação da situação continente-ilhas descrita no texto. Modelo sem ruído ambiental. As capacidades de sustentação do continente e ilhas são respetivamente: 74, 0, 0, 0, 0. Dez por cento da população do continente emigra em cada unidade de tempo, o que reduz a população da fonte para 33

O tamanho inicial da população no continente é um valor aleatório entre 100 e 500, e no início da simulação as ilhas estão desabitadas.

Este modelo, sem ruído ambiental, tem a dinâmica que se exhibe na figura 13.10.

13 Meta-populações

Vejamos agora a informação que o simulador proporciona. Cria duas janelas com gráficos. Na primeira surge um gráfico com a dinâmica da população do continente e outro com as dinâmicas das populações das ilhas.

Casos de **sincronismo** da variação do tamanho de diferentes populações locais da mesma espécie, numa vasta área, são mencionados na literatura desde há quase um século (Elton, 1924). Admite-se que três fatores, atuando isoladamente, ou em simultâneo, podem explicar o sincronismo verificado: a) variação do ambiente físico, externo à população; b) a dispersão dos indivíduos; c) predação e parasitismo, embora este assunto não esteja completamente clarificado dada a dificuldade em separar o efeito das causas atuantes. Além do sincronismo do tamanho de populações da mesma espécie também ocorre sincronismo interespecífico. Para aprofundar este tema, sob a perspetiva deste livro, veja-se o capítulo 4 de Ranta, Lundberg e Kaitala (2006).

Dado o risco de todas as populações locais poderem extinguir-se, simultaneamente, quando ocorre sincronismo na sua variação, interessa verificar se ele está presente, ao estudar-se a dinâmica de uma meta-população. Se houver sincronismo, o **coeficiente de correlação** (que se aprende em qualquer curso introdutório de estatística) entre os tamanhos de duas populações é elevado e positivo, tornando-se possível ajustar uma regressão linear entre as duas séries de valores, com qualidade minimamente aceitável do ajustamento.

O simulador calcula os coeficientes de correlação entre os pares de locais [1,2], [2,3] e [3,4], escolhe o maior coeficiente e ajusta uma regressão linear entre os tamanhos das duas populações envolvidas. Posto isto, abre uma janela de gráficos e exhibe os coeficientes de correlação num gráfico e o ajustamento da reta noutra (os valores da regressão representados por asteriscos vermelhos).

A saída escrita consiste nas capacidades de sustentação do continente e ilhas.

A listagem do simulador insere-se na caixa 13.1. Exibem-se as saídas gráficas de duas simulações, nas figuras 13.11 e 13.12.

13 Meta-populações

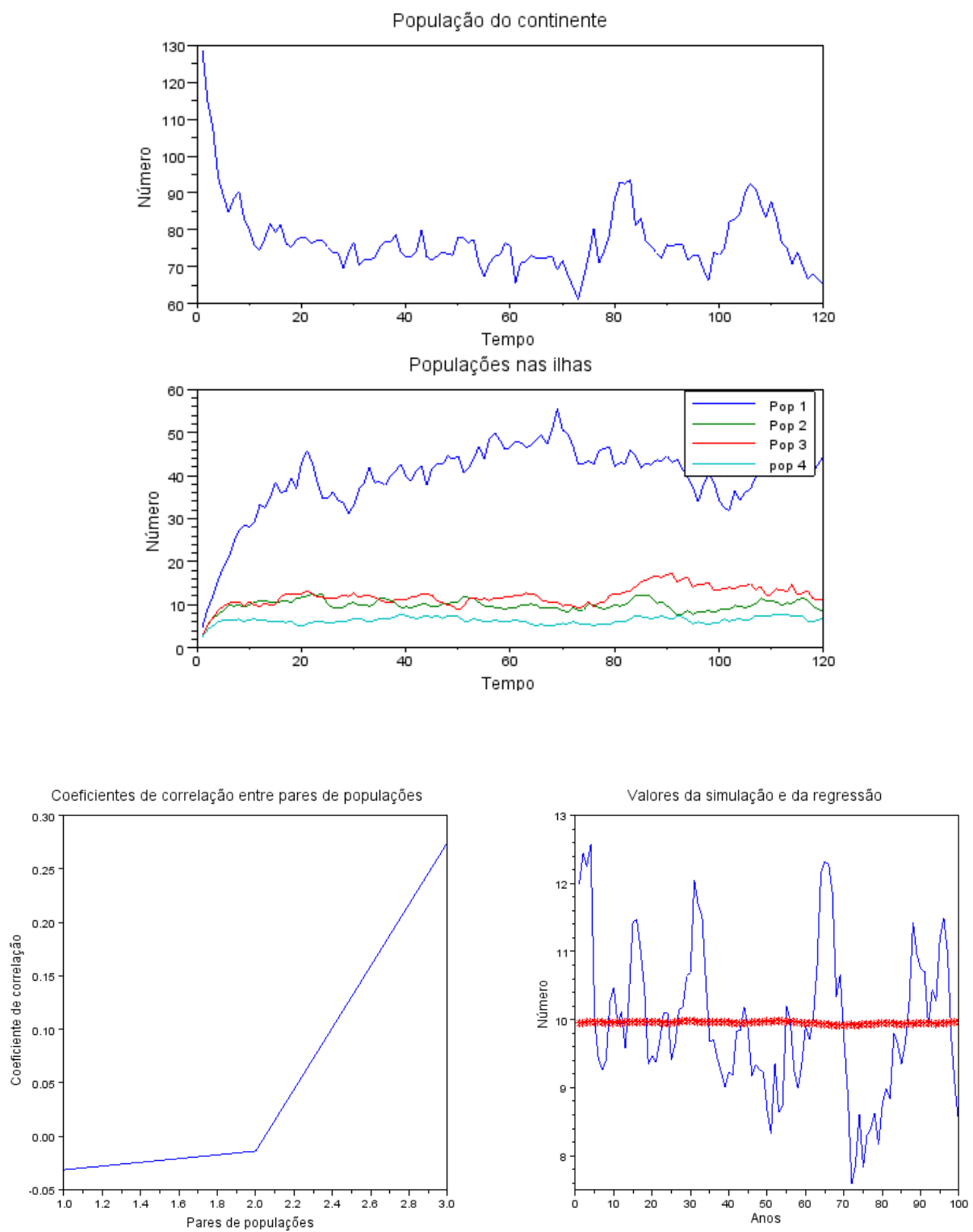


Figura 13.11. Saída gráfica da primeira simulação com o simulador inserto na caixa 13.1

13 Meta-populações

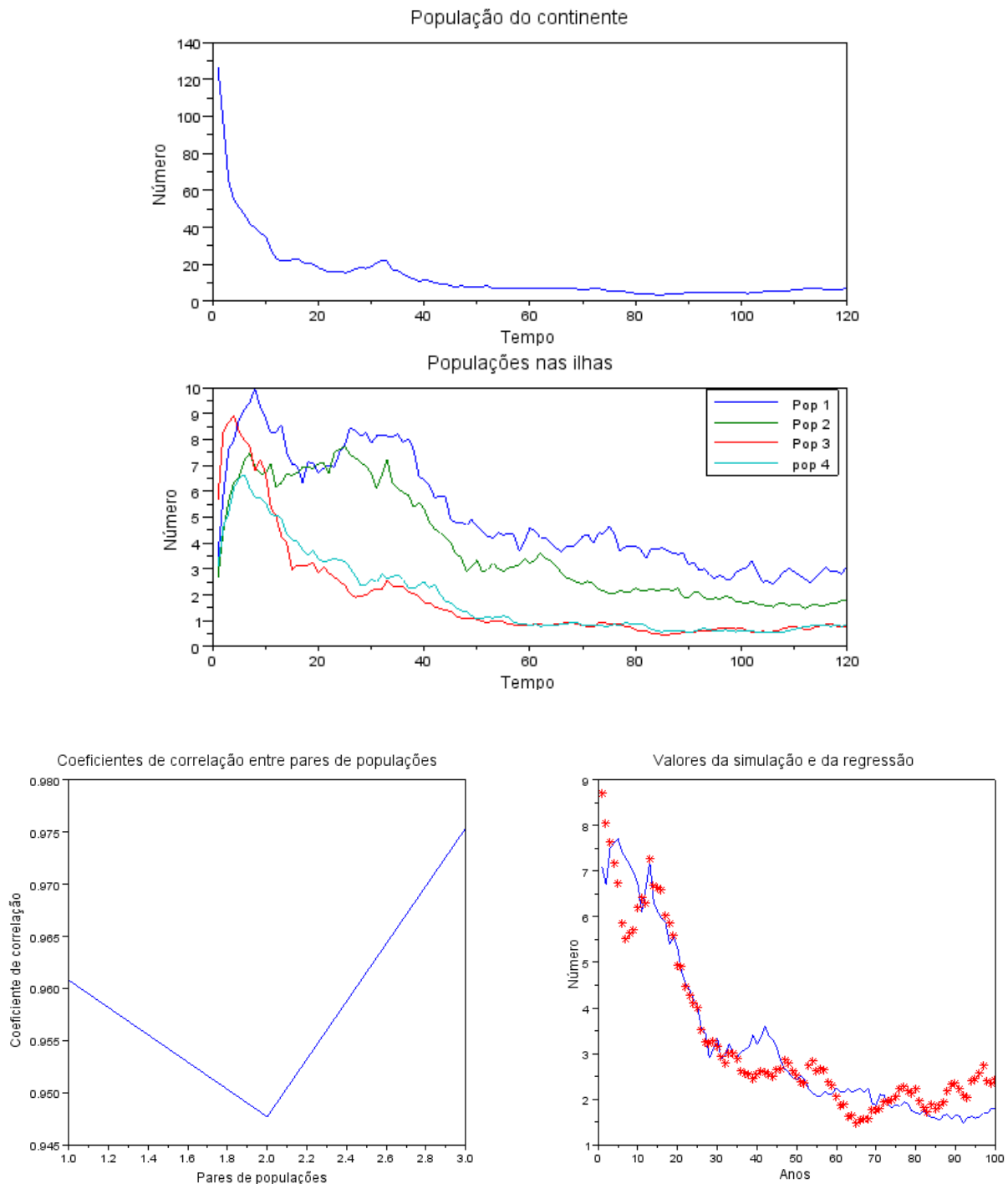


Figura 13.12. Saída gráfica da segunda simulação com o simulador inserto na caixa 13.1

Concentremo-nos nas saídas gráficas. As duas simulações usam valores aleatórios diferentes dos parâmetros acima mencionados, por isso não é só a diferença do ruído ambiental ocorrido que as distingue. As saídas apresentadas só permitem concluir que em situações de ruído vermelho tanto pode ocorrer sincronismo como não, pois os coeficientes de correlação são superiores a 0,84 na simulação da figura 13.12, e inferiores a 0,55 na da figura 13.11. Esta ocorrência ou ausência depende pois dos parâmetros das situações em análise.

Na situação de continente-ilhas, mesmo que as populações das ilhas se extingam, elas

13 Meta-populações

voltam ser repovoadas pela imigração, por isso não faz sentido preocuparmo-nos com o risco de extinção das populações insulares. O importante é preservar a população do continente.

Caixa 13.1. Simulador para uma meta-população do tipo continente-ilhas

```

//(c) Luís Soares Barreto, 2013
//Metapopulação: situação continente-ilhas
clear
clf

wov=1;Y=[];
//*****Parâmetros das ilhas
//Coeficientes de competição nas equações B-H
a=[0.0027 grand(1,4,'unf',0.001,0.004)];
//Taxas finitas de crescimento, lambda
L=[grand(1,'unf',1,1.3), grand(1,4,'unf',0.6,0.9)];

//*****Parâmetros relativos à imigração
//quanto menor a competição maior a área
area=a(1,2:5)^(-1);area=area/sum(area);
//quanto mais perto mais imigração recebe
//distâncias casuais normalizadas (soma=1)
p=grand(1,4,'unf',0,0.99);p=p/sum(p);

//efeito conjunto área & distância
p=p.*area;p=p/sum(p);
//sobrevivência da migração =0.85
p=0.85*p;

//*****Parâmetros relativos à emigração
//taxa de emigração =10% da população do continente
m=0.1;

//tamanho inicial da populações no continente e nas ilhas
//as ilhas estão desertas
y=[grand(1,1,'unf',100,500) zeros(1,4)];

//Capacidades de sustentação das cinco populações
K=[(L(1)-1)/a(1) max((L(2)-1)/a(2),0) max((L(3)-1)/a(3),0) max((L(4)-1)/a(4),0) max((L(5)-1)/a(5),0)] ;
disp('Capacidades de sustentação')
disp(K)
for t = 1:1:120
    //gl=grand(1,'unf',0.85,1.15);
    NM=zeros(1,25);
    s=grand(1,5,"nor",0,1);
    wv=0.8*wov+s*(1-(0.8)^2)^0.5;
    //*****
    //Efeito do ruído vermelho sobre os lambdas
    Le=L+0.1*wv;
    dy1=Le(1)*y(1)/(1+a(1)*y(1))-m*y(1);
    dy2=Le(2)*y(2)/(1+a(2)*y(2))+p(1)*m*y(1);
    dy3=Le(3)*y(3)/(1+a(3)*y(3))+p(2)*m*y(1);
    dy4=Le(4)*y(4)/(1+a(4)*y(4))+p(3)*m*y(1);
    dy5=Le(5)*y(5)/(1+a(5)*y(5))+p(4)*m*y(1);
    y=[dy1 dy2 dy3 dy4 dy5];
    Y=[Y; y];
end

```

Caixa 13.1. Conclusão

```

clf
subplot(2,1,1)
plot(Y(:,1))
xlabel('População do continente','Tempo','Número')
subplot(2,1,2)
plot(Y(:,2:5))
xlabel('Populações nas ilhas','Tempo','Número')
legend(['Pop 1';'Pop 2';'Pop 3';'Pop 4'])

//*****

Y=Y';
Y(:,1:20)=[];
ri2=[];
for j=2:4
    v1=mean(Y(j,:))*ones(1,100);v2=mean(Y(j+1,:))*ones(1,100);
    p1=sum((Y(j,:)-v1).*(Y(j+1,:)-v2));
    p2=sum(Y(j,:)-v1);p3=sum(Y(j+1,:)-v2);
    s1=st_deviation(Y(j,:));s2=st_deviation(Y(j+1,:));
    rxy=1/99*(p1-0.01*p2*p3)/(s1*s2);
    ri2=[ri2; rxy];
end
xset('window',1)
clf(1)
subplot(1,2,1)
plot(ri2)
xlabel('Coeficientes de correlação entre pares de populações ','Pares de populações','Coeficiente de correlação')

//*****99
[z]=find(ri2==max(ri2));
z
y=Y(z,:);
k=z+1;
x=Y(k,:);
[a,b,sig]=reglin(x,y)
zz=a*x+b;
subplot(1,2,2)
plot(y)
plot(zz,'*r')
xlabel('Valores da simulação e da regressão ','Anos','Número')

```

13.4 Modelação e Simulação de uma Meta-população

Afirmámos atrás que se verificou trazer a estocacidade grande imprevisibilidade à dinâmica das meta-populações e ser muito difícil detetar padrões de comportamento nessa dinâmica, por isso decidi disponibilizar este segundo simulador, escrito em Scilab, e na perspetiva da sua exploração pelo leitor. Os pressupostos assumidos no modelo anterior, não específicos da situação continente-ilhas, são mantidos, ignorando-se, no entanto, o efeito da área do local. Verifica-se ainda o seguinte:

- A meta-população a simular ocupa 25 locais distribuídos aleatoriamente numa grelha de 25 x 25 locais, e todos eles podem trocar indivíduos entre si.

13 Meta-populações

- Além da variação regional do ambiente, ocorre ruído específico de cada local. A perturbação da dinâmica determinística das populações locais reflete a estocacidade ambiental regional e local.
- Ignora-se a mortalidade durante a migração.

Na secção anterior, dada a descrição pormenorizada que antecedeu a listagem do simulador, a que acrescentamos os comentários nela inseridos, omitimos quer o seu pseudocódigo quer um fluxograma, mas é conveniente que juntemos, às anotações na listagem do novo simulador, um pseudocódigo, exibido na caixa 13.2, para benefício da sua interpretação pelo leitor, **que deve ser lida agora, antes de prosseguir**. Na caixa 13.3, insiro a listagem do simulador para correr no Scilab. Usei o Scilab 5.4. O comando **xcov**, utilizado para calcular o coeficiente de correlação entre duas variáveis, não está disponível em versões anteriores. Na caixa 13.1, calculo explicitamente a fórmula do coeficiente de correlação.

Caixa 13.2. Pseudocódigo dos simulador da meta-população, exibido na caixa 13.3

```

Estabelecer os parâmetros da meta-população
  Estabelecer o número de locais (feito igual a 25)
  Gerar aleatoriamente as coordenadas dos locais ocupados
  Calcular as distâncias entre os locais
  Fazer gráfico da localização dos locais e histograma das distâncias
  Criar aleatoriamente as taxas de emigração dos locais
  Criar aleatoriamente as populações iniciais dos locais
  Obrigar os locais 5, 10, 15 a estarem desabitados
Estabelecer os parâmetros da equação de Beverton-Holt
  Estabelecer os valores de  $\lambda$ 
  Estabelecer os valores dos coeficientes de competição intraespecífica a
Imprimir os valores das populações iniciais, dos  $\lambda$ 's e a's
Normalizar as distâncias
Para cada período, no total de 200
  Criar o ruído regional
  Estabelecer os números de emigrantes que saem de cada local
  Estabelecer o balanço imigração-emigração de cada local
  Criar a estocacidade de cada local
  Calcular os novos valores dos tamanhos das populações locais usando a equação de Beverton-
  Holt e a migração líquida dos locais
  Fazer atuar conjuntamente as estocacidades regional e local sobre os tamanhos da população
  Obrigar as populações de tamanho inferior a zero a serem iguais a zero
Imprimir uma matriz com os tamanhos iniciais das populações, valores do último ano simulado dos tamanhos
das populações e migrações líquidas dos locais
Estabelecer uma série de mais três janelas com gráficos identificados pelos seus títulos
Imprimir o coeficiente de variação (CV) da população total da meta-população
Estabelecer correlações entre os últimos cem valores de pares de tamanhos de populações de número de
ordem contíguos (1,2), (2,3).....(24,25)
Estabelecer uma regressão linear entre os tamanhos das populações com maior coeficiente de correlação
Fazer gráficos dos valores dos coeficientes de correlação e do resultado da
regressão (dados e predições)
Calcular e imprimir o desvio médio relativo absoluto da regressão linear
    
```

13 Meta-populações

O simulador produz as seguintes janelas de gráficos:

Janela 0. Distribuição espacial dos locais e histograma das distâncias entre os gráficos, o que permite apercebermo-nos da amplitude variação das distâncias e de quais são as mais frequentes.

Janela 1. Gráfico da dinâmica das populações locais e gráfico da população total da meta-população.

Janela 2. Contém três gráficos: das populações locais iniciais, das populações locais no fim da simulação e das migrações líquidas dos locais no fim da simulação.

Janela 3. Variações das migrações líquidas dos locais.

Janela 4. Gráfico dos coeficientes de correlação e do resultado da regressão, como se descre no pseudocódigo.

As saídas numéricas são as já mencionadas no pseudocódigo, e que, pela sua extensão, não serão reproduzidas.

Na figura 13.13 exibimos os gráficos de uma simulação determinística com o simulador da caixa 13.3. As populações locais atingem um equilíbrio estável ao fim de 10 períodos, e todas as outras variáveis também estabilizam. Verifica-se também que os locais 5, 10 e 15, que no início da simulação estavam desocupados, passam a ter populações. Como as trajetórias são paralelas, e assim se mantêm, não tem interesse apresentar os gráficos da janela 4.

Ao fazer simulações estocásticas, as meta-populações variam cada vez que se corre o simulador. Os gráficos de uma simulação estocástica ocupa a figura 13.14. Novamente os locais inicialmente desocupados (5, 10 e 15) passam a estar povoados. Como o último gráfico da figura 13.14 mostra, ocorre sincronismo entre os tamanhos das populações, pois os coeficientes de correlação variam entre 0,86 e cerca de 0,97. Isto deve ao facto da estocacidade ambiental a nível regional se sobrepor às estocacidades locais. Se acontecer o inverso, o sincronismo pode desaparecer. Os resultados da simulação dependem do tipo de estocacidade que se utilizar e do tamanho mínimo que a população local pode atingir sem se extinguir (no simulador considera-se zero). Este assunto será retomado no capítulo 15.

A migração líquida (imigrantes-emigrantes) de um local depende preponderantemente do tamanho da sua população, da sua taxa de emigração e da emigração das populações mais próximas. É esta inter-relação que explica o que se passa com as populações dos locais 7 e 21. Nas janelas 2 e 3, no período 200 (final), a população do local 7 é a maior de todas (cerca de 700 indivíduos) e a do local 21 é a segunda maior (cerca de 450 indivíduos). A migração líquida da população 7 é cerca de menos 60 indivíduos (o que indicia um valor de λ elevado e/ou de a baixo), mas no entanto a população 21 tem uma migração líquida ligeiramente superior a zero. Este padrão é consistente no tempo, depois de ultrapassada uma fase de transição, que ocorre nos 15 períodos iniciais.

Os simuladores são simultaneamente um instrumento frutuoso de aprendizagem (valor didático) e permitem aprofundar o nosso conhecimento sobre o sistema em análise, além de outros atributos positivos. Sugiro, pois, que o leitor explore a utilidade dos simuladores apresentados, fazendo com ele várias experiências virtuais. No aproveitamento do segundo simulador (caixa 13.3), por exemplo, poderá:

- Utilizar a listagem da caixa 13.1, para saber como modifica-lo de modo a refletir o efeito das áreas dos locais.
- Introduzir vários níveis de mortalidade na migração.
- Usar outras distribuições de números casuais, em vez da uniforme.
- Fixar os valores de todos os parâmetros menos um, e utilizar vários valores deste para verificar o seu efeito na meta-população.

13 Meta-populações

- Explorar o efeito da disposição dos locais, utilizando configurações pré-estabelecidas das suas localizações.

Caixa 13.3. Listagem em Scilab de um simulador de uma meta-população

```

//(c) L. S. Barreto, 2013
//Simulador de uma meta-população

clear
clf
//número de locais
n=25;

//gerar aleatoriamente as coordenadas dos locais ocupados
dist=[];
i=grand(1,n,'unf',1,n);
j=grand(1,n,'unf',1,n);
b=ones(1,n);

//Calcular as distâncias entre os locais
for m=1:n
    di1=i(m)*b-j;
    dj1=j(m)*b-j;
    di1=di1^2;dj1=dj1^2;
    d1=di1+dj1;d=sqrt(d1);
    dist=[dist; d];
end

//Fazer gráficos da localização dos locais
subplot(1,2,1)
plot(i,j,'r')
xlabel('Distribuição espacial das populações locais')

//Fazer um histograma das distâncias
subplot(1,2,2)
histplot(5,dist, style=2)
xlabel('Histograma das distâncias')

//*****
x=[];xa=[];
w=1;emig=[];

//m=taxas aleatórias de emigração dos locais
m=grand(1,n,'unf',0.01,0.12);
her=[];

//populações iniciais
x=grand(1,n,'unf',0,5);
x=100*x;
//obrigar os locais 5, 10, 15 a estarem desabitados
x(5)=0;x(10)=0;x(15)=0;
xin=x;

```


Caixa 13.3. Continuação

```

//parâmetros da equação de Beverton-Holt
//Lambdas
L2=grand(1,n,'unf',1,6);
//a - coeficientes de competição intraespecífica
alfa=grand(1,n,'unf',0.005,0.05);

loc=1:1:n;
//imprimir as populações locais, lambdas e a's
mat=[x ;L2;alfa];
disp(mat')

//normalizar as distâncias
dd=[];
for i=1:n
    dd(i,:)=ones(1,n)-dist(i,:)/sum(dist(i,:));
    dd(i,i)=0;
    dd(i,:)=dd(i,:)/sum(dd(i,:));
end
netMT=[];
//Ciclos de atualizações anuais
for t = 1:1:200
    //ruído regional
    gl=grand(1,'unf',0.85,1.15);
    //o que sai de cada sítio
    emig0=x.*m;

    //balanço do sítio 1
    for i=1:n
        netM(i)=-emig0(i)+sum(dd(i,:).*emig0);
        //actualizar o tamanho das populações
        xa2=x(i)*L2(i)/(1+alfa(i)*(x(i)))+netM(i);
        x(i)=xa2;
        //estocacidade local
        z=grand(1,'unf',0.97,1.03);
        //efeito conjunto das estocacidades regional e local
        x(i)=(gl*(z)).*x(i);
    end
    //guardar as migrações líquidas para fazer um gráfico
    netMT=[netMT netM];

    //qualquer população <0 passa a =0
    for j=1:n
        if x(j)<=0 then
            x(j)=0;
        end
    end
    //guardar os tamanhos das populações
    her=[her; x];
    x0=x;
end

```

13 Meta-populações

Caixa 13.3. Continuação

```

//imprimir os tamanhos iniciais das populações e os valores
// do último ano simulado das populações e migrações líquidas dos locais
disp([xin;x;netM'])

//=====
//série de gráficos identificados pelos seus títulos
//=====
xset('window',1)
clf(1)
l=1:1:200;

subplot(2,1,1)
plot2d(l,[her]);
xtitle('Populações locais','Anos','Número')

S2=[];
for i=1:1:200
    S2=[S2 sum(her(i,:))];
end
subplot(2,1,2)
plot2d(l,[S2]);
xtitle('População total','Anos','Número')

//coeficiente de variação da população total
disp('CV da população total')
disp(mean(S2)/st_deviation(S2))

xset('window',2)
clf(2)
loc=1:1:n;
subplot(2,2,1)
plot2d3(loc,xin)
xtitle('Populações locais iniciais','Locais','Número')

subplot(2,2,2)
plot2d3(loc,her(200,:))
xtitle('Populações locais finais','Locais','Número')

subplot(2,2,3)
plot2d3(loc,netM)
xtitle('Migrações líquidas locais finais','Locais','Número')

xset('window',3)
clf(3)
plot(netMT')
xtitle('Migrações líquidas locais','Anos','Número')

```

Caixa 13.3. Conclusão

```

//*****
//correlações entre pares de tamanhos de populações
//de número de ordem contíguos (1,2), (2,3).....(24,25)
her=her';
her(:,1:100)=[];
ri2=[];
for j=1:24
    x=(her(j,:));y=(her(j+1,:));
    [c,ind]=xcov(x,y,1,'coeff');
    rxy=c(2);
    ri2=[ri2; rxy];
end
xset('window',4)
clf(5)
subplot(1,2,1)
plot(ri2,'*r')
xlabel('Coeficientes de correlação entre pares de populações ','Pares de populações','Coeficiente de correlação')

//achar o par com o maior valor do coeficiente de correlação
[z]=find(ri2==max(ri2));
//ajustar a regressão linear ao par identificado
y=her(z,:);
k=z+1;
x=her(k,:);
[a,b,sig]=reglin(x,y)
//comparar os dados da população com os valores que ela estima
zz=a*x+b;
disp('Desvio médio relativo absoluto da regressão linear')
disp(mean(abs( (y-zz)./y ) ))

subplot(1,2,2)
plot(y)
plot(zz,'*r')
xlabel('Valores da simulação e da regressão ','Anos','Número')

```

- Reduzir ou aumentar o número de locais.
- Verificar o efeito das variabilidades ambientais relativas, locais e regional.

Enfim, seja imaginativo, curioso, recreie-se criativamente e aprofunde o seu conhecimento sobre meta-populações.

A lista de estudos em que se procuram associações significativas entre flutuações do tamanho de populações e de fatores do meio é imensa. Um generoso acervo de referências suas pode ser encontrado em Ranta, Lundberg, Kaitala e Laatsa (2000).

13 Meta-populações

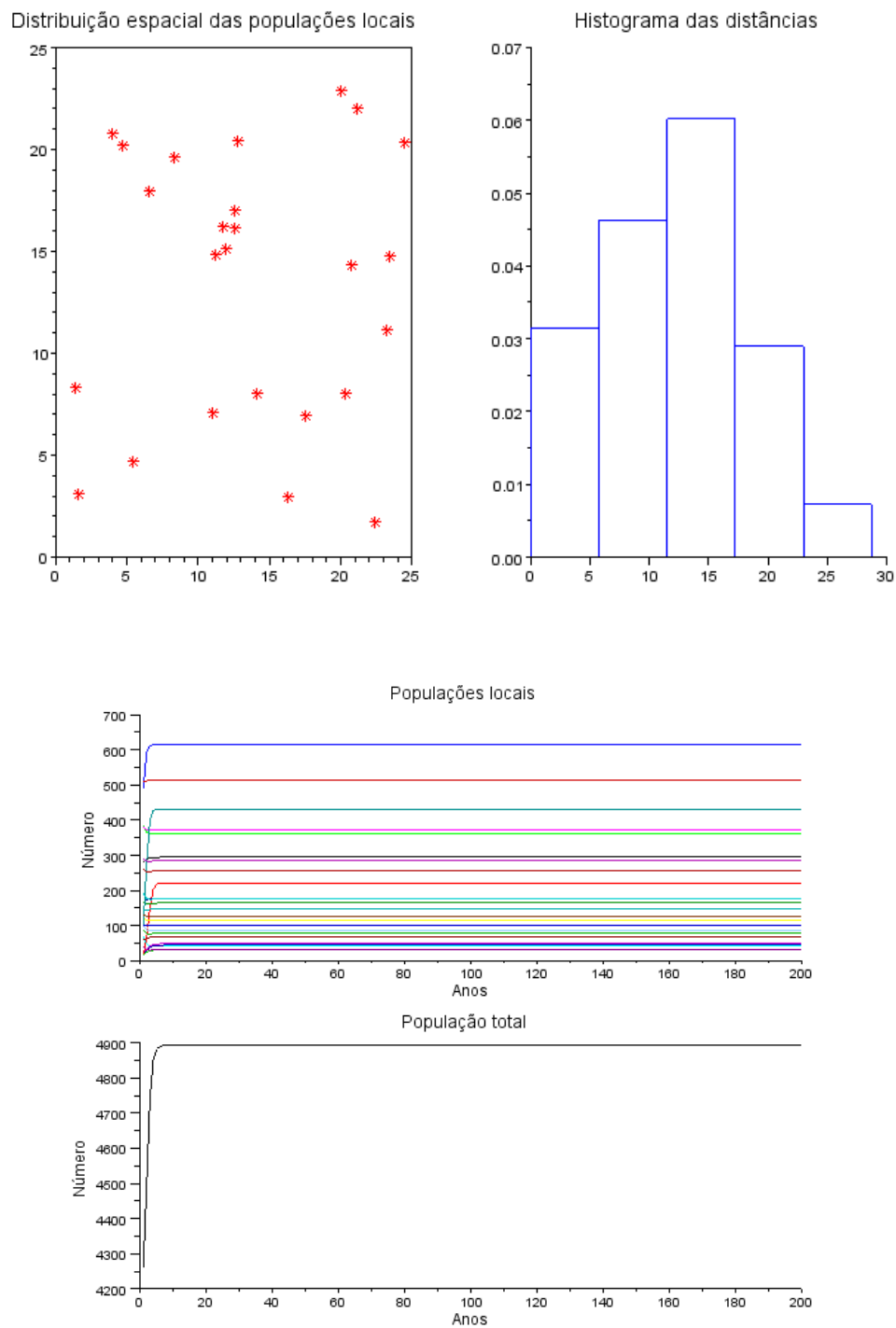


Figura 13.13. Simulação determinística de uma meta-população com o simulador inserido na caixa 13.3

13 Meta-populações

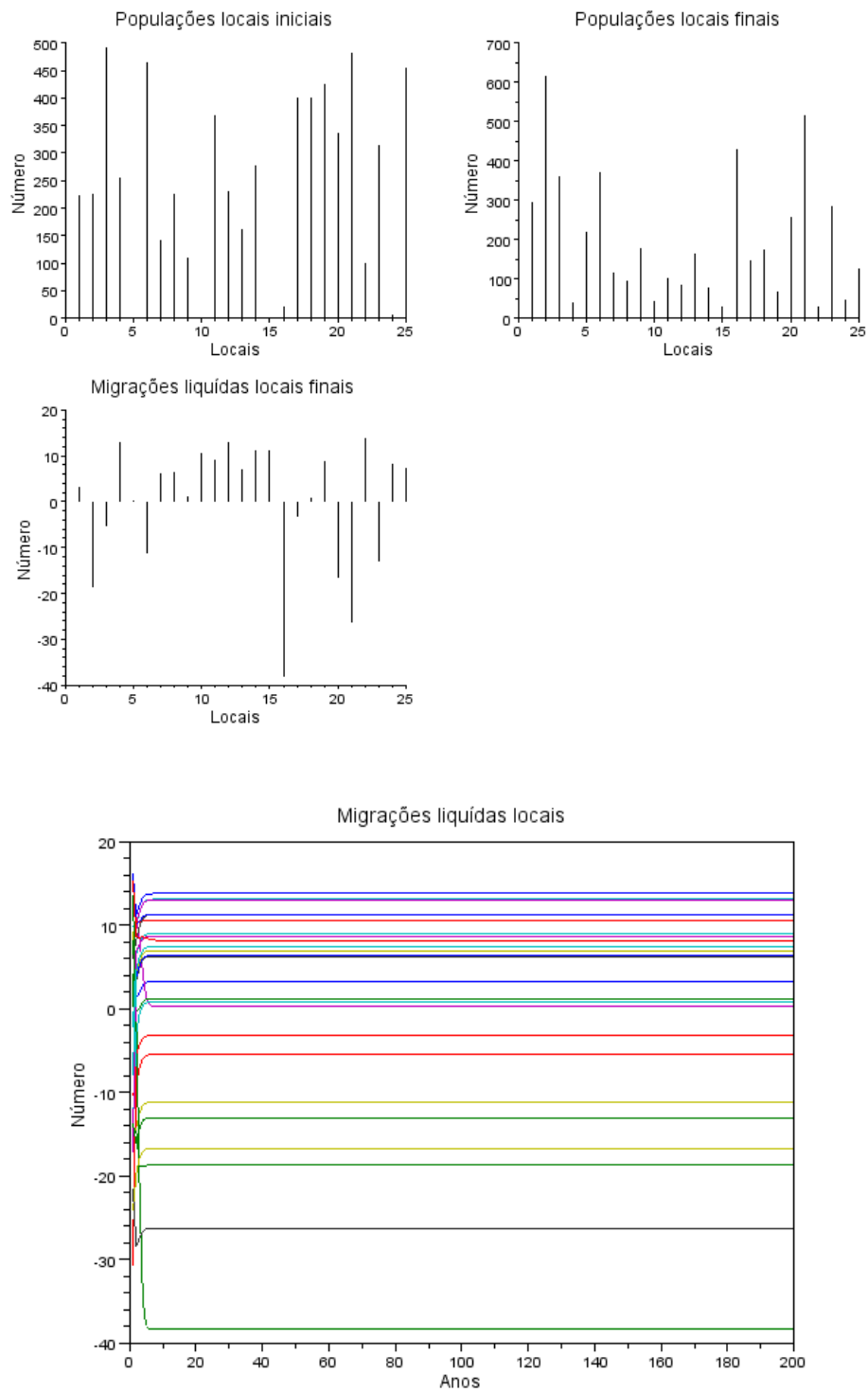


Figura 13.13. Conclusão

13 Meta-populações

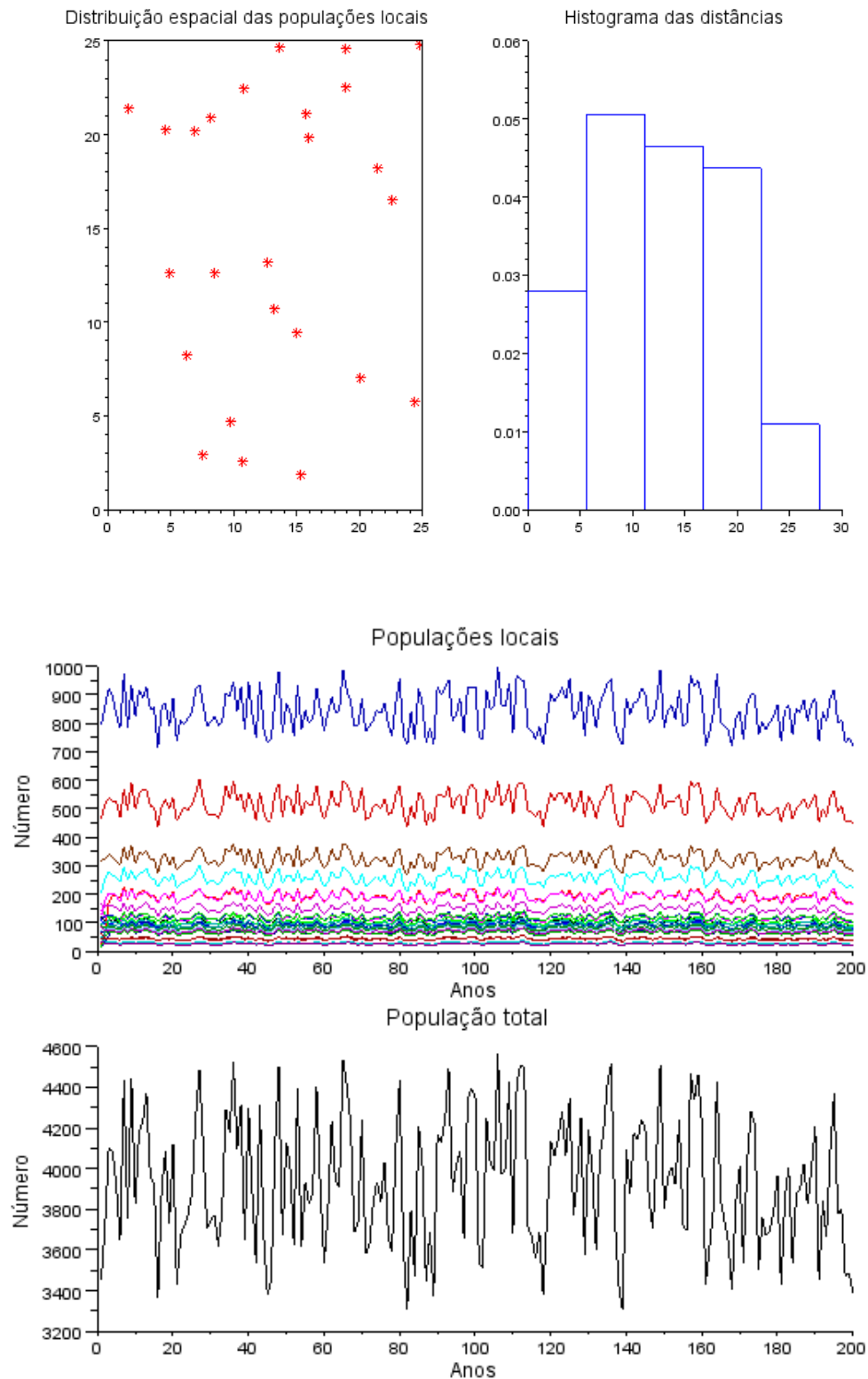


Figura 13.14. Simulação estocástica de uma meta-população com o simulador inserido na caixa 13.3

13 Meta-populações

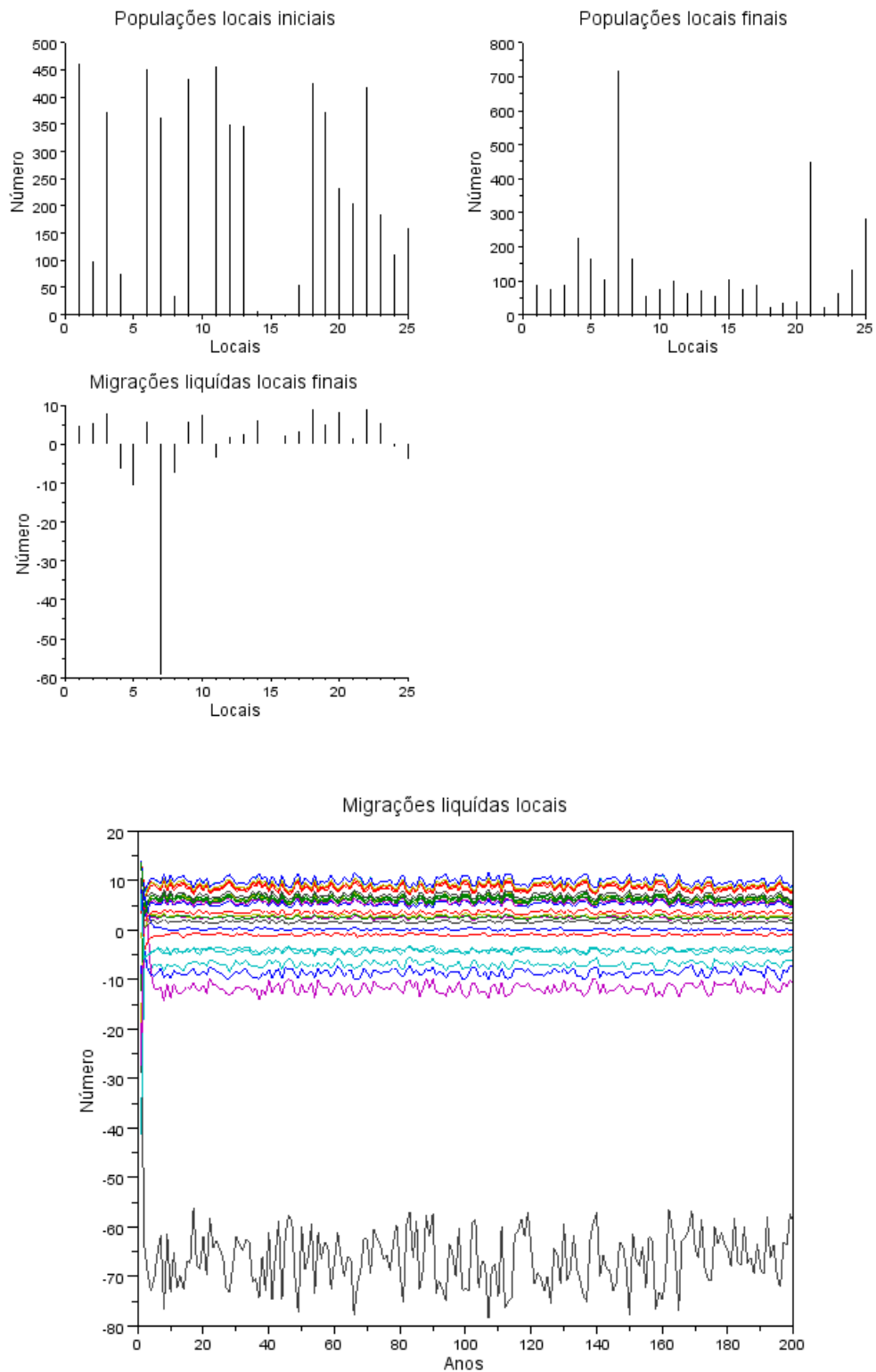


Figura 13.14. Continuação

13 Meta-populações

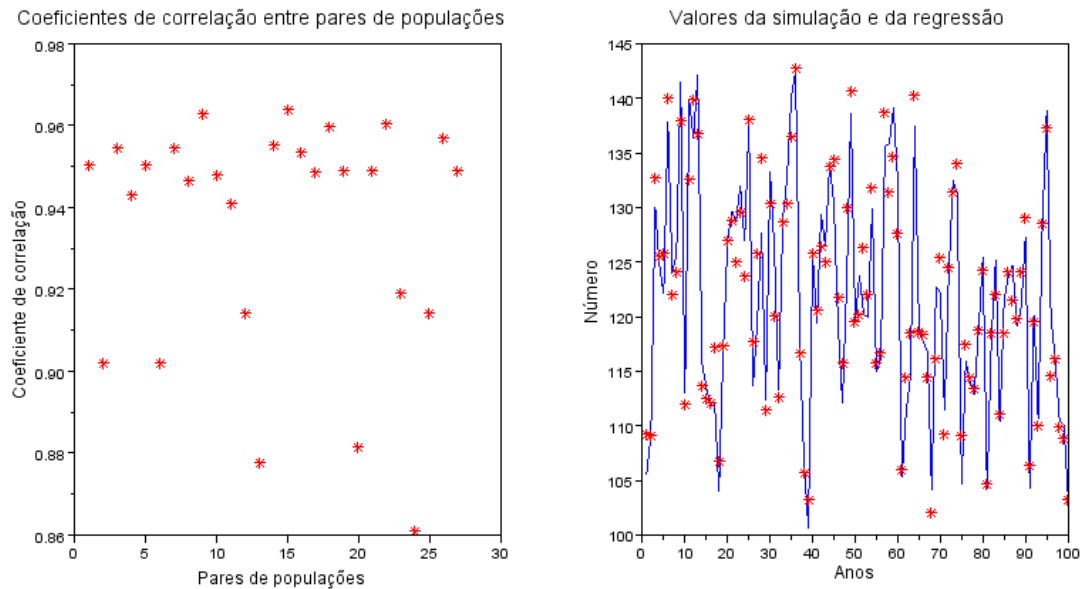


Figura 13.14. Conclusão

Lande, Engen e Sæther (2003:80-84) recorrem ao conceito de meta-população para apresentar um modelo para populações que exibam territorialidade. Uma aplicação deste modelo ao linco ibérico pode ser encontrada em Barreto (2009).

13.5 Uma Anotação sobre Ecologia Espacial

Nós gerámos distribuições aleatórias das populações locais no espaço da região. Mas este não é o único padrão possível de ocupação do espaço, por organismos vivos. Na figura 13.15 insiro os três padrões possíveis: casual ou aleatório, regular e agrupado. Por sua vez, os grupos podem ter cada um dos três padrões anteriores.

13 Meta-populações

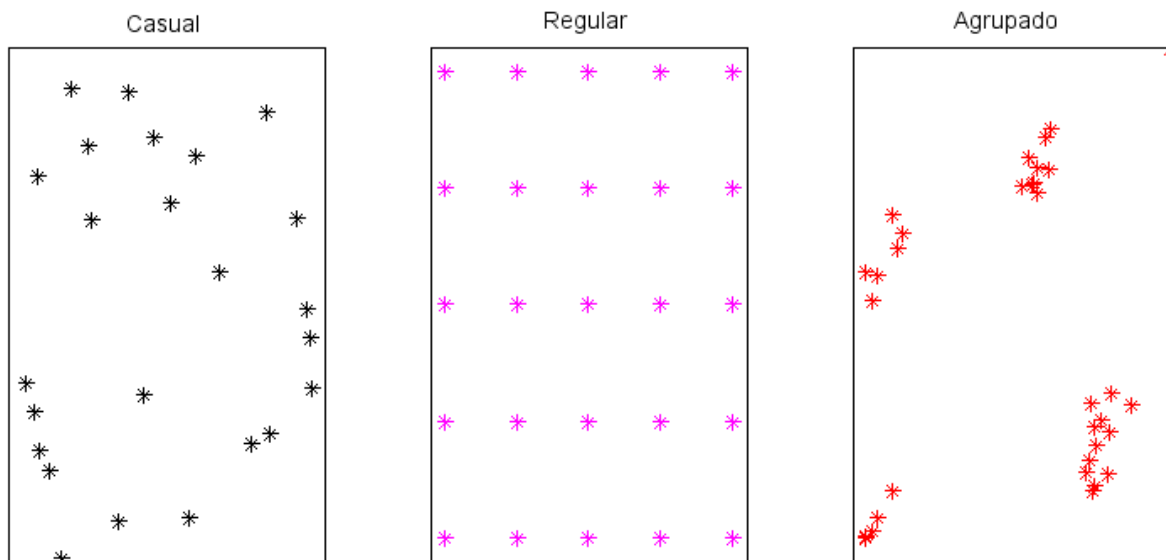


Figura 13.15. Padrões de distribuição espacial de objetos num espaço bidimensional

A ecologia espacial procura tirar informação relevante e interpretar a distribuição espacial de identidades biológicas e ecológicas. O primeiro passo é identificar a natureza do padrão: será aleatório, regular ou agrupado? Haverá alguma relação entre o padrão da distribuição em causa e o de outras entidades biológicas (sentido lato) ou fatores do meio físico?

Alguns exemplos mais concretos. Consideremos uma floresta mista. Qual o padrão da distribuição das espécies das árvores no terreno? A distribuição de cada espécie é independente da distribuição das outras espécies? A distribuição das espécies está relacionada com o relevo, exposição aos ventos dominantes ou ainda variações das características do solo? As mesmas questões podiam ser postas a respeito das tocas dos pequenos mamíferos, existentes na floresta ou nouro trecho de uma paisagem. Haverá algum padrão nas deambulações de um dado predador quando procura presas? Se existe, como explicá-lo? As maiores densidades de presas coincidem com as maiores densidades do predador?

Durante muito tempo, estas questões eram abordadas recorrendo a procedimentos heurísticos. De há cerca de quinze anos para cá, passaram a ser o objeto de estudo da **estatística espacial**, que não será explanada neste livro, dedicando-se-lhe só esta nota com informação res- tritíssima sobre bibliografia e software que lhe são dedicados.

Se o/a leitor/a fizer uma busca na internet com uma das duas seguintes palavras: “*spatial statistics*” ou “*spatial ecology*”, obterá informação de vários níveis de dificuldade que lhe permiti- rão familiarizar-se minimamente com o assunto. Em grande parte, como seria de esperar, o bene- fício que tirará dela dependerá dos seus conhecimentos de estatística. Sugiro a consulta de dois sítios:

<http://www.spatstat.org> . Neste sítio encontra-se disponível um texto de introdução à estatística espacial.

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2009.01422.x/full>. Um artigo de revisão sobre regressão espacial.

13 Meta-populações

Tanto quanto me é dado observar, o software mais rico em recursos para lidar com a estatística espacial é o R. São várias as bibliotecas para o R, nesta área. A mais extensa é a **spatstat** (o manual tem cerca de 1000 páginas). O software gratuito **PAST** (<http://folk.uio.no/ohammer/past>), que merece uma visita pela facilidade de utilização e riqueza de recursos, permite uma análise espacial básica e expedita.

Um livro sobre a análise espacial em R é o de Bivand, Pebesma e Gómez-Rubio (2008). Uma obra mais recente e específica, também apoiada no R, é a de Plant (2012).

Um livro muito citado e recomendado é o de Diggle (2003).

Fortin e Dale (2005) publicaram uma obra focalizada na análise espacial em ecologia.

É do interesse dos ecologistas analisar não só a distribuição de entidades e eventos ecológicos no espaço, mas também no tempo. Para além da estocacidade apresentanda: a) indicarão os censos de uma população que ela já entrou em declínio? B) qual é a periodicidade dos ciclos que o tamanho de uma população apresenta e qual será a sua causa? Estamos aqui no domínio da análise das séries temporais. Por exemplo, os valores dos tamanhos das populações locais da meta-população simulada e exposta na figura 13.14 podem ser submetidas aos procedimentos da análise de séries temporais.

O assunto não é novidade para quem acompanha a controvérsia sobre as análises de series temporais de dados da temperatura da atmosfera e da concentração de dióxido de carbono nela. A avaliação dos tamanhos das populações de espécies piscícolas, a previsão da sua futura variação e a fixação de quotas de pesca, também recorre à análise de séries temporais. A análise de séries temporais é um instrumento importante no contexto da gestão sustentada de recursos biológico explorados pelo homem.

Aplicações dos métodos de análise espacial e temporal em ecologia podem ser encontradas nos livros de Ranta, Lundberg e Kaitala (2006) e de Turchin (2003) e em referências neles mencionadas.

Existem várias bibliotecas para análise de séries temporais no R e bibliografia sobre a sua aplicação. Uma introdução à análise de séries temporais apoiada no R é a proposta por Metcalfe e Copertwaite (2009).

Um dos livros sobre estes temas, que tenho na minha estante, é o de Dutilleul (2011) que considero recomendável. Abarca tanto análise espacial como temporal, de uma maneira unificada.

13.6 Bibliografia

Barreto, L. S., 1990. *Meta-populações*. Notas de estudo da cadeira de Ecologia Florestal, Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.

Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.

Bivand, R. S., E. J. Pebesma e V. Gómez-Rubio, 2008. *Applid Spatial Data Analysis with R*. Springer, Berlin.

Crone, E. E., D. Doak e J. Pokki, 2001. Ecological Influences on the Dynamics of a Field Vole Metapopulation. *Ecology*, 82:831-843.

Diggle, P. J., 2003. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Second Edition, Arnold Publishers.

Dutilleul, P. R. L., 2011. *Spatio-Temporal Heterogeneity. Concepts and Analysis*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Dykstra, D. P., 1984. *Mathematical Programming for Natural Resources Management*. McGraw-Hill, Inc., New York.

Elmhagen, B. e A. Angerbjörn, 2001. The Applicability of Metapopulation Theory to Large Mammals. *Oikos*, 94-100.

13 Meta-populações

- Elton, C. S., 1924. Periodic Flutuations in the Number of Animals: Their Causes and Effects. *British Journal of Experimental Ecology*, 2: 119-163.
- Etienne, R. S. e J. A. P. Heetebeek, 2000. On Optimal Size and Number of Reserves for Metapopulation Persistence. *J. Theor. Biol.*, 203:33-50. Disponível em www.idealibrary.com.
- Fortin, M.-J. e M. R. T. P. Dale, 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Gaona, F., P. Ferreras e M. Delibes, 1998. Dynamics and Viability of a Metapopulation of the Endangered Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs* 68(3):249-370.
- Gotelli, N., 2008. *A Primer of Ecology*. Fourth edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, U. S. A.
- Gotelli, N. J. e W. G. Kelley, 1993. A General Model for Meta-Population dynamics. *Oikos* 68:36-44.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Holyoak, M., M. A. Leibold e R. D. Holt, Compiladores, 2005. *Metacomunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, U. S. A.
- Kindlman, P. e F. Burel, 2008. Connectivity Measures: A Review. *Landscape Ecol.*, 23:879-890.
- Lande, R., S. Engen e B.-E. Sæther, 2003. *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Leibold, M. A., 2011. The Metacomunity Concept and Its Underpinnings. Em S. M. Scheiner e M. R. Willig, *The Theory of Ecology*, The University of Chicago Press, páginas 163-183.
- Levin, R., 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15:237-240.
- Metcalfe, A. V. e P. S. P. Copertwait, 2009. *Introductory Time Series with R*. Springer, Berlin.
- Nieminén, M. Siljander e I. Hanski, 2004. Structure and Dynamics of *Melitaea cinxia* Metapopulations. Em P. R. Ehrlich e I. Hanski, compiladores, *On the Wings of Checkerspots*, Oxford University Press, páginas 63 a 91.
- Ovaskainen, O. e I. Hanski, 2003. Extinction Threshold in Metapopulation Models. *Ann. Zool. Fennici* 40:81-97.
- Plant, R. E., 2012. *Spatial Data Analysis in Ecology and Agriculture Using R*. CRC Press.
- Ranta, E., P. Lundberg, V. Kaitala e J. Laakso, 2000. Visibility of the Environmental Noise Modulating Population Dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267:1851-1856.
- Ranta, E., P. Lundberg e V. Kaitala, 2006. *Ecology of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Turchin, P., 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- Wilcox, C., B. J. Cairns e H. P. Possingham (2006). The Role of Habitat Disturbance and Recovery in Metapopulation Persistence. *Ecology*, 87(4):855-863.

14 O Aproveitamento das Populações

14 O Aproveitamento das Populações

14.1 Introdução

Ao contrário dos outros animais, o homem explora os recursos do planeta não só para satisfazer as suas necessidades biológicas (preponderantemente, alimentação e proteção) mas também para sustentar as economias que criou.

Atualmente, a conjugação dos efeitos de:

- Aumento da população,
- Pobreza, sobretudo nas áreas rurais de países menos desenvolvidos,
- Melhoria da tecnologia dos equipamentos de corte, captura e matança,
- Falta de instrumentos legais de regulação das atividades de captura e proteção das espécies exploradas,
- Consumismo

levaram à sobre-exploração de inúmeras espécies e, infelizmente, em muitos casos à sua extinção. Situações de sobre-exploração de florestas, animais da fauna africana, de pesqueiros, de cetáceos são, por exemplo, são objeto de notícias frequentes nos meios de comunicação. Mesmo na União Europeia, a sobre-exploração de pesqueiros é ainda uma realidade, admitindo-se que 88% dos seus recursos piscícolas não consigam proporcionar a máxima produção sustentada por terem sido conduzidos a níveis muito baixos (www.biodiversityeuropa.eu/info).

Embora se admita que a sobre-exploração dos recursos naturais se tenha agravado e expandido geograficamente no século XIX, ela é um fenómeno de ocorrência bastante mais antiga. Não recuando muito no tempo, são vários os casos de ocorrência de extinção de espécies, no século XVI, em diferentes regiões geográficas do planeta. Um caso a que estamos ligados é o da extinção da espécie arbórea conhecida por pau-do-brasil (*Casealpinia echinata* Lam.), que, em 1605, quando a Coroa Portuguesa quis tomar medidas para o proteger, já estava virtualmente extinta. Os toros de pau-brasil eram recebidos em Lisboa e exportados para Amesterdão, para serem reduzidos a pó por presos, numa dura tarefa que se tornou monopólio do governo holandês. O pó, usado na tinturaria, era comprado por franceses e italianos (Bueno, 2001). Anotemos que no século XVI, na Europa, a indústria têxtil era, como dizemos hoje, um dos motores da economia.

Não se fique com a ideia que no passado nunca ocorreram iniciativas no sentido de tornar sustentável a exploração de recursos naturais. Provavelmente, na Europa, **quando a madeira era o único combustível disponível e os transportes recorriam só à tração animal**, as florestas devem ter sido dos primeiros recursos a serem objeto de uma exploração planeada. Segundo Meyer *et al.* (1961), já no século XIV, as florestas da cidade alemã de Erfurt eram divididas em sete áreas de corte, com o propósito de assegurar o seu abastecimento, constante e sustentado, com material lenhoso. Uma breve e clara resenha histórica da ciência florestal pode ser encontrada Puettmann, Coates e Messier (2009:capítulo 1).

A sobre-exploração é evitada se praticarmos a exploração sustentada. Esclareçamos este conceito.

A questão fulcral na exploração de um recurso renovável é que o que se extrai não exceda o acréscimo do recurso, durante o período de tempo que medeia entre duas extrações. Caso contrário caímos na sobre-exploração.

Se uma pessoa tem dinheiro depositado a prazo, a render a uma determinada taxa de juro,

14 O Aproveitamento das Populações

e se quer manter o mesmo rendimento, só deve levantar o juro gerado pelo capital e deixar intocável o valor do depósito inicial. Se levantar sistematicamente mais que o juro obtido, acaba por ficar sem dinheiro, se sacar menos, verá o seu depósito aumentar, mas não está tirar o máximo benefício imediato dele. Utilizemos, mais formalmente, estes conceitos da nossa experiência diária.

Seja y o número de indivíduos ou biomassa do recurso em exploração, a sua taxa de variação instantânea será:

$$y' = f(y) - h(t) \quad (14.1)$$

em que $f(y)$ é a equação diferencial ordinária do seu modelo de crescimento (neste livro consideramos a **logística** e a **GPZ**) e $h(t)$ é a extração feita no instante t .

Três situações podem ocorrer:

$h(t) > f(y) \rightarrow y' < 0$. A manter-se esta situação o recurso extingue-se

$h(t) < f(y) \rightarrow y' > 0$. A manter-se esta situação o recurso cresce

$h(t) = f(y) \rightarrow y' = 0$. A manter-se esta situação o tamanho do recurso mantém-se estacionário

As duas últimas situações ($h(t) \leq f(y)$) garantem a sustentabilidade do recurso, pois ele não se extingue, mas não nos garantem que estamos a tirar o máximo benefício do recurso, sem pôr em risco a sua existência, isto é, se estamos a extrair a **produção máxima sustentada (PMS)**. É o que se pretende na exploração de um recurso natural renovável: ter-se $h(t)$ igual à PMS.

Do exposto podemos tirar duas conclusões:

- A elementar e fundamental que nos diz depender a produção sustentada do tamanho do recurso. $y \rightarrow f(y) \rightarrow h(t)$.
- As situações em que se verifica $h(t) \neq f(y)$ desequilibram o sistema.

Esta análise básica aplica-se tanto a populações exploradas em benefício do homem, como de qualquer predador ou herbívoro. Genericamente, podemos designá-la por relação ou interação **recurso-consumidor**, já ilustrada na figura 1.9.

Neste livro, na equação (14.1), a expressão para $f(y)$ já está achada. Como já anotámos acima, é a equação (5.8) ou a equação (6.10).

Ignorando os aspetos económicos da exploração do recurso renovável, num universo determinístico, a PMS sistematiza-se na caixa 14.1.

Caixa 14.1. PMS nas situações de crescimento logístico e gompertziano

Caso da dinâmica logística:

Mantemos a população igual a $y^* = K/2$ e extraímos o acréscimo máximo $h^* = rK/4$ (caixa 5.2).

Caso da dinâmica gompertziana:

Mantemos a população igual a $y^* = 0,368 y_f$ (equação (6.29)) e extraímos o acréscimo máximo $h^* = c \cdot 0,368 y_f$ (equação (6.34)).

Vou dar uma ilustração numérica para o caso de EGZ. Seja uma população que revela $c=0,05$, $y_f=100$, crescendo durante 300 unidades de tempo. À população é extraída uma fração f do seu tamanho (colheita= $f y$) passando agora a dinâmica da população explorada a ser expressa por $dy/dt = c y \log(y_f/y) - f y$. A população inicial é de duas unidades de

14 O Aproveitamento das Populações

biomassa.

É de esperar que a máxima colheita ocorra quando $f=c=0,05$ e seja igual a $PMS=0,05 \times 0,368 \times 100 = 1,84$. Utilizámos um curto simulador que ensaia as frações 0,1; 0,2; ... 0,8. O resultado obtido é expresso nos gráficos da figura 14.1. A predição é confirmada.

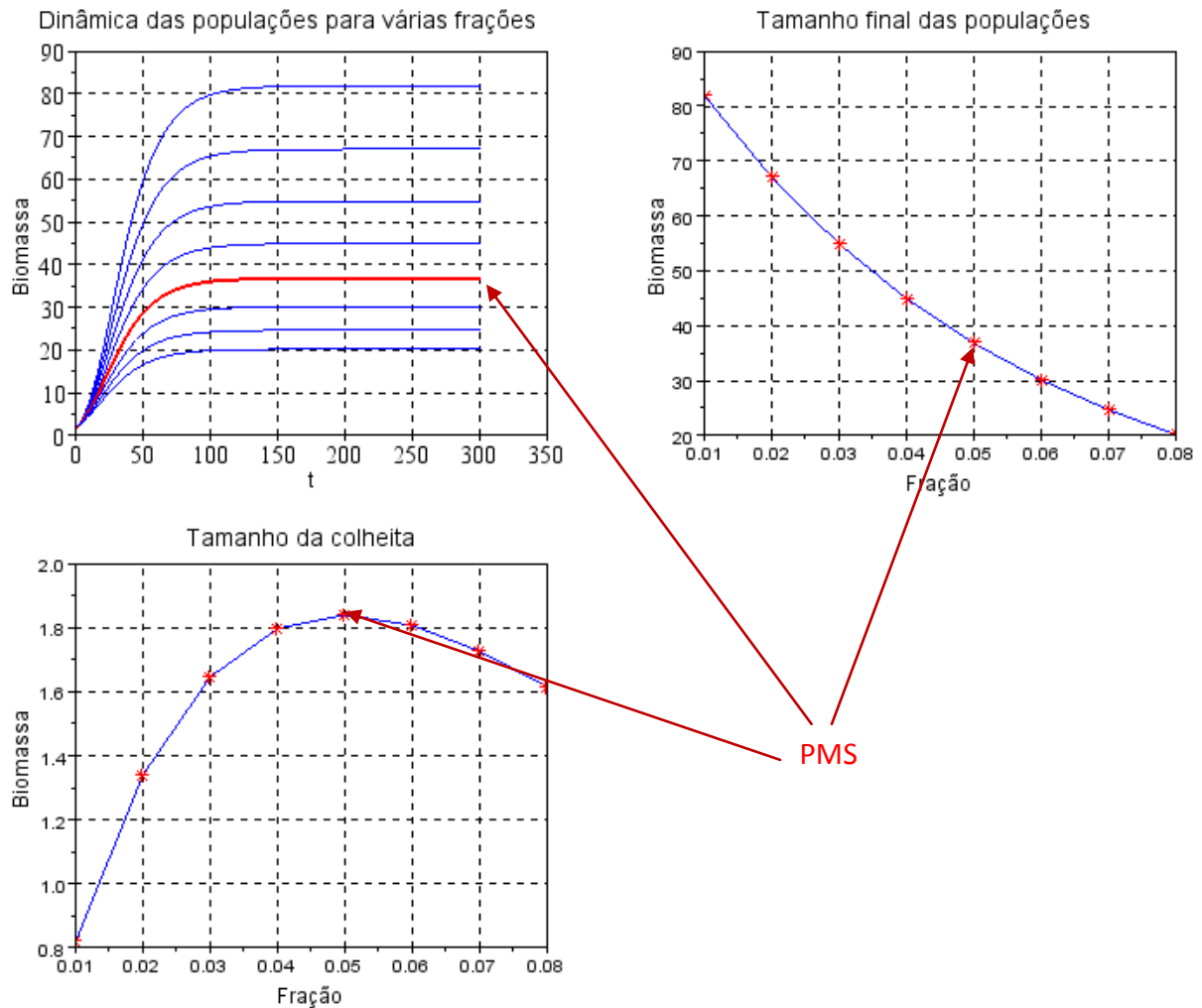


Figura 14.1. População com dinâmica gompertziana a que são retiradas várias frações da biomassa existente. O gráfico inferior esquerdo mostra que a MPS ocorre quando se verifica $f=c=0,05$ e é igual a 1,84 unidades de biomassa, a que corresponde uma população estável de 36,8 unidades de biomassa ($0,368 \times 100$), como se verifica nos dois gráficos superiores

Suponhamos, o que será mais curial, que começamos a explorar a população quando ela está em equilíbrio estável com tamanho igual a $y_i=100$. Só o que varia é o gráfico da dinâmica da população, passando agora a ser o da figura 14.2.

14 O Aproveitamento das Populações

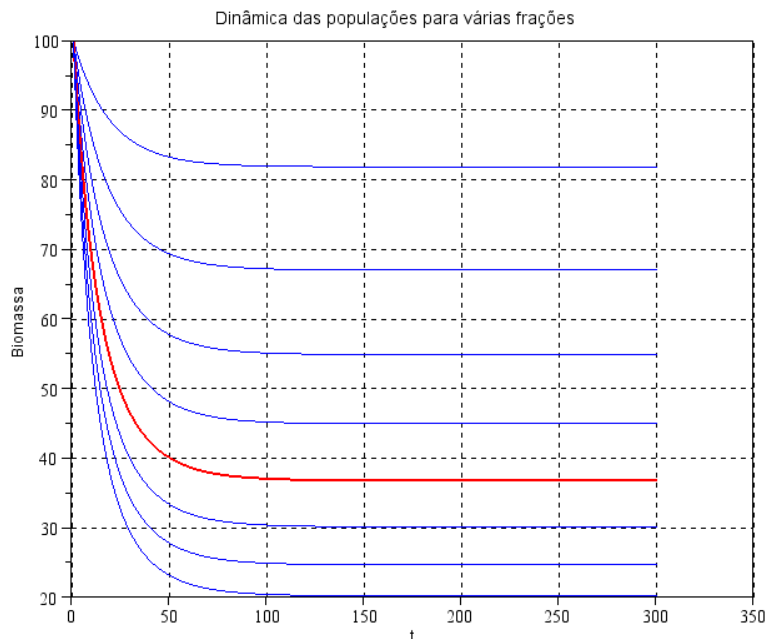


Figura 14.2. População com dinâmica gompertziana idêntica à da figura 14.1, a que são retiradas várias frações da biomassa existente. O tamanho inicial da população é igual a $y_i=100$

Se formos prudentes, dada a variação estocástica das populações reais, não exploramos exatamente h^* mas uma fração sua. O valor da fração depende da variância evidenciada pelos valores disponíveis do tamanho da população (série temporal de dados medidos). Quanto maior é a variância menor é a fração de h^* que se extrai. No caso da ilustração numérica, deveríamos escolher $f < 0,05$.

Infelizmente, acontecem também outras duas coisas inevitáveis: os recursos são escassos, assim não podemos ignorar a economia e raramente temos informação exata sobre o tamanho da população, pois os erros de medição podem ser amplos, sendo por isso, na realidade, a exploração dos recursos renováveis um assunto muito mais complexo, como se esquematiza-se na figura 14.3.

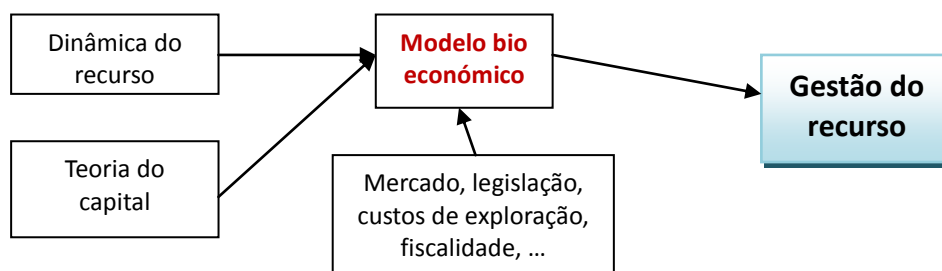


Figura 14.3. Quadro conceitual da gestão de um recurso renovável. A designação bio económico é usada num sentido geral e não restrito, associado ao uso da técnica do controlo ótimo (ver o texto)

14 O Aproveitamento das Populações

A análise da exploração sustentada dos recursos biológicos renováveis é hoje objeto de uma vasta e crescente literatura. A conjectura de diversas situações de exploração leva os matemáticos a estabelecer modelos sujeitos depois a uma sofisticada análise matemática apresentados em artigos que publicam em diversos jornais desta disciplina, recorrendo ao **controlo ótimo**, introduzido nesta matéria nos trabalhos pioneiros de Clark (1973, 1976), em que lançou a disciplina da **bio economia** (*bioeconomics*).

Um esclarecimento necessário. Clark não introduziu a vertente económica na exploração dos recursos naturais. A inovação que trouxe foi o uso do procedimento matemático conhecido por controlo ótimo, neste domínio. Para os familiarizados com a programação linear, podemos sucintamente dizer que **num problema de controlo ótimo pretendemos otimizar uma função objetiva que é um integral de uma expressão, sujeita a restrições que são equações diferenciais** (e.g., Kot, 2001:capítulo 14). Foi sobretudo no século XIX, com o advento do liberalismo económico, que as preocupações de rentabilidade económica, para o proprietário de recursos naturais, se impuseram. No âmbito das florestas, muito antes da teoria do investimento ter sido sistematizada, a questão de saber o que maximizar e quando ocorre o máximo, foi resolvida em 1849, por Martin Faustmann (o seu texto original em alemão foi reimpresso no *Journal of Forest Economics*, 1995, 1:7-44) que estabeleceu uma formula célebre, conhecida pelo nome do seu autor. Esta situação é generalizadamente reconhecida, mesmo por figuras eminentes da economia (e.g., Samuelson, 1976).

Para além do emprego do controlo ótimo, recorre-se também aqui a metodologias da **investigação operacional** como a **programação linear e não linear e a programação dinâmica** (e.g., Getz e Haight, 1989). Nos modelos estocásticos a metodologia que se afigura mais promissora é a **programação dinâmica estocástica** ou **processo de tomada de decisão de Markov** (e.g., Ferreira, 2011). Para benefício dos engenheiros do ambiente, florestais e de recursos naturais, em cujo currículo académico geralmente surge uma disciplina de investigação operacional, apresentarei um modelo de programação linear. Anote-se que a gestão dos recursos naturais foi uma das primeiras actividades a recorrer, com êxito, aos métodos da investigação operacional. Em Barreto (1971), estendi os modelos de gestão de inventários à definição de estratégias ótimas para as diversas explorabilidades florestais.

Toda esta parafernália de métodos decisórios é irrelevante se não tivermos um modelo correto da dinâmica da população a explorar, e uma estimativa minimamente rigorosa do seu tamanho, no início do seu aproveitamento. É aqui que a ecologia se torna insubstituível na contribuição que dá a conservação dos recursos biológicos renováveis, como afirmámos na segunda caixa de texto, presente na página 8 ("**Mensagem da capa**"). O estabelecimento do modelo da dinâmica de uma população requer trabalho de campo especializado, intenso, cuidadoso e, por vezes, muito imaginativo. Os métodos a que esta atividade de inquirição biológica e ecológica recorre, mau gado a sua relevância, estão fora do escopo deste livro (e.g., Krebs, 1999). Convém lembrar que o trabalho que antecede a modelação não termina aqui. Obtidos os dados, é preciso analisá-los e interpretá-los. Começa aqui a atividades dos 'detetives ecológicos', que recorrem a várias metodologias predominantemente da área de estatística (Hilborn e Mangel, 1997; McCallun, 2000; Mangel, 2006; Bolker, 2008).

Outro instrumento também muito usado é a simulação de modelos complexos de bio economia (sentido lato).

A relação básica deste capítulo é a ilustrada pela figura 1.9. **A explicação aqui**

14 O Aproveitamento das Populações

apresentada é feita sob a perspectiva de valorizar e tornar clara a utilidade, dentro dos limites do razoável, dos temas que expusemos anteriormente. A relevância do tema deste capítulo para a persistência da nossa espécie e esta opção expositiva justificam a sua extensão e a da presente introdução.

Os modelos de exploração de recursos, para efeitos de apresentação, podem ser sistematizados segundo vários critérios. O adoptado é o seguinte:

- Ilustração das diferenças de nível de colheitas preconizadas por estratégias considerando ou não fatores económicos.
- Fixação de quotas
- Colheita proporcional à população existente
- Utilização de modelos globais de população com aspetos económicos incluídos
- Utilização de modelos com estrutura etária das populações

14.2 A Exploração de Populações de Crocodilos

A carne de crocodilo, designação genérica, incluindo aligátors e gaviais, é muito saudável e apreciada em vários países, como nos Estados Unidos e no Brasil. Esta carne tem menos gordura que a das aves e é mais rica em proteínas. Além disso, existe uma indústria de artigos de luxo que usa as suas peles. Para evitar a caça clandestina e descontrolada dos crocodilos, a sua exploração sustentada, e monitorizada pelas autoridades competentes, é praticada, pelo menos, nos dois países acima mencionados. Vou utilizar a exploração dos crocodilos para ilustrar o efeito dos aspetos económicos no nível de exploração preconizado, modificando um simulador anteriormente apresentado em Barreto (2011).

Os crocodilos são das espécies mais persistentes que habitam o nosso planeta. Estima-se que existam há cem milhões de anos, tendo por isso sobrevivido às causas que extinguiram os dinossauros, 65 milhões de anos atrás.

Ao contrário do que acontece na generalidade das aves e mamíferos, incluindo a nossa espécie (o célebre cromossoma Y), o sexo dos indivíduos não é determinado geneticamente, mas sim pela temperatura do local de postura e incubação dos ovos, de acordo com o esquema representado na figura 14.4. Este mecanismo não é exclusivo dos crocodilos. Por exemplo, o mesmo se passa nalgumas espécies de tartarugas.

O programa que estabelecemos para o efeito ilustrativo pretendido, considera uma população de crocodilos em que a procriação observa o esquema implícito na figura. As fêmeas primeiro ocupam os mais abundantes lugares de postura da zona I (só nascem fêmeas), se sobrarem fêmeas sem ninho, digamos assim, transitam para a zona II (nascimentos dos dois sexos em proporções iguais), e se ainda existem fêmeas sem local de postura transitam para a zona III, onde só nascem machos nos poucos locais de postura disponíveis.

14 O Aproveitamento das Populações

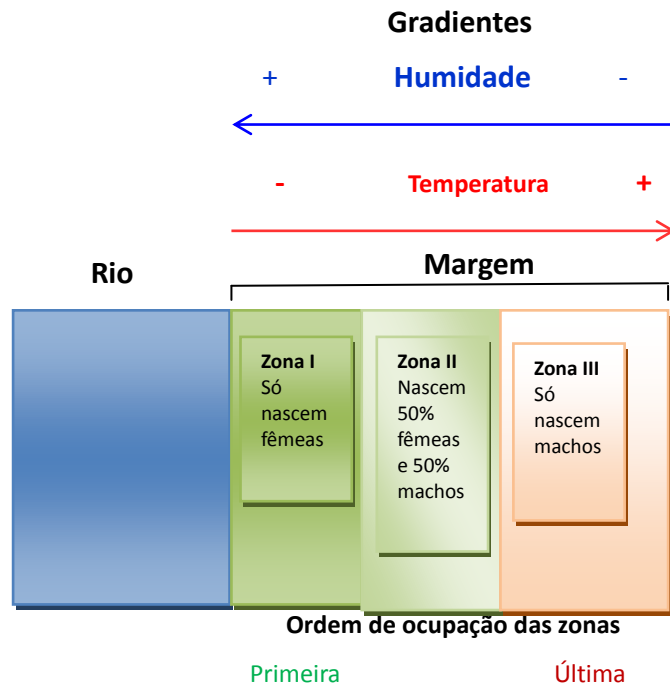


Figura 14.4. Planta do rio e duma margem, com os gradientes de humidade e temperatura, e as zonas dos locais de postura

A conclusão que se tira desta descrição é que quando uma população de crocodilos é pequena, só nascem fêmeas, o que permitem evitar a sua extinção e crescer rapidamente. Isto tem como consequência que a razão dos sexos não é 1:1, nem próximo disto, mas desequilibrada em benefício das fêmeas. Nas populações de crocodilos, razões de 10:1 são aceites como ocorrendo. Isto faz com que os machos controlem haréns numerosos. Por outro lado, os indivíduos adultos tem praticamente uma mortalidade natural igual a zero, pois estão bem adaptados ao meio e não existem inimigos capazes de os matar.

O programa não simula nenhuma população em particular, mas utiliza parâmetros inspirados em valores reais duma população estudada de aligátors australianos, e referidos em Murray (2002: capítulo 4). Em cada sexo são consideradas quatro classes de idade. Indivíduos de idade até um ano; jovens com idades de 1 a 11 anos; adultos com idades entre os 11 e 60 anos; senis com idades superiores. A caça incide só sobre animais adultos.

Para um período de 99 anos, o programa calcula a caça acumulada e o valor presente (VP) da caça dos futuros 99 anos, considerando que todos os anos se caça a mesma fração dos adultos existentes. A fração caçada de cada sexo é proporcional ao número de animais existentes do sexo em causa. Adoptou-se a taxa de juro de 5%. Cada indivíduo abatido trás um benefício líquido hipotético de 30 euros.

Para os menos familiarizados com o cálculo financeiro explicita-se a expressão para o valor presente de todos os valores da caça nos 99 anos:

$$VP = \sum_{t=1}^{99} \frac{\text{Valor da caça do ano } t}{(1+0,05)^t} \quad (14.2)$$

A listagem do programa Crocfinanc insere-se na caixa 14.1.

Caixa 14.1. Listagem do programa Crocfinanc

```

//© L. S. Barreto, 2013. Programa Crocfinanc
//a partir de dados de aligátor australiano
//NM=nascidos machos (idade<1 anos); NF=nascidos fêmeas"
//JM=jovens machos (idade de 1 a 11 anos); JF=jovens fêmeas;"
//AM=adultos machos (60>idade=>11 anos); AF=adultos fêmeas;
//SM=senis machos (idade>60);SF=senis fêmeas;
//p=nº de ovos na postura, 20;
//s0=fracção de ovos que dá origem a crocodilos0(.3);
//s1=fracção de nascidos que chega a jovens (0.12);
//s2=sobrevivência dos jovens (0.8);
//s4==1; sobrevivência dos adultos (0.97)
//s5 sobrevivência dos senis (0.15);
//nº de locais de postura de só filhos fêmeas=k1;
//nº de locais de postura de metade de cada sexo=k2;
//nº de locais de postura de só filhos machos=k3;
//taxa de juro 0.05
//VP=1/(1.05-1)^t
clear
clf

global nm jm am sm nf jf af sf k1 k2 k3 f1 f2 f3
global nm1 jm1 am1 sm1 nf1 jf1 af1 sf1

TCF=[];VP=[];
for frac=0.1:0.01:0.2

    CT=[];Cfin=[];P=[];
    C=[];FIN1=[];
    // população inicial
    af=7000;am=800;jm=500;jf=1500;
    if am==0 then abort;
    end
    if af==0 then abort;
    end
    //números de locais de postura em cada zona
    k1=2000;k2=3000;k3=1500;p=20;
    x = 1:1:99;z=1;w=[];
    //projectar a população durante 99 anos
    for i = 1:1:99
        if af>k1 then f1=k1;
        else f1=af;
        end
        if af-f1>k2 then f2=k2;
        else f2=af-f1;
        end
        if af-f1-f2>k3 then f3=k3;
        else f3=af-f1-f2;
    end
end

```

14 O Aproveitamento das Populações

Caixa 14.1. Conclusão

```

end
    nf1=p*0.3*(f1+0.5*f2);nm1=p*0.3*(0.5*f2+f3);
    jm1=0.12*nm+0.8*(jm-jm/10);jf1=0.12*nf+0.8*(jf-jf/10);
    frm=frac*am/(af+am);
    am1=0.08*jm+0.97*am-0.97*am/49-frm*am;
    //fração caçada de fêmeas
    frf=frac*af/(af+am);
    af1=0.08*jf+0.97*af-0.97*af/49-frf*af;
    //fração caçada de machos
    co=frm*am+frf*af;
    C=[C co];
    Cfin=30*1/(1.05^i)*co;
    sm1=0.97*am/49+0.15*sm;sf1=0.97*af/49+0.15*sf;
    P=[P; [nm1+nf1,jf1,jm1,af1,am1]];
    jm=jm1;nm=nm1;am=am1;sm=sm1;jf=jf1;nf=nf1;af=af1;sf=sf1;
    z=z+1;
    CT=sum(C);
    FIN1=[FIN1 Cfin];
end

TCF=[TCF CT];
VP=[VP sum(FIN1)];

end

f=[0.1:0.01:0.2];
subplot(1,2,1)
plot2d(f,TCF)
xlabel('Caça acumulada','Fração caçada','Total caçado em 99 anos')

subplot(1,2,2)
plot2d(f,VP)
xlabel('Valor presente da caça','Fração caçada','Euros')

disp('Máxima caça= '+string(max(TCF))+ ' animais para a fração caçada=0.11' )
disp('Máximo valor= '+string(max(VP))+ ' euros para a fração caçada=0.14' )

```

O programa exhibe a seguinte saída escrita:

Máxima caça= 61718.59 animais para a fração caçada= 0.11

Máximo valor= 336826.82 euros para a fração caçada=0.14

Esta saída numérica é acompanhada pelo gráfico da figura 14.5.

A população é mais intensamente explorada (14% versus 11% de adultos caçados) quando se segue o critério económico.

Se a taxa de juro fosse de 2%, o máximo valor descontado ao presente seria obtido com a caça de 12% dos adultos. Esta verificação diz-nos que quanto mais caro for o financiamento (maiores taxas de juro) para as empresas de um país, mais intensa será a exploração dos recursos

14 O Aproveitamento das Populações

e maior será o risco da sua sobre-exploração.

Kot (2001:250) chama à relação *taxas de juro altas* → *baixa propensão para conservar recursos renováveis*, o *pricipio fundamental dos recursos renováveis*.

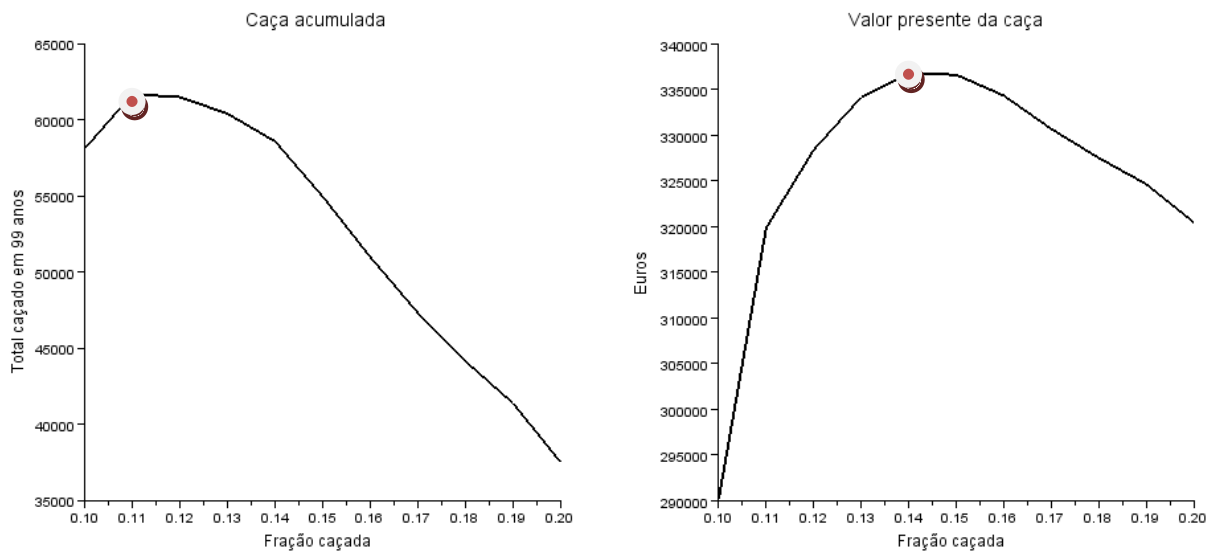


Figura 14.5. Número de animais caçados em 99 anos e valor presente da caça, obtidos para várias frações dos adultos caçados de 10 a 20%

Considerando agora um período de 200 anos, a dinâmica da população para uma fração de adultos caçada igual a 14% é caracterizada na figura 14.6.

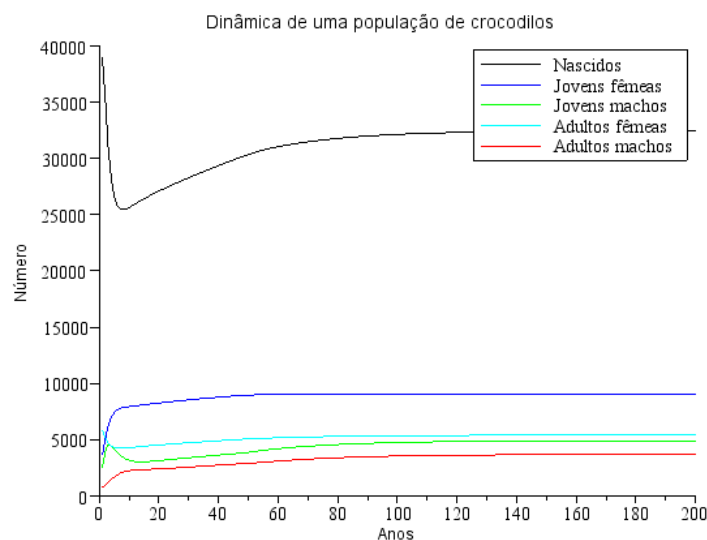


Figura 14.6. Dinâmica da estrutura da população de crocodilos, quando se caça anualmente 14% dos adultos

A variação anual do número dos animais caçados é importante para o empresário, pois a sua receita anual reflete esta variação. Para a situação relativa à figura 14.6, a caça tem a dinâmica ilustrada na figura 14.7.

14 O Aproveitamento das Populações

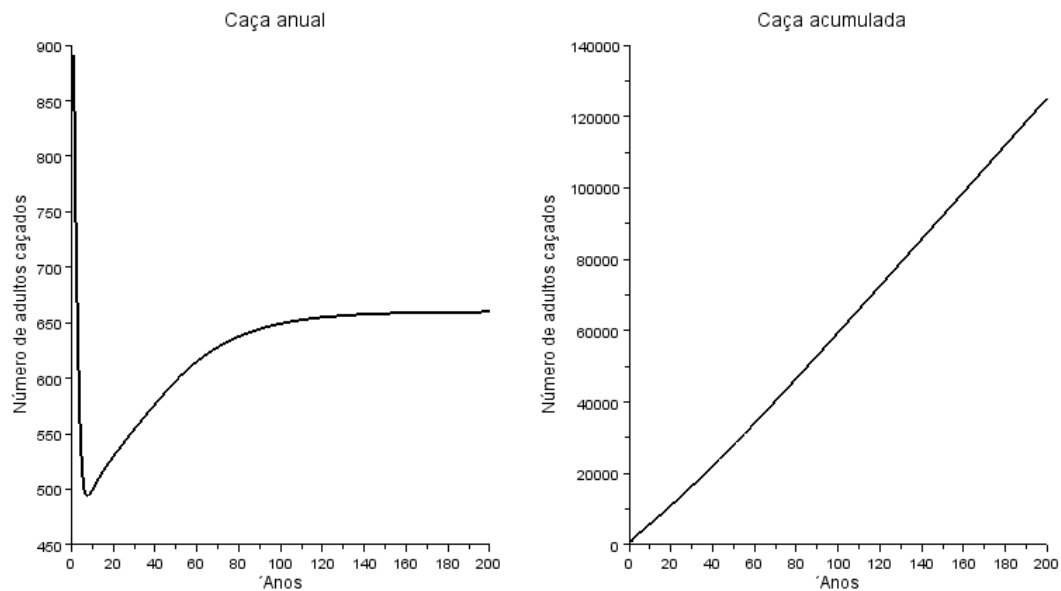


Figura 14.7. Dinâmica da caça quando se extrai anualmente 14% dos adultos

Para o período de exploração de 200 anos, interessa esclarecer como a razão dos sexos (fêmeas/machos) é afetada, e qual o número de animais abatidos numa situação de sustentabilidade, para várias frações caçadas. Isto é clarificado na figura 14.8.

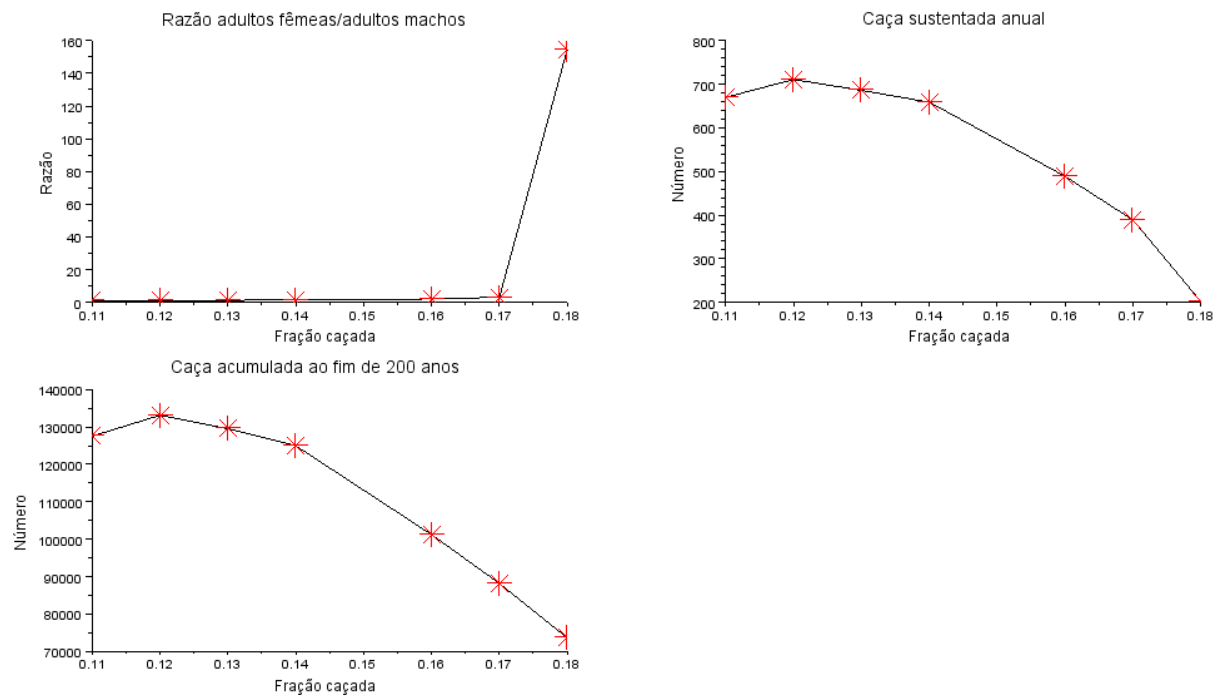


Figura 14.8. Razão entre os sexos, caça sustentada e acumulada para vários níveis de exploração

Taxas altas de exploração reduzem o tamanho da população e só as zonas I e II passam a

14 O Aproveitamento das Populações

ser ocupadas para postura. Isto leva a nascerem relativamente muito mais fêmeas e a razão fêmeas/machos cresce, como ilustra o gráfico superior esquerdo da figura 14.8. Deve existir um valor crítico desta razão a partir do qual nem todas as fêmeas acasalam, e a escassez de machos passa a restringir o crescimento da população. No caso ilustrado, e sob esta perspectiva analítica, a fração de caça de 17% representa um ponto importante de mudança na estrutura e, por isso, na dinâmica da população. Esta constrição é facilmente introduzida no modelo de simulação da população dos crocodilos e pode mudar completamente o padrão da dinâmica da população.

Para o período de 200 anos de exploração, a extração de 12% dos adultos revela-se a mais vantajosa, como mostram os outros dois gráficos da mesma figura (14.8).

Suponhamos que cada macho acasala em média com 10 fêmeas e se extrai 18% dos adultos. A dinâmica da população sob exploração é agora a exibida na figura 14.9. **A exploração associada ao efeito restritivo da escassez de machos levam à extinção da população.**

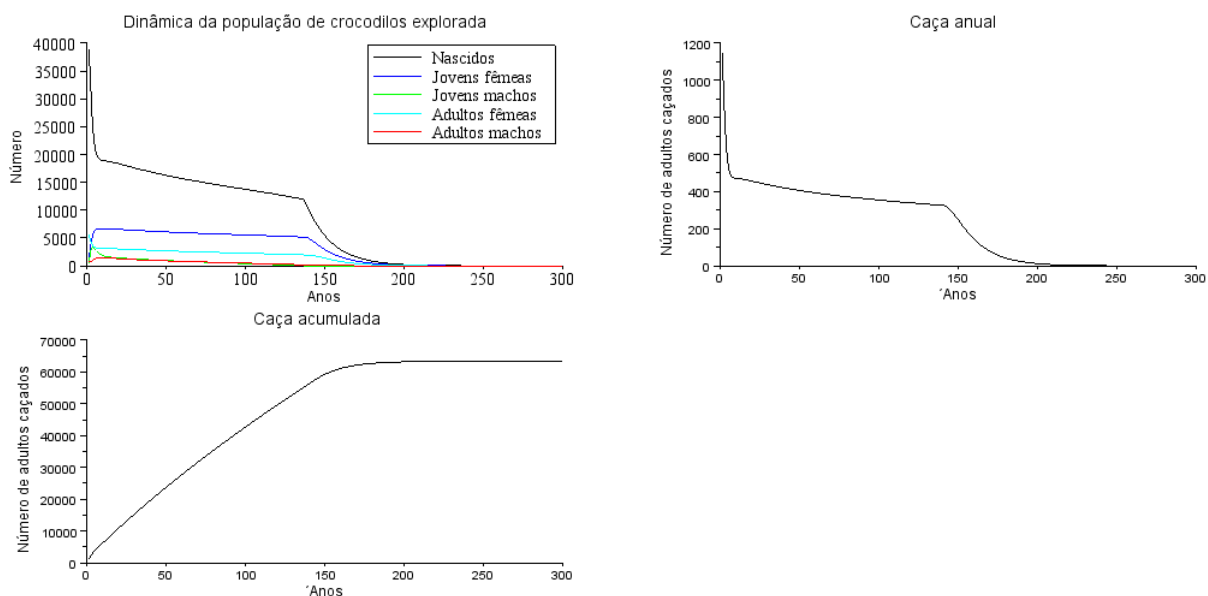


Figura 14.9. Dinâmica da população de crocodilos e da sua exploração, quando se extrai 18% dos adultos, e cada macho acasala em média com 10 fêmeas

A situação abordada permitiu não só fazer a destringência do impacte da vertente económica na exploração de uma população, como também trazer à luz outros aspetos relevantes que podem emergir da exploração de uma população.

A conclusão a tirar é a seguinte: para além da simplicidade introduzida pelos modelos que utilizemos para simular a exploração de uma população, na natureza, o impacte desta exploração pode ser diversificado e revelar aspetos inesperados quer ao nível da própria população explorada, quer ao nível da comunidade e do ecossistema onde ela está inserida (Matsuda e Abrams, 2008; Matsuda, Makino e Kotani, 2008). A abordagem redutora, inúmeras vezes adotada, de só considerar a população a explorar, é em grande parte imposta pela escassez, mesmo inexistência, de informação sobre a comunidade e ecossistema onde se insere a espécie a explorar.

Vejamos dois exemplos do impacte da exploração de uma espécie ao nível do ecossistema. Os elefantes africanos (*Loxodonta africana*) podem atuar como agentes de savanização da

14 O Aproveitamento das Populações

paisagem africana, de acordo com o mecanismo que se exhibe na figura 14.10. O controle do seu número através de um abate planejado e monitorizado tem como consequência a persistência de ecossistemas de vegetação arbórea e prevenção de um processo de savanização (Laws, 1970). O elefante é uma espécie angular ou fundamental (*keystone species*) do ecossistema.

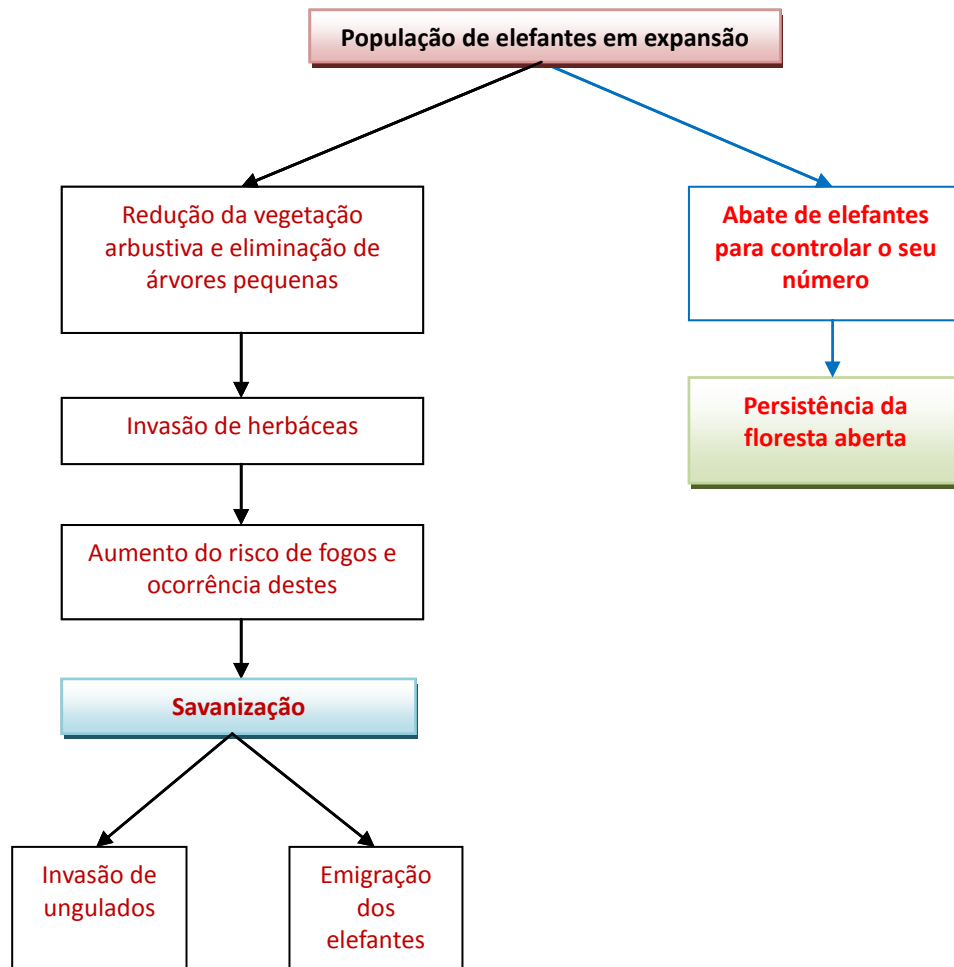


Figura 14.10. Exemplo do efeito do abate de uma população na persistência de um ecossistema. Caso dos elefantes africanos e da floresta aberta

O segundo exemplo. Na Califórnia, a caça exagerada de lontras marinhas, lagostas e outras espécies comerciáveis levou à explosão das populações de ouriços-do-mar, de que se alimentavam. As populações descontroladas de ouriço-do-mar, dada a ausência de predadores, devastaram as algas laminárias gigantes que formam as chamadas florestas de ‘kelp’, que constituem dos ecossistemas mais produtivos do mundo, e existem nas águas costeiras, em vários locais do planeta (Marine reserves in the United States. www.mpa.gov). Na internet, no sítio do Oceanário de Lisboa (www.parqueexpo.pt) está disponível um texto sobre as florestas de ‘kelp’.

14 O Aproveitamento das Populações

Antes de prosseguir, vou propor ao leitor/a um exercício. Não aceite passivamente a listagem apresentada. Use o conhecimento que adquiriu no capítulo 8, a informação sobre os parâmetros da população, inserida nos comentários do início do programa, trace o grafo orientado da população e procure escrever as equações da dinâmica dos estádios dos crocodilos dos dois sexos. Compare os seus resultados com as equações inseridas nos comandos do simulador.

14.3 A Fixação de Quotas

Nesta secção e na seguinte, não consideramos as populações estruturadas, como na secção anterior, mas todos os indivíduos **globalmente**, modelados pelas equações logística e de Gompertz.

O leitor português recebe informação periódica sobre as quotas de pesca atribuídas a Portugal. Estimam-se os *stocks* dos pesqueiros (tamanhos das populações), usa-se outra informação sobre o seu crescimento e fixa-se a máxima quantidade que se pode pescar, a quota de pesca global. Em pesqueiros internacionais, esta quantidade global é depois rateada pelas diversas nações com acesso ao pesqueiro e cada uma atribuída a sua quota de pesca. A fixação de quotas de extração pode ser aplicada a populações sem serem de peixes, terrestres ou não.

No caso dos pesqueiros, estimar os *stocks* existentes não é tarefa fácil e o erro pode ter consequências catastróficas. Um caso de colapso de uma população, ocorrido na década de 90 do século passado, onde tínhamos uma quota de pesca de bacalhau, é o de Newfoundland, junto ao Canada. O pesqueiro esgotou-se devido a estimativas erradas, por excesso, das reais existências de peixe. A descrição e análise deste caso podem ser encontradas no sítio da Universidade de Michigan (sitemaker.umic.edu/section003group2/the_colapse_of_1992), na internet.

A informação da caixa 14.1, atrás apresentada, ao fim e ao cabo, diz respeito a quotas de extração de populações de crescimento gompertziano e logístico.

14.3.1 Crescimento Logístico e Quotas

Vamos começar por analisar uma população logística sujeita á extração da quota **h**. A partir da equação (5.8) o modelo da sua dinâmica passará a ser:

$$y' = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right) - h \quad (14.3)$$

Um modelo gráfico desta exploração exhibe-se na figura 14.11, onde foi feito $r=0,7$ e $K=20$. Consideram-se 3 quotas: a da PMS, em que $h=3,5$, e ainda $h=0,5$ e $h=2$.

Vamos empreender a análise do modelo. Começamos pela análise gráfica. O/a leitor/a deve ter presente a figura 5.8 e o texto conexo.

Concentremo-nos então na figura 14.11. Da figura 5.8, já sabemos que o ponto 0 é um equilíbrio instável e $20(=K)$ é estável.

Verificam-se dois tipos de equilíbrio:

- Os pontos da interceção da reta **h** com a curva **y'** à esquerda do máximo correspondente a $y=K/2$ ($y < K/2$) resultam em equilíbrios instáveis ($\leftarrow \bullet \rightarrow$).
- Os localizados à direita ($y > K/2$) em equilíbrios estáveis ($\rightarrow \bullet \leftarrow$).

Em termos estritamente matemáticos, 0 não é ponto de equilíbrio da equação (14.3).

14 O Aproveitamento das Populações

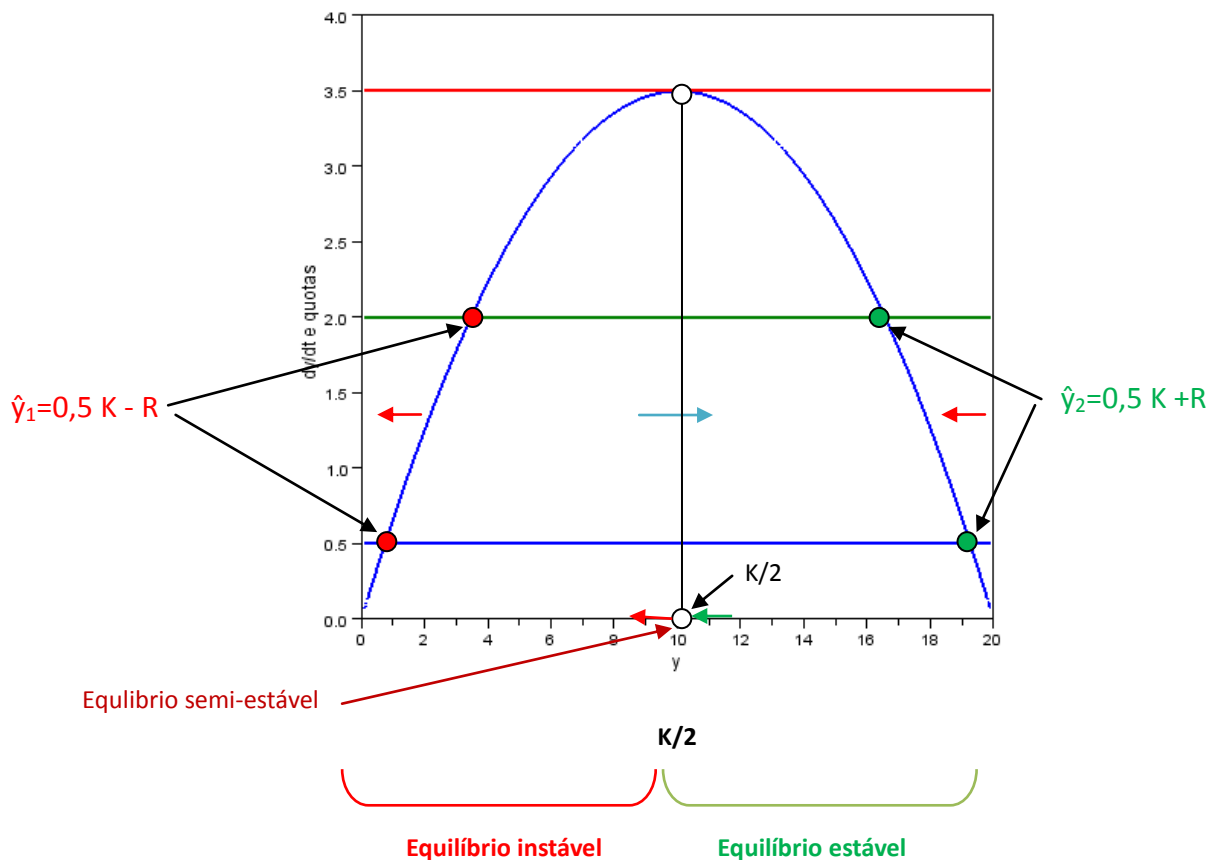


Figura 14.11. A exploração de uma população de dinâmica logística, recorrendo a quotas, destacando os pontos de equilíbrio e a sua natureza

Vamos agora proceder a análise formal aplicando a equação 5.15. Começemos por achar os dois pontos de equilíbrio da equação (14.3). Esta equação pode ter a forma de uma equação do segundo grau:

$$-\frac{r}{K}y^2 + ry - h$$

que tem as soluções

$$\hat{y} = 0,5 K \pm R \quad (14.4)$$

onde R é dado por:

$$R = 0,5 K \sqrt{1 - \frac{4h}{rK}} \quad (14.5)$$

14 O Aproveitamento das Populações

A derivada da equação (14.3) em ordem a y continua a ser a encontrada na caixa 5.4, que é $ry-ry^2/K$.

Substituindo a solução $0,5K-R$ em $ry-ry^2/K$ obtemos:

$$\frac{2r}{K} \sqrt{r^2 - \frac{4rh}{K}}$$

que é maior que zero e o equilíbrio é instável confirmando-se a análise gráfica, se ocorrer $h < rK/4$ (radicando > 0).

Por outro lado, substituindo a solução $0,5K+R$ em $ry-ry^2/K$ obtemos:

$$-\frac{2r}{K} \sqrt{r^2 - \frac{4rh}{K}}$$

que, continuando a assumir $h < rK/4$, é negativo e o equilíbrio é estável.

Conforme h vai aumentando $0,5K-R$ e $0,5K+R$ vão-se aproximando e tornam-se coincidentes quando $R=0$ ($h=rK/4$), no ponto máximo do gráfico de y' . A aproximação pela sequência $0,5K-R$ é uma sucessão de equilíbrios instáveis e o contrário se passa na aproximação pela sequência $0,5K+R$. Disto resulta que o ponto $K/2$ é um ponto semi-estável (figura 14.11). A variação do parâmetro h do modelo da equação (14.3) conduziu a uma alteração da estabilidade do ponto de equilíbrio. De acordo com o expandido na secção 5.8 estamos perante a existência de uma bifurcação, agora do tipo **sela-nó**.

A leitora já se apercebeu que a possibilidade de ocorrência de bifurcações, em modelos de sistemas reais, é um assunto muito sério, pois um biosistema que se estava a comportar muito bem, na perspetiva do gestor do recurso, devido a uma causa não controlável que lhe altera um parâmetro, pode passar a ter uma dinâmica indesejável.

Nos sistemas de grandes dimensões, identificar as bifurcações é uma tarefa que consome muito tempo, se não recorrermos a software especializado, para este efeito. Felizmente que existe um bom software gratuito para a análise de bifurcações, e não só, denominado **Oscill8**. Obtive a minha cópia através da Softpedia. Daqui em diante, todos os gráficos de análise de bifurcações apresentados foram obtidos no Oscill8.

Na figura 14.12, exibo o gráfico da análise da bifurcação do modelo que nos ocupa feita com os mesmos parâmetros que utilizámos para fazer o gráfico da figura 14.11 ($r=0,7$ e $K=20$). O eixo horizontal refere-se ao parâmetro em análise (neste caso h), as linhas no espaço dos eixos referem-se a sequências de pontos de equilíbrio ($\hat{y}$), cujo tamanho se lê no eixo vertical à esquerda, cuja escala se refere à variável y . As sequências de equilíbrios situados na linha mais larga são estáveis, na linha mais fina são instáveis. O ponto sela-nó é assinalado por **SN**.

Numa situação real, o gestor pode manter o valor de h , mas devido a variações ambientais o valor de K pode alterar-se, pelo que interessa investigar este parâmetro. O valor fixo de h é igual a 1, e K varia de 20 a 200. O resultado da análise insere-se na figura 14.13.

14 O Aproveitamento das Populações

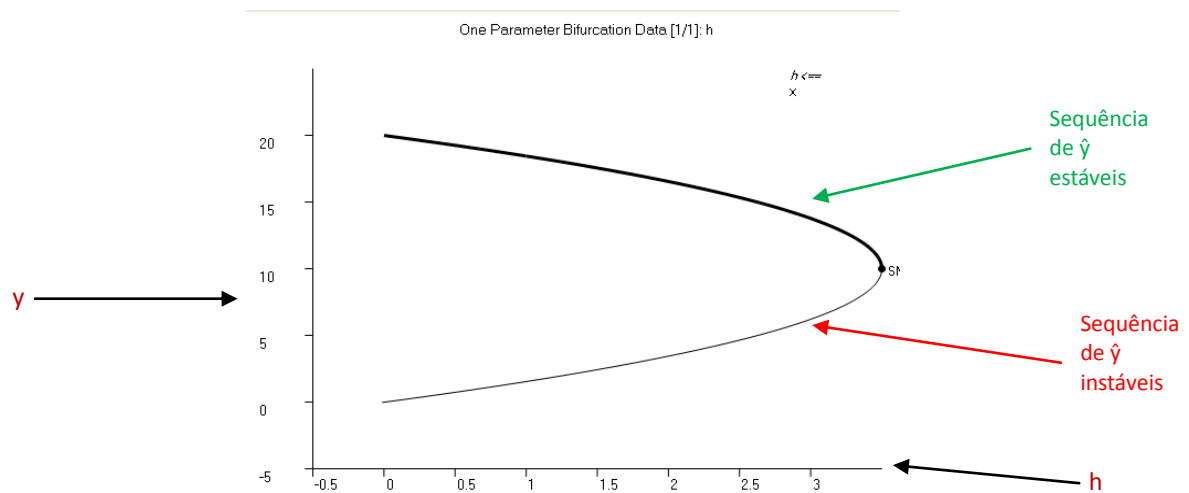


Figura 14.12. Análise da bifurcação do modelo da equação (14.3) para variações de h . O ponto assinalado por SN corresponde a $rK/4$ ($0,7 \times 20/4=3,5$)

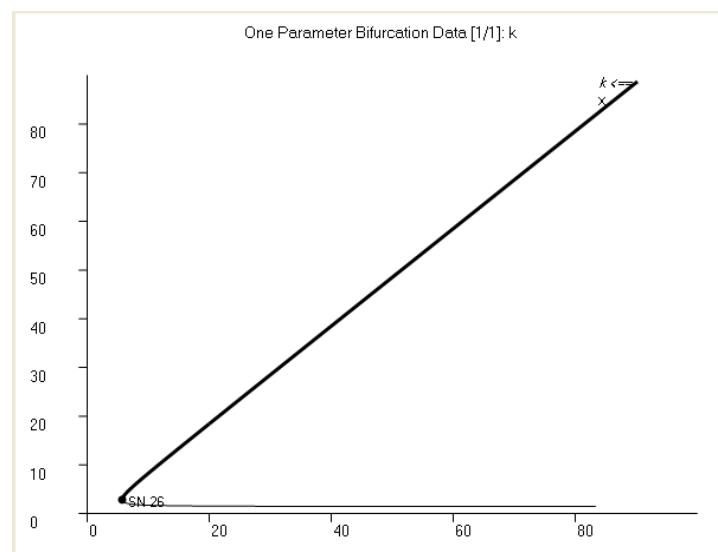


Figura 14.13. Análise da bifurcação do modelo da equação (14.3) para variações de K . O efeito de aumentar K é inverso ao de aumentar h . Fizemos $h=2$

No Oscill8 também podemos obter a dinâmica da população, neste caso com $h=1$, como se ilustra na figura 14.14.

14 O Aproveitamento das Populações

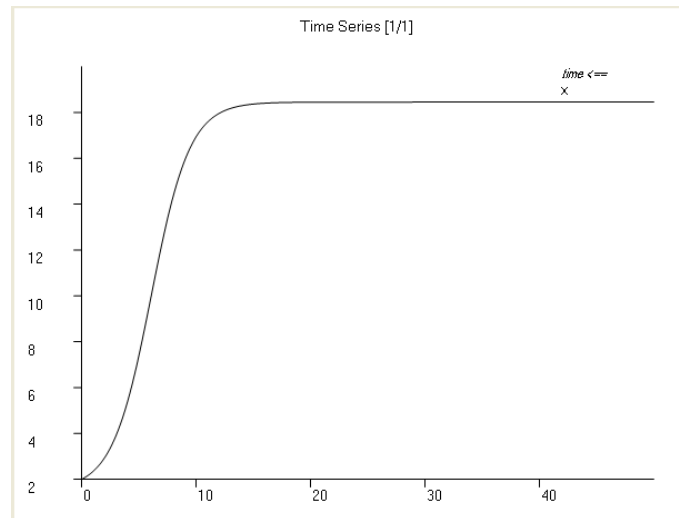


Figura 14.14. Dinâmica do modelo da equação (14.3), para $r=0,7$, $h=1$ e $K=20$. O eixo horizontal corresponde ao tempo e o vertical à variável y

Para valores de $h > rK/4$ o tamanho da população passa a ser um número complexo o que não tem significado biológico. Uma questão que se pode por é a seguinte: **devemos aceitar modelos que nos dão valores das variáveis sem significado real?** Há quem ache que não e se isto ocorre, devemos procurar estabelecer outro modelo (e.g., Soetaert e Herman, 2009:312). É o que vamos fazer.

14.3.2 Crescimento Gompertziano e Quotas

Antes de entrar no tema, propriamente dito, desta subsecção, vou introduzir uma breve anotação à **função W de Lambert**, que utilizaremos adiante.

A função W de Lambert é a inversa da função $f(y)=ye^y$. É crescente para $y > -1$ e decrescente para $y < -1$, tendo um mínimo global dado por $f(-1)=-1/e$. É uma **função de** valores múltiplos, podendo ser definida univocamente como uma função real no intervalo $(-1/e, \infty)$. Designamos o ramo crescente por W_p e o decrescente por W_m , seguindo a simbologia da **NIST Digital Library of Mathematical Functions** (dlmf.nist.gov). Ver figura 14.15. Esta biblioteca, fruto de dez anos de trabalho de numeroso grupo de especialistas, é um valioso instrumento que não pode ser ignorado.

Para calcular a função W usarei a biblioteca **gsl** do software R. Nem o Maxima nem o Scilab têm comandos para esta função, mas certamente que é possível escrever funções que a calculem, nestas duas plataformas.

Na biblioteca **gsl**, o ramo W_p é calculado pelo comando **lambert_W0** e o ramo W_m pelo comando **lambert_Wm1**.

Entremos agora no tema da subsecção, estabelecer um modelo gompertziano em que se extraí uma quantidade fixa da população existente.

14 O Aproveitamento das Populações

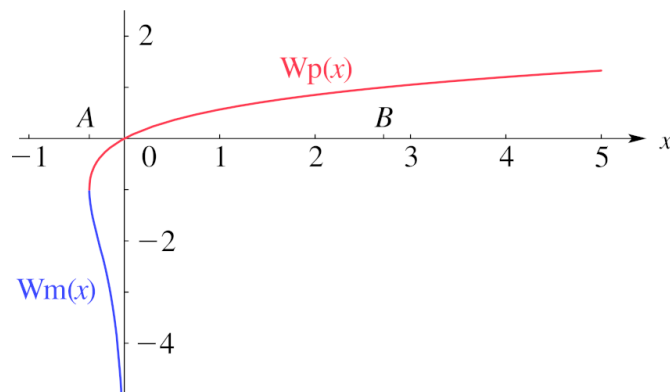


Figura 14.15. Função W de Lambert. Ramos $W_p(x)$, a vermelho, e $W_m(x)$ a azul. **A** corresponde ao ponto $-1/e$ e **B** ao ponto e . Gráfico obtido na entrada da função, na *NIST Digital Library of Mathematical Functions* (dlmf.nist.gov)

A partir da equação (6.10), fazendo $k=y_f$, o modelo da sua dinâmica passará a ser:

$$y' = cy(\log k - \log y) - h \quad (14.6)$$

Um modelo gráfico desta exploração exhibe-se na figura 14.16, onde foi feito $c=0,07$ e $k=200$. Consideram-se 3 quotas: a da PMS, em que $h=5,15$, e ainda $h=1,5$ e $h=3$.

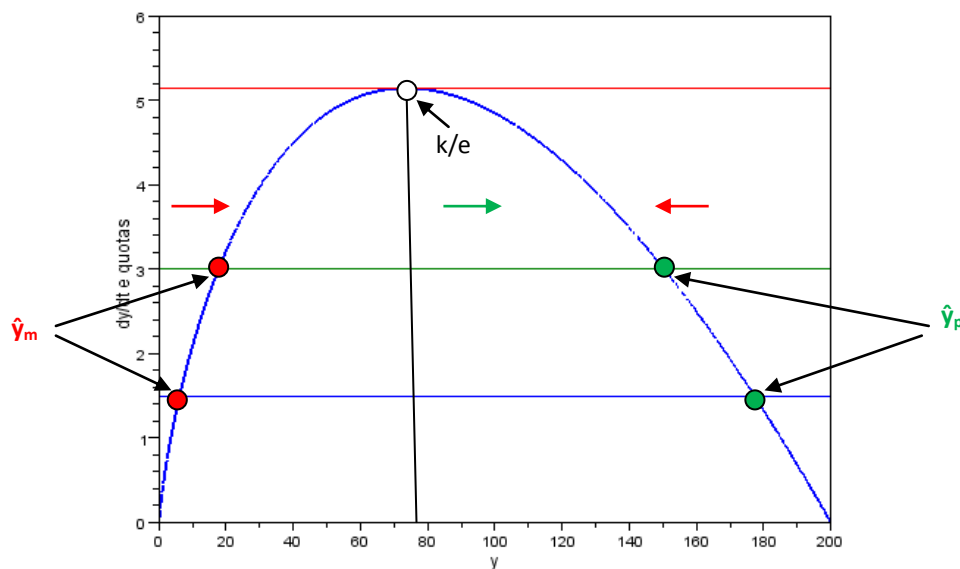


Figura 14.16. A exploração de uma população de dinâmica gompertziana, recorrendo a quotas, destacando os pontos de equilíbrio e a sua natureza

As análises gráficas e das bifurcações do caso gompertziano é formalmente semelhante aos da dinâmica logística (figura 14.11) por isso não as vou repetir, limitando-me a inserir as saídas do Oscill8.

14 O Aproveitamento das Populações

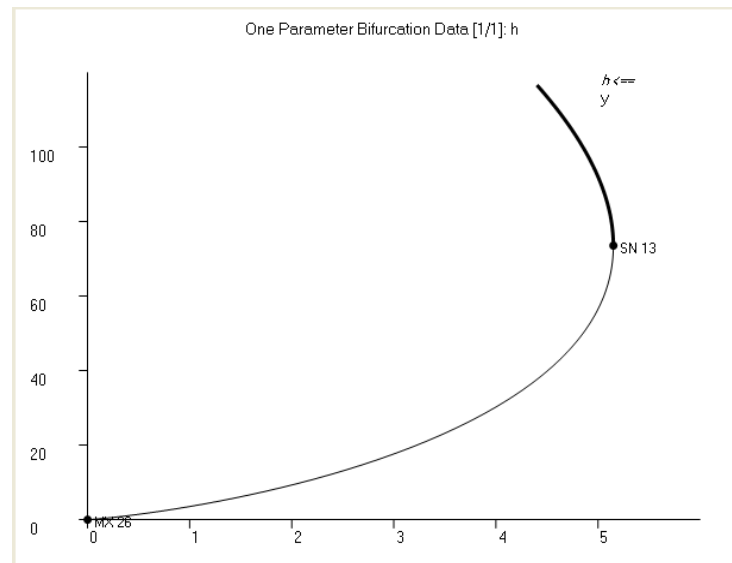


Figura 14.17. Análise da bifurcação do modelo da equação (14.6), com os mesmos parâmetros da figura 14.16, para variações de h . O ponto assinalado por SN corresponde a ck/e ($0.07 \cdot 200 \cdot 0,368 = 5,152$)

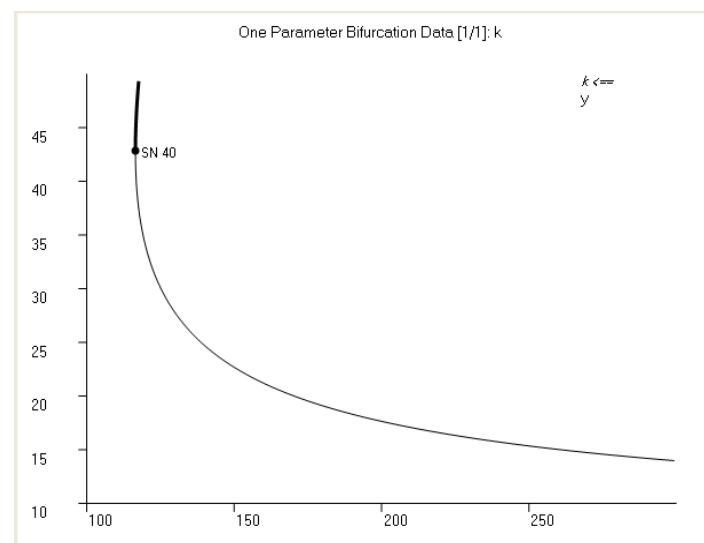


Figura 14.18. Análise da bifurcação do modelo da equação (14.6) para variações de k , com $c=0,07$ e $h=3$

Passemos à análise formal. O Maxima não é capaz de encontrar os ponto de interceção de y' com h . Na internet é possível obter a solução da equação $c \ln(k/y) - h = 0$ no sítio www.wolframalpha.com. Naturalmente que software comercial como o Mathematica ou o Maple não têm dificuldade em resolver a equação. A solução geral é:

$$\hat{y} = - \frac{h}{c W(-\frac{h}{cy_f})} \quad (14.7)$$

A solução instável obtem-se com:

14 O Aproveitamento das Populações

$$\hat{y}_m = - \frac{h}{c W_m(-\frac{h}{cy_f})} \quad (14.8)$$

sendo a estável dada por:

$$\hat{y}_p = - \frac{h}{c W_p(-\frac{h}{cy_f})} \quad (14.9)$$

Vamos agora achar a solução numérica recorrendo à biblioteca *gsl*, no R. Os comandos utilizados e as respetivas saídas são:

```
> library(gsl)
> ##soluções numéricas da GPZ com quotas
> h<-3
> c<-0.07
> k<-200
> a<-(-h/(k*c))
> a
[1] -0.2142857
> z1<- lambert_Wm1(a)
> pop1<-h/(c*z1)
> pop1
[1] 17.65724 ← equilíbrio instável
> p1<-pop1
> z2<- lambert_W0(a)
> pop2<-h/(c*z2)
> pop2
[1] 150.4136 ← equilíbrio estável
> p2<-pop2
> ##h=MSY
> MSY<-c*k*exp(-1)
> h2<-MSY
> a2<-(-h2/(k*c))
> a2
[1] -0.3678794
> z1<- lambert_Wm1(a2)
> pop1<-h2/(c*z1)
> pop1
[1] 73.57589
> z2<- lambert_W0(a2)
> pop2<-h2/(c*z2)
> pop2
[1] 73.57589
> #verificar tamanho da população no ponto máximo
```

No ponto máximo, tanto W_p como W_m dão mesmo valor

14 O Aproveitamento das Populações

```
> k*exp(-1)
[1] 73.57589
```

Agora realizamos a análise formal dos dois equilíbrios:

```
> # Verificar a natureza do equilíbrio
> # vamos achar o valor da derivada em ordem a y da equação (14.6),
> # no primeiro equilíbrio, cujo valor foi guardado em p1
> eq1<-eval(D(expression(c*p1*log(yf/p1)-h),"p1"))
> eq1
[1] 0.09990202
> #a derivada é positiva pelo que o equilíbrio é instável
> #fazer o mesmo para o segundo equilíbrio, cujo valor foi guardado em p2
> eq2<-eval(D(expression(c*p2*log(yf/p2)-h),"p2"))
> eq2
[1] -0.05005499
> #a derivada é negativa pelo que o equilíbrio é estável
```

Podemos confirmar os valores obtidos no R, resolvendo as três equações no Scilab, que nos confirma os resultados:

```
->c=0.07;
-->yf=200;
-->h=3;
-->funcprot(0)
ans =
  0.
-->function [x]=f(y)
-->x=c*y*log(yf/y)-h;
-->endfunction
-->[y]=fsolve([18],f)
y =
  17.657236
-->function [x]=f(y)
-->x=c*y*log(yf/y)-h;
-->endfunction
-->[y]=fsolve([160],f)
y =
  150.41358
-->h=c*yf*exp(-1);
-->function [x]=f(y)
-->x=c*y*log(yf/y)-h;
-->endfunction
-->[y]=fsolve([80],f)
y =
  73.575889
```

Suponha agora que fazemos $h=8 > 5,15$. Vejamos que solução obtemos:

14 O Aproveitamento das Populações

```
library(gsl)
```

```
> ##soluções numéricas da GPZ com quotas
> h<-8
> c<-0.07
> k<-200
> a<-(-h/(k*c))
> a
[1] -0.5714286
> z1<- lambert_Wm1(a)
> pop1<-h/(c*z1)
> pop1
[1] NaN
> z2<- lambert_W0(a)
> pop2<-h/(c*z2)
> pop2
[1] NaN
```

Como ninguém pode extrair 8 de onde só existem 5, o programa diz que não há solução disponível (**NaN**) e não nos propõe valores complexos ou negativos da variável, que de facto não têm existência real. **Só obtemos valores de $y \geq 0$, de acordo com a realidade.**

A dinâmica gompertziana conduziu-nos a um modelo melhor que o obtido com a equação logística.

14.4 Colheita Proporcional ao Tamanho da População

Em vez de explorar uma quantidade fixa da população em exploração, extraímos uma sua fração **f**, isto é, nas equações (14.3) e (14.6), fazemos **$h=fy$** . Vejamos os mesmos dois casos da secção anterior.

14.4.1 Crescimento Logístico e Extração Proporcional

A partir da equação (5.8) o modelo da dinâmica da população passará a ser:

$$y' = ry \left(1 - \frac{y}{K} \right) - fy \quad (14.10)$$

Começamos pela análise gráfica, apoiada na figura 14.19, onde os parâmetros da logística são os mesmos da figura 14.11. Graficamente, esta figura é semelhante às figuras 13.6 e 13.7, o que significa que ambas as situações associadas aos gráficos têm um fundo comum: o balanço entre um ganho e uma perda proporcional ao existente.

Na figura 14.19, só a origem é um ponto instável. Nesta mesma figura verifica-se que os valores de **f** ensaiados são menores que **$r(=0,7)$** .

14 O Aproveitamento das Populações

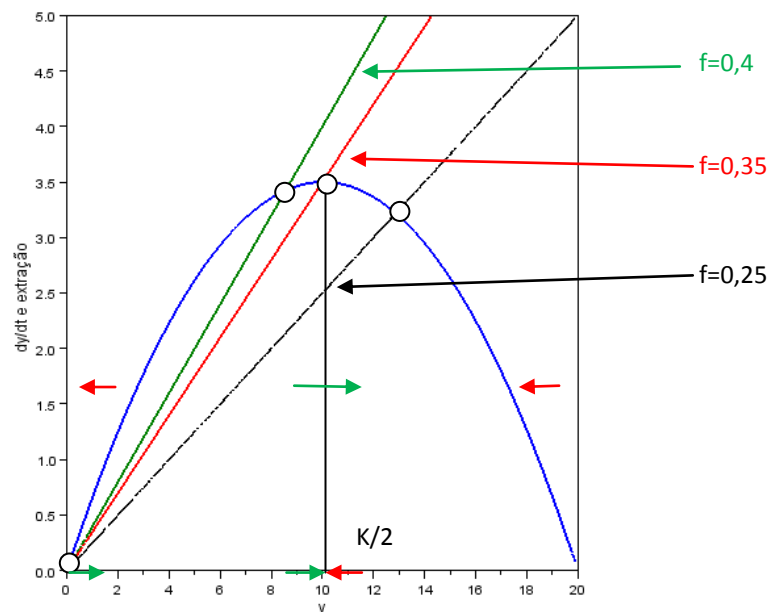


Figura 14.19. Análise gráfica do modelo da equação (14.10)

Passemos à análise formal, comecemos por achar os pontos de equilíbrio no Maxima de acordo com:

```
(%i1) solve([r*y*(1-y/K)-f*y], [y]);
```

```
(%o1) [y = (r-f)K/r, y = 0]
```

Os equilíbrios são zero e

$$\hat{y} = \frac{(r-f)K}{r} \quad (14.11)$$

O modelo apresenta três possibilidades de equilíbrio:

$r > f \rightarrow \hat{y} > 0$

$r = f \rightarrow \hat{y} = 0$

$r < f \rightarrow \hat{y} < 0$

Na figura 14.20, apresento a superfície dos equilíbrios para várias combinações de r e f . Inseri também o plano de todos valores no eixo vertical iguais a zero. A sua interação com a superfície dos valores dos equilíbrios dá-nos o caso $r=f$. Este modelo tem equilíbrios negativos sem significado ecológico.

14 O Aproveitamento das Populações

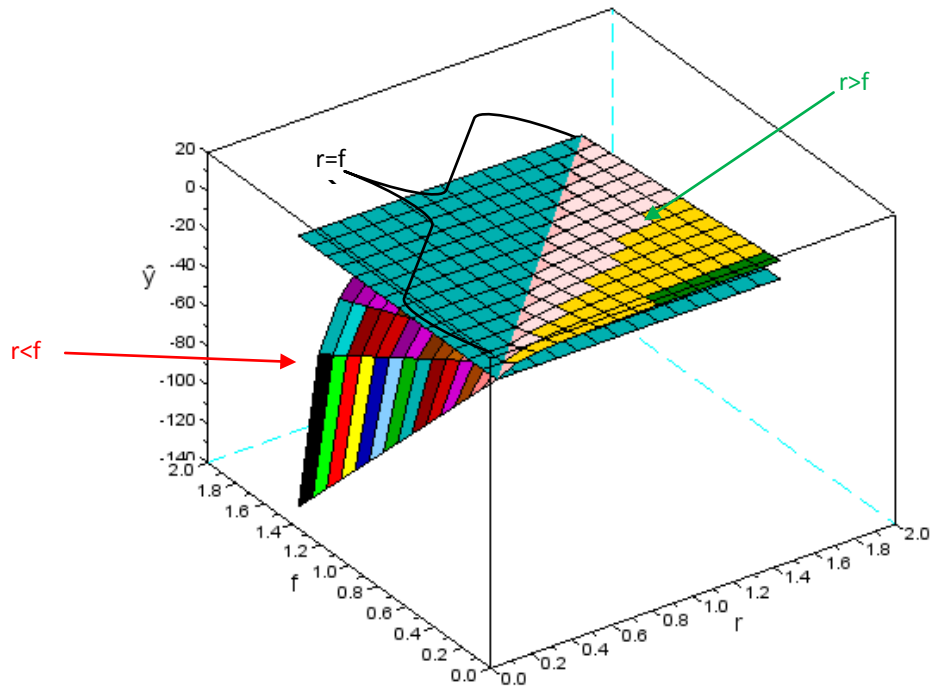


Figura 14.20. Valores dos equilíbrios da equação (14.10) para várias combinações de r e f

A derivada da equação (14.10) em ordem a y é:

$$y'_y = r \left(1 - \frac{y}{r} \right) - \frac{ry}{K} f \quad (14.12)$$

Se substituirmos a equação (14.11) na (14.12) obtemos:

$$y'_y = r \left(1 - \frac{r-f}{r} \right) - r \quad (14.13)$$

A expressão entre parenteses é maior de que um se $r < f$, e a equação (14.13) torna-se maior do que zero ($y'_y > 0$) e o equilíbrio é instável. Isto é, **os equilíbrios negativos são instáveis**.

Por outro lado, a mesma expressão entre parenteses é menor de que um se $r > f$, e a equação (14.13) torna-se menor do que zero ($y'_y < 0$) e o equilíbrio é estável. Obtemos o resultado já verificado na análise gráfica: **os equilíbrios positivos são estáveis**.

Passemos à análise das bifurcações, no Oscill8. Vamo-nos restringir aos efeitos das variações de f . O resultado insere-se na figura 14.21. Esta bifurcação, em que dois equilíbrios aproximam-se, combinam-se num único equilíbrio e depois divergem em dois equilíbrios, é denominada de **transcrítica**.

14 O Aproveitamento das Populações

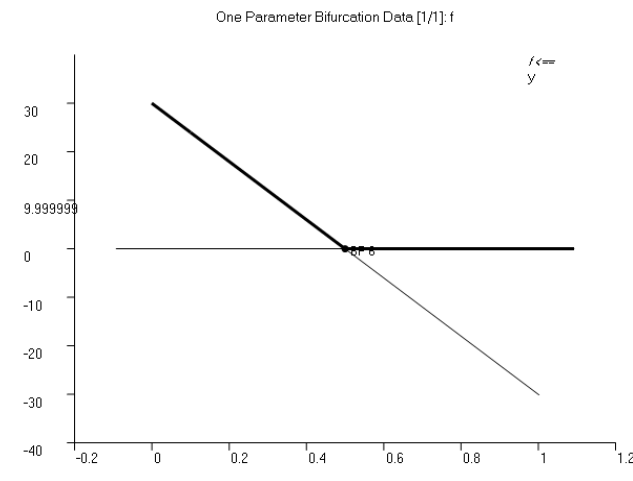


Figura 14.21. Análise das bifurcações associada ao parâmetro f , do modelo da equação (14.10)

Vamos, novamente, procurar estabelecer um modelo melhor, em que as populações quando sobre exploradas simplesmente se extinguem ($y=0$) e não ocorram valores negativos de y .

14.4.2 Crescimento Gompertziano e Extração Proporcional

O modelo para esta situação é o seguinte:

$$y' = cy(\log k - \log y) - fy \quad (14.14)$$

A análise gráfica insere-se na figura 14.22. Novamente se verifica que os equilíbrios são estáveis e o único instável situa-se na origem.

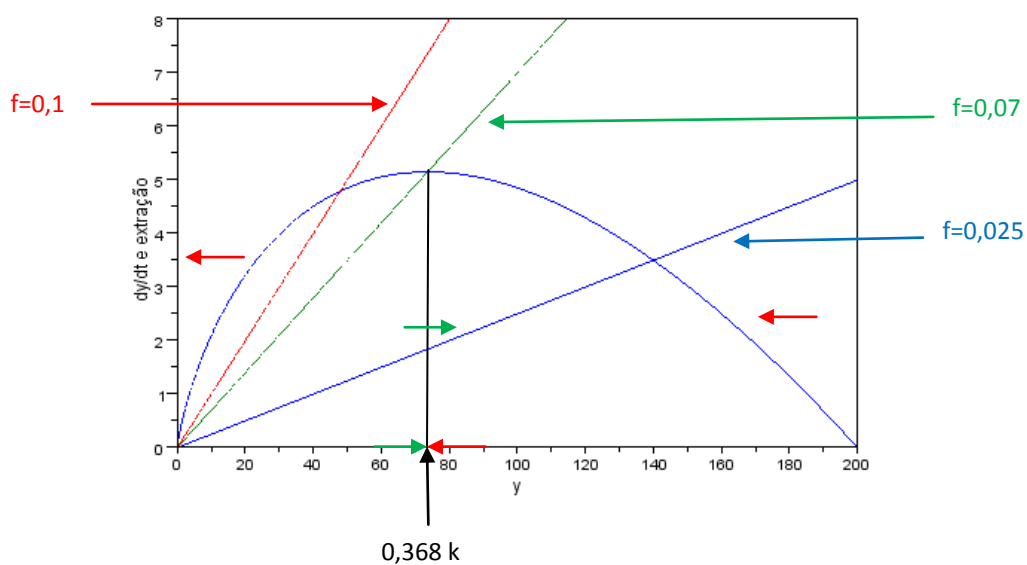


Figura 14.22. Análise gráfica do equilíbrio da equação (14.14)

À semelhança do que fizemos para a equação (14.10), façamos um gráfico dos pontos de

14 O Aproveitamento das Populações

equilíbrio determinados por várias combinações de c e f , inserindo-o na figura 14.23. Esta figura revela que não ocorrem valores negativos de y . Este resultado é confirmado pela análise formal que passamos a apresentar.

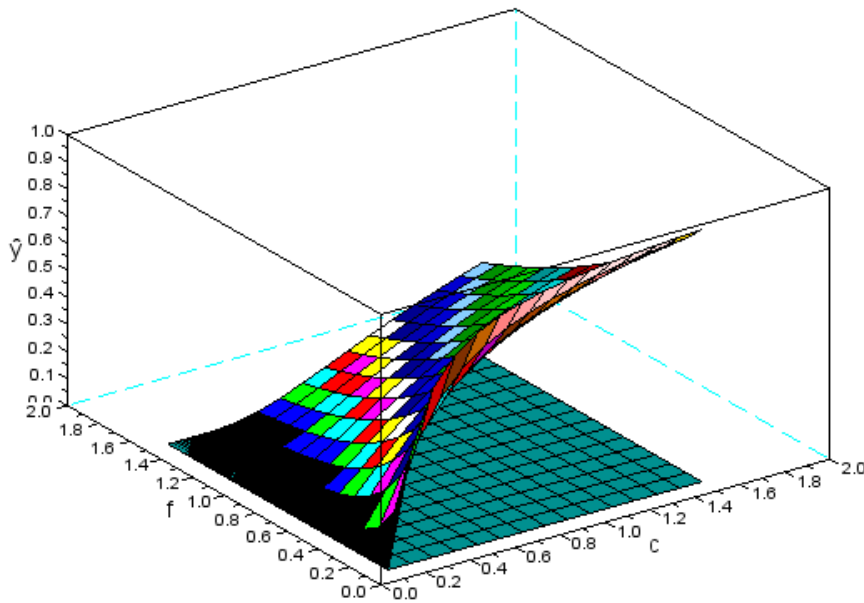


Figura 14.23. Valores de equilíbrio da equação 14.14, para várias combinações de valores de c e f

Os equilíbrios da equação (14.14) são zero e

$$\hat{y} = e^{-f/c} k \quad (14.15)$$

A derivada da equação (14.14) em ordem a y é:

$$y'_y = c \log\left(\frac{k}{y}\right) - f - c \quad (14.16)$$

Se substituirmos a equação (14.15) na (14.16) obtemos:

$$y'_y = -c \quad (14.17)$$

Como $c > 0$, todos os equilíbrios são estáveis, pois tem-se sempre $y'_y < 0$. O modelo é **estruturalmente estável**. Podemos confirmar este resultado achando o limite da equação (14.15) quando $f \rightarrow \infty$, que é igual a zero, não ocorrendo pois valores negativos de y .

Vejamos o que o Oscill8 nos proporciona, na figura 14.24. Esta figura confirma-nos que todos os equilíbrios são estáveis e que valores altos de f , ou seja de extrações, levam à extinção da população.

14 O Aproveitamento das Populações

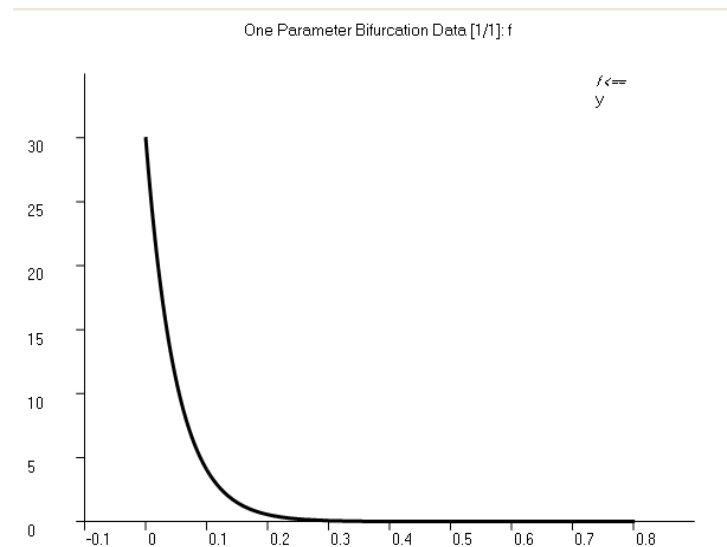


Figura 14.24. Análise das bifurcações associada ao parâmetro f , do modelo da equação (14.14)

O modelo da equação (14.14) reproduz a realidade básica da sobre exploração de uma população: ela extingue-se, isto é, o seu tamanho reduz-se a zero.

Uma questão que se pode por é a seguinte: qual é o valor de f correspondente à PMS? A PMS ocorre quando $y = e^{-1}k$. Basta substituir y por este valor, na equação (14.14) e resolver em ordem a f . Como se esperava obtém-se:

$$f = c \quad (14.18)$$

porque já vimos que a PMS é igual a $ce^{-1}k$.

14.5 O Modelo de Schaefer e Modelos Conexos

Schaefer (1954, 1957) apresentou um modelo para gestão de pesqueiros que teve uma larga influência na investigação subsequente neste domínio e, de um modo geral, na exploração ordenada de recursos biológicos.

O modelo de Schaefer fundamenta-se na equação logística, para modelar a dinâmica do recurso, e onde a extração h , baseada no conceito de captura por unidade de esforço, é expressa de acordo por:

$$h = q E y \quad (14.19)$$

onde E é denominado esforço de pesca e refere-se ao número de navios de pesca padronizados. Podemos também entender E como o número de caçadores padronizados, no contexto cinegético.

O parâmetro q é a chamada *catchability* ou capacidade capturante da unidade de esforço. Representa a fração da população extraída, por unidade de esforço (barco pesqueiro ou caçador).

14 O Aproveitamento das Populações

Escrevamos pois o modelo de Schaefer:

$$y' = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right) - qEy \quad (14.20)$$

Igualando esta equação a zero e resolvendo em ordem a y , obtemos a população equilíbrio, quando $E < r$:

$$\hat{y} = K \left(1 - \frac{qE}{r}\right) \quad (14.21)$$

A produção sustentada será:

$$h_{PMS} = qEK \left(1 - \frac{qE}{r}\right) \quad (14.22)$$

Diferenciando esta equação (14.22) em ordem a E obtemos:

$$\frac{dh_{PMS}}{dE} = \frac{qK}{r} (r - qE - qE) \quad (14.23)$$

Resolvendo em ordem a E temos

$$E = \frac{r}{2q} \quad (14.24)$$

Substituindo a equação (14.24) na (14.21) obtemos um resultado conhecido:

$$y^* = \frac{K}{2} \quad (14.25)$$

Depois de substituir a equação logística pela EGZ, no modelo de Schaefer (equação (14.20)), podemos fazer um exercício semelhante obtendo agora os resultados:

$$E = c/q$$

$$y^* = e^{-1} y_f$$

$$h_{PMS} = c e^{-1} y_f$$

Os valores de y^* e h_{PMS} são os constantes na caixa 14.1.

O modelo conhecido por modelo de Gordon-Schaefer introduz fatores económicos e consta de duas ODE. A primeira é a novamente a equação (14.20) e a segunda escreve-se:

$$\frac{dE}{dt} = w(pqEy - mE) \quad (14.26)$$

sendo:

w um fator que regula a velocidade com que o sistema retorna ao equilíbrio ($w > 0$)

p o preço da unidade de biomassa pescada (euros Mg^{-1})

m é o custo por unidade de esforço (euros $Mg^{-1} \text{ano}^{-1}$)

Verifica-se ser a taxa de variação da unidade de esforço dependente da rentabilidade da

14 O Aproveitamento das Populações

pesca, dada pelo lucro líquido, isto é, ganhos ($pqEy$) menos custos (mE).

Os valores das duas variáveis no ponto de equilíbrio são:

$$\hat{y} = \frac{m}{pq} \quad (14.27)$$

$$\hat{E} = \frac{pqrK - mr}{pq^2K} \quad (14.28)$$

Recorremos a dados de um pesqueiro pelágico (FAO,s.d:15) para ilustrar a aplicação deste modelo (equações (14.20) e (14.26)), a saber: $r=0,36$; $K=3500000$ (Mg); $q=0,0004$; $p=60$ (US dólares/Mg); $m=30000$ (US dólares/barco/ano). Os equilíbrios são: $\hat{y}=1250000$ e $\hat{E}=578$. O valor de $\hat{E}$ é confirmado no texto da FAO, onde não consta o de $\hat{y}$. Na convicção de que o leitor está familiarizado com a análise da estabilidade de sistemas de EDO, ou pelo menos já leu o Apêndice do capítulo, acrescento que os valores próprios do jacobiano do sistema no equilíbrio são:

$-0,06429+83.32378i$, $-0,06429-83.32378i$. A parte complexa indica-nos a existência de oscilações e as partes reais negativas de estabilidade. O sistema converge através de oscilações amortecidas para o equilíbrio (**foco estável**),

O modelo de Gordon-Schaefer foi aplicado na gestão de recursos naturais diversos, como arenques (Bjorndal e Conrad, 1987), baleias (Amundsen et al., 1995), elefantes (Bulte e van Kooten 1999) e lagostas (Bell, 1972).

Podemos construir uma versão gompertziana do modelo de Gordon-Schaefer com a equação:

$$y' = cy \log\left(\frac{K}{y}\right) - qEy \quad (14.29)$$

e a equação (14.26).

No ponto de equilíbrio ocorre:

$$\hat{y} = \frac{m}{pq} \quad (14.30)$$

$$\hat{E} = \frac{c}{q} (\log(K) + \log(q) + \log(p) - \log(m)) \quad (14.31)$$

Uma simulação da dinâmica de um sistema com as equações (14.26) e (14.29) insere-se na figura 14.xx., com os parâmetros $c=0,3$; $K=5 \cdot 10^6$; $q=0,00003$; $w=1$; $p=30$; $m=5 \cdot p$. O valor inicial das variáveis é $y=166000$ e $E=34000$. o equilíbrio ocorre em $\hat{y}=166666,7$ e $\hat{E}=34012$. Nos gráficos, **X** corresponde a y e **Y** corresponde a E . Os valores próprios da matriz jacobiana no equilíbrio são $-0,15-2,370i$ e $-0,15+12,370i$, pelo que temos novamente um foco estável, como a figura 14.25 ilustra.

14 O Aproveitamento das Populações

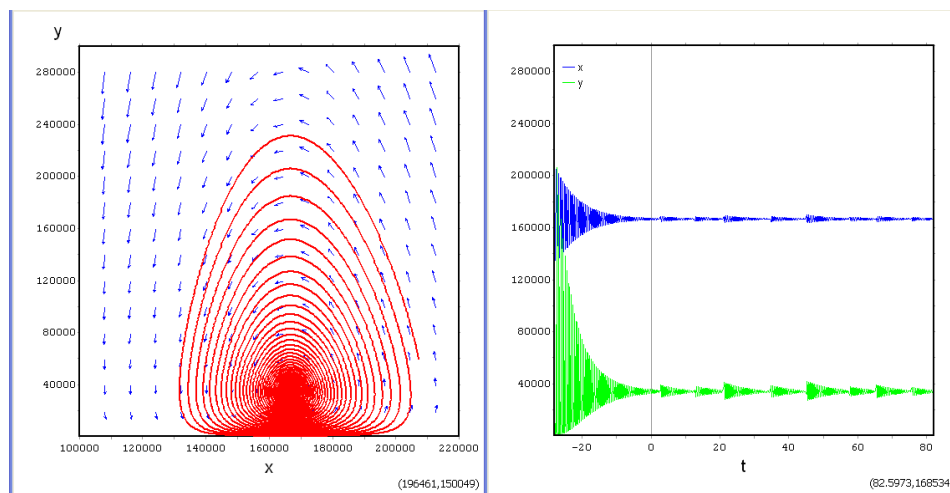


Figura 14. 25. Diagrama de fase e séries temporais obtidas com o modelo das equações (14.26) e (14.29). Gráficos obtidos no Maxima com a biblioteca *plotdf*. Para mais pormenores ver o texto

O uso da equação (14.19) é criticado por estar assente em pressupostos pouco verosímeis, a saber:

- Os peixes são procurados aleatoriamente
- Todos os peixes têm igual probabilidade de ser capturados
- A quantidade de peixe capturado por unidade de esforço é ilimitada, acompanhando o crescimento de y (ver figuras 14.19 e 14.22)

Em alternativa, vou utilizar a função proposta por Peng (2008) seguinte:

$$h = \frac{qEy}{aE + by} \quad (14.32)$$

Nesta equação, para um valor fixo de y , $h \rightarrow (q/a)x$ quando $E \rightarrow \infty$. Por outro lado para um valor fixo de E , verifica-se $h \rightarrow (q/b)E$ quando $x \rightarrow \infty$. Deste modo a equação (14.32) atinge um máximo limitado imposto tanto por E como por y .

A situação com E constante tem pouco interesse, por que ignora a influência dos fatores económicos na exploração do recurso. Introduzo só uma breve anotação a seu respeito.

Seja então o de exploração de uma população seguinte:

$$y' = c * y * \log\left(\frac{k}{y}\right) - \frac{qEy}{aE + by} \quad (14.33)$$

Vejamos a análise gráfica, que se delineia na figura 14.26. O ponto de equilíbrio à esquerda é instável, o ponto de equilíbrio maior que 0,368k é estável.

14 O Aproveitamento das Populações

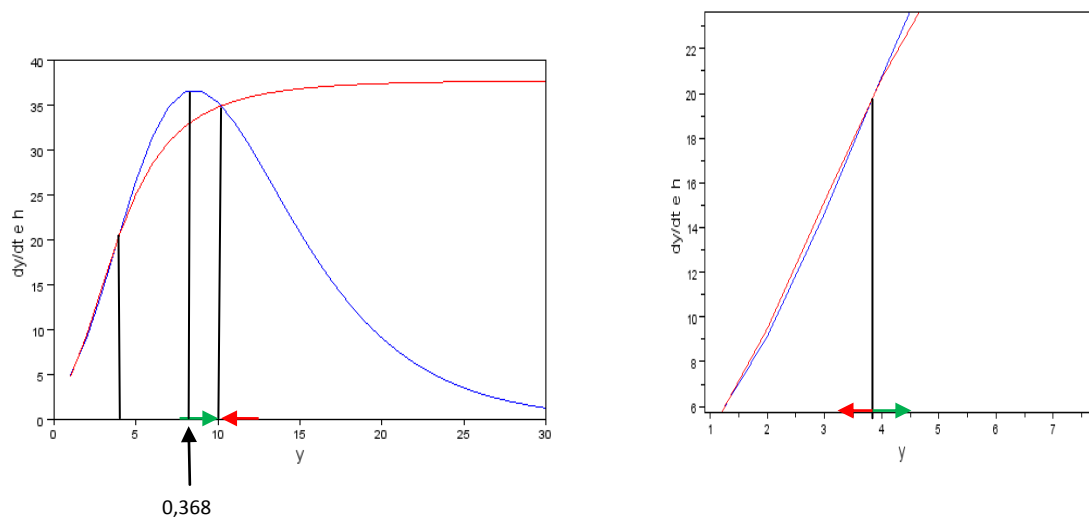


Figura 14.26. Análise gráfica dos equilíbrios da equação (14.21). À direita insere-se uma ampliação do primeiro ponto de equilíbrio

O Maxima não é capaz de encontrar equação geral do equilíbrio e o Maple disponibiliza uma expressão muito complexa e não obtive a solução no wolframalpha.com.

Vou introduzir a versão gompertziana do modelo de Gordon-Schaefer. A equação (14.33) mantém-se e a equação (14.26) é substituída pela seguinte:

$$\frac{dE}{dt} = w \left(p \frac{qEy}{aE+by} - mE \right) \quad (14.34)$$

As expressões de y e E no equilíbrio, do sistema das equações (14.33) e (14.34), obtidas e copiadas do Maple, são agora:

$$[n1hat, n2hat] = \left\{ \underbrace{\{y1 = K, y2 = 0\}}_{\text{Sem pesca, } E=0}, \underbrace{\left\{ y2 = \frac{e^{\left(-\frac{-c \ln(K) a p + p q - m b}{c a p} \right)} (p q - m b)}{m a}, y1 = e^{\left(-\frac{-c \ln(K) a p + p q - m b}{c a p} \right)} \right\}}_{\hat{E} \quad \hat{y}} \right\}$$

Nesta saída do Maple, entenda-se $y2=E$ e $y1=y$. São mostrados dois equilíbrios. O primeiro refere-se à situação sem pesca ($E=0$) e ocorre $\hat{y}=K$, e os equilíbrios quando ocorre pesca, $\hat{E}$ e $\hat{y}$.

Insiro abaixo uma listagem, caixa 14.2, para o Maxima que faz a análise do equilíbrio do sistema das equações (14.33) e (14.34), e proporciona um gráfico de fase (figura 14.27), onde depois criamos outras trajetórias do sistema, com um clique do botão esquerdo do rato, no espaço dos eixos.

14 O Aproveitamento das Populações

Caixa 14.2. Listagem para solução e análise do sistema das equações (14.33) e (14.34), no Maxima

```

(%i1) kill(all);
(%o0) done
1 Introduzir as equações e os parâmetros
Eis as equações:
(%i1) d1:c*x*(log(K)-log(x))-q*y*x/(a*y+b*x);
(%o1)  $c x (\log(K) - \log(x)) - \frac{q x y}{a y + b x}$ 
(%i2) d2:w*(p*q*y*x/(a*y+b*x)-m*y);
(%o2)  $w \left( \frac{p q x y}{a y + b x} - m y \right)$ 
Os valores dos parâmetros são os seguintes:
(%i3) c:0.26;K:3500000.0;q:0.0001;
w:0.001;p:60;m:60*12;a:0.48;b:0.0000003;
(%o3) 0.26
(%o4) 3500000.0
(%o5)  $1.0 \cdot 10^{-4}$ 
(%o6) 0.001
(%o7) 60
(%o8) 720
(%o9) 0.48
(%o10)  $2.999999999999999 \cdot 10^{-7}$ 
2 calcular os valores das variáveis no equilíbrio
(%i11) xeq: float(exp((c*log(K)*a-p-p*q+m*b)/c/a/p));
(%o11) 3497297.518240309
(%i12) yeq: float(exp((c*log(K)*a-p-p*q+m*b)/c/a/p)*(p-q-m*b)/m/a);
(%o12) 58.53115985388295
3 calcular o jacobiano
(%i13) eqns:[c*x*(log(K)-log(x))-(q*x*y)/(a*y+b*x),w*((p*q*x*y)/(a*y+b*x)-m*y)];
v:[x,y];
J:float(jacobian(eqns, v))$
(%o13)  $\begin{bmatrix} 0.26 x (15.06827352645964 - \log(x)) - \frac{1.0 \cdot 10^{-4} x y}{0.48 y + 2.999999999999999 \cdot 10^{-7} x}, 0.001 \left( \frac{0.006 x y}{0.48 y + 2.999999999999999 \cdot 10^{-7} x} - 720 y \right) \end{bmatrix}$ 
(%o14) [x,y]

```

14 O Aproveitamento das Populações

Caixa 14.2. Continuação

4 Calcular o jacobiano no ponto de equilíbrio

```
(%i16) subst(xeq, x, %);
```

```
subst(yeq, y, %);
```

```
(%o16)
```

$$\begin{bmatrix} \frac{1.0 \cdot 10^{-4} y}{0.48 y + 1.049189255472093} + \frac{1.0491892554720927 \cdot 10^{-4} y}{(0.48 y + 1.049189255472093)^2} - 0.259799166666667 & \frac{167.8702808755348 y}{(0.48 y + 1.049189255472093)^2} - \frac{349.7297518240309}{0.48 y + 1.049189255472093} \\ 0.001 \left(\frac{0.006 y}{0.48 y + 1.049189255472093} - \frac{0.0062951355328326 y}{(0.48 y + 1.049189255472093)^2} \right) & 0.001 \left(\frac{10072.21685253209 y}{(0.48 y + 1.049189255472093)^2} + \frac{20983.78510944186}{0.48 y + 1.049189255472093} - 720.0 \right) \end{bmatrix}$$

```
(%o17) [ -0.25999277 -0.432 ]
```

$$\begin{bmatrix} -0.25999277 & -0.432 \\ 1.1616200000000002 \cdot 10^{-5} & -0.69408 \end{bmatrix}$$

5 Achar os valores próprios

```
(%i18) vp:float(eigenvalues(%))$
```

```
rat: replaced 5.0181984000000464E-6 by 77095/15363083293 = 5.0181984000000438E-6
```

```
rat: replaced -0.69408 by -2169/3125 = -0.69408
```

```
rat: replaced -0.25999277 by -13831040/53197787 = -0.25999277
```

```
(%i19) v:expand(vp[1]);
```

```
(%o19) [-0.69406843934651,-0.26000433065349]
```

A parte real é negativa logo o equilíbrio do sistema é estável

6 Fazer o gráfico de fase

```
(%i20) load(plotdf)$
```

```
plotdf([d1, d2], [x,y],
```

```
[x,2000000,6000000],
```

```
[y,10,150],
```

```
[nsteps,5300],
```

```
[tstep, 0.01],
```

```
[trajectory_at, 3300000,40])$
```

14 O Aproveitamento das Populações

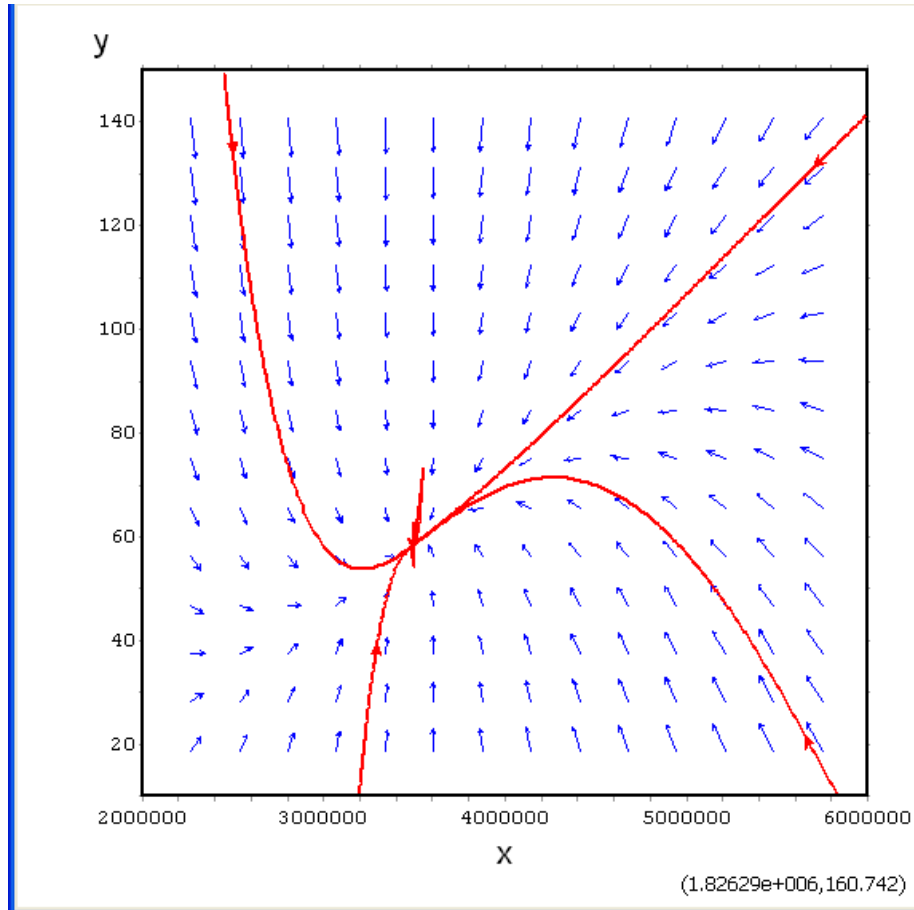


Figura 14.27. Trajetórias do sistema das equações (14.33) e (14.34). Os parâmetros utilizados são: $c=0.26$; $K=3500000.0$; $q=0.0001$; $w=0.001$; $p=60$; $m=720$; $a=0.48$; $b=0.0000003$. Verifica-se $\hat{y}=3497297$ e $\hat{E}=58$. Os dois valores próprios são reais, diferentes e negativos ($-0,69$ e $-0,26$) o que corresponde a um **nó estável**

O procedimento da análise da estabilidade inserido na caixa 14.2 é uma alternativa ao explanado no Apêndice.

Uma questão que tem interesse abordar é qual o efeito conjunto de q e da razão m/p , em $\hat{y}$ e em $\hat{E}$. Para procurar esclarecer este assunto elaborámos os dois gráficos das figuras 14.28 a 14.30. As dinâmicas que antecedem estes equilíbrios são portanto omissas.

Começemos por caracterizar os pontos extremos das duas variáveis e a sua amplitude de variação. Verifica-se:

- Máximo de $\hat{y}=3497546$ ($q=0,01$ e razão custo/preço=4) e mínimo de $\hat{y}=3472102$ ($q=0,001$ e razão custo/preço=40). Razão 'máximo/mínimo'=**1,00733**.
- Máximo de $\hat{E}=1733$ ($q=0,001$ e razão custo/preço=40) e mínimo de $\hat{E}=15$ ($q=0,01$ e razão custo/preço=4). Razão 'máximo/mínimo'=**113,31246**.

Conclui-se que adaptação do esforço de pesca às variações tanto de q como da razão custo/preço, mantém a população dentro de um restrito domínio de variação, perto do valor da capacidade de sustentação.

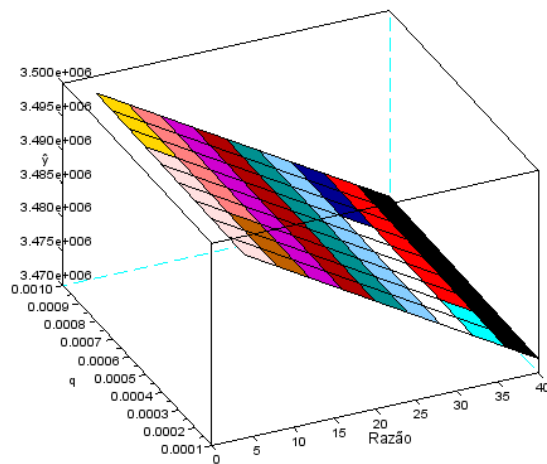
Os valores de $\hat{y}$ decrescem com o aumento da razão custo/preço (maiores custos são

14 O Aproveitamento das Populações

suportados por uma pesca mais intensa) e crescem menos acentuadamente com o aumento de q .

Passemos a analisar o comportamento de $\hat{E}$. Os seus valores crescem com o aumento da razão custo/preço (maiores custos têm de ser suportados por uma pesca mais intensa e a população decresce) e decrescem com o aumento de q (quando cada barco pesca mais são precisos menos barcos).

Efeitos de q e da razão custo/preço sobre o tamanho da população



Efeitos de q e da razão custo/preço sobre o esforço E

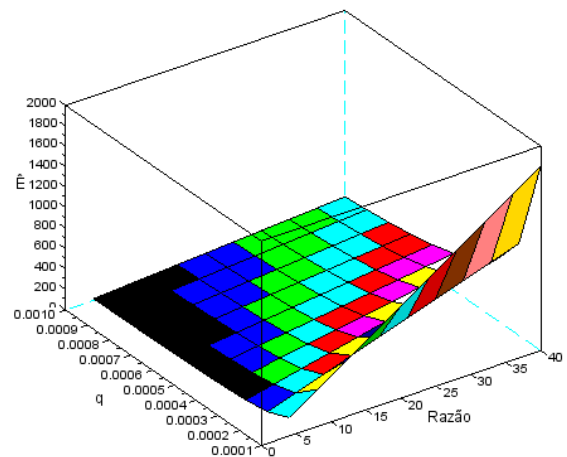


Figura 14.28. Efeitos da variação de q e da razão m/p sobre os equilíbrios de y e E . Utilizou-se $c=0,26$; $K=3500000$; $q=0,0004$; $w=1$; $p=60$; $a=0,48$; $b=0,0000003$. Para a interpretação dos gráficos ver o texto e as duas figuras seguintes

Efeitos de q e da razão custo/preço sobre o tamanho da população

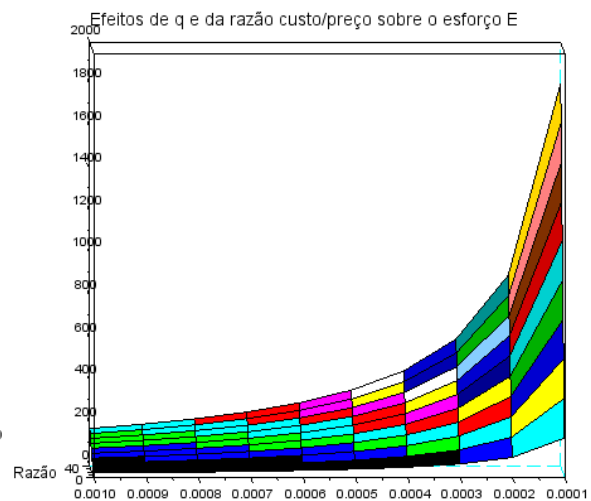
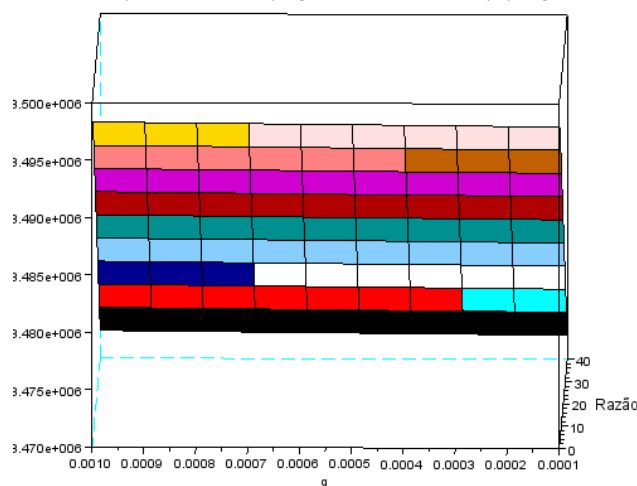


Figura 14.29. Enfatização do efeito da variação de q sobre os equilíbrios de y e E . Valores altos q associam-se a valores altos de y e baixos de E

14 O Aproveitamento das Populações

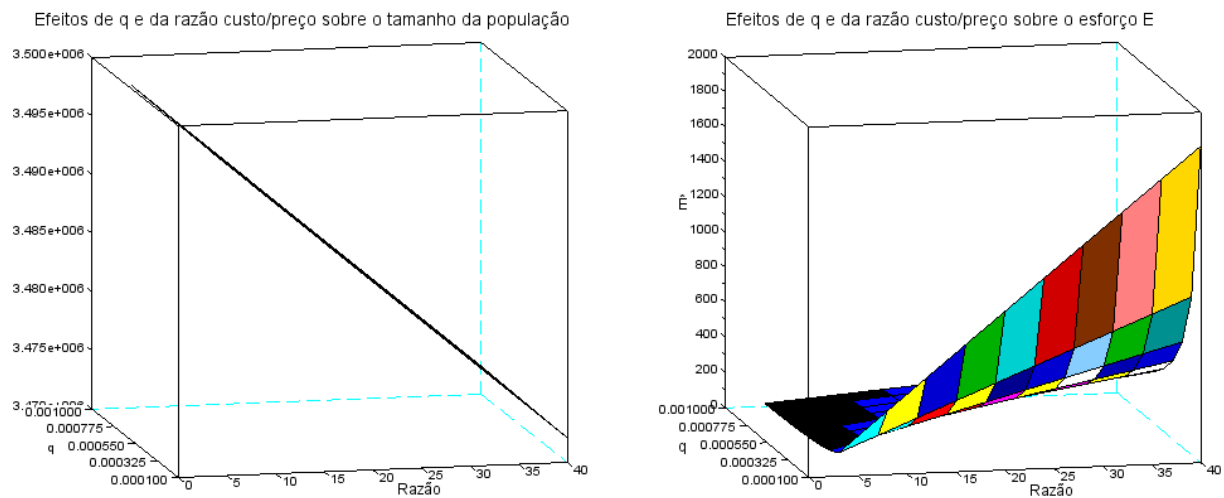


Figura 14.30. Enfatização do efeito da variação da razão m/p sobre os equilíbrios de y e E . Valores baixos da razão m/p associam-se a valores altos de y e baixos de E

14.6 A Homeostasia das Populações Exploradas

Sejam duas populações hipotéticas, P1 e P2, vivendo no mesmo local, e sensíveis aos mesmos parâmetros do meio, que variam estocasticamente. Durante dez, os tamanhos das populações, expressos em centenas foram medidos e registados, de acordo com o seguinte:

P1: 11, 17, 19, 19, 19, 11, 14, 17, 18, 12

P2: 12, 17, 27, 21, 36, 18, 25, 31, 35, 18

Calcularam-se os coeficientes de variação (CV, percentagem) das duas populações obtendo-se:

CV de P1: 21,45319

CV de P2: 33,96394

A conclusão a tirar é que a resposta da população P2 às variações do meio é mais acentuada, dado variar mais (maior CV). A população P1 amortece as variações do meio, responde menos a elas e tem menor CV. Noutras palavras, **a população P1 revela maior homeostasia que a população P2.**

Uma questão importante a esclarecer é saber se a exploração de uma população afeta a sua homeostasia. Se diminuir a homeostasia, o risco de as variações do meio poderem levar a população à extinção aumenta, na situação inversa diminui. Por outro lado, a alteração da resposta da população às variações do meio, pela exploração, faz com que a informação disponível sobre a dinâmica de uma população não explorada perca valia como material em que o gestor se possa apoiar numa situação de exploração, e a sua tarefa torna-se muito mais árdua, complexa e incerta. A resposta às incertezas da dinâmica de uma população explorada foi a adoção da chamada **gestão adaptativa dos recursos naturais**, a abordar mais adiante.

Façamos uma experiência simulada para clarificar esta situação (impacta da exploração na resposta da população). Consideremos uma população hipotética com dinâmica gompertziana e estocástica modelada pela equação:

14 O Aproveitamento das Populações

$$y_{t+1} = y_t \exp(c \log(y_f/y_t)) + w \cdot wv \quad (14.37)$$

em que $w=30$ e wv é uma variável aleatória $N(0,1)$.

A exploração h desta população é feita de acordo com a extração dada por $h_t = 0,9 \cdot E \cdot y_t / (0,1 \cdot E + 0,2 \cdot y_t)$. Assumimos a dinâmica da população sem extração ($E=0$), e com os valores de E iguais a 10, 30, 50 e 70. Em cada situação realizamos 5000 simulações que se estendem por 300 unidades de tempo. Para cada uma das cinco situações consideradas, calculamos a média e o desvio padrão dos 5000 CV obtidos. Fez-se $y_f=1000$ e o tamanho inicial da população, no início de cada ciclo de 300 unidades de tempo, igual a 900. No quadro 14.1 inserimos os resultados obtidos.

Quadro 14.1. Efeito da exploração na homeostasia de uma população

E	Média dos CV	Desvio padrão dos CV
0	3,477	0,183
10	3,636	0,198
30	4,014	0,229
50	4,517	0,288
70	5,228	0,364

Os resultados inseridos no quadro 14.X revelam que na simulação feita, a exploração diminui a homeostasia da população e ela torna-se mais reativa às variações do meio, pois a média dos CV aumentam com o valor de E . A variabilidade dos CV também aumenta com E (maiores desvios padrões). Nas figuras 14.31 a 14.33, insiro gráficos de simulações para valores de $E=10, 30, 50$ e 70 .

14 O Aproveitamento das Populações

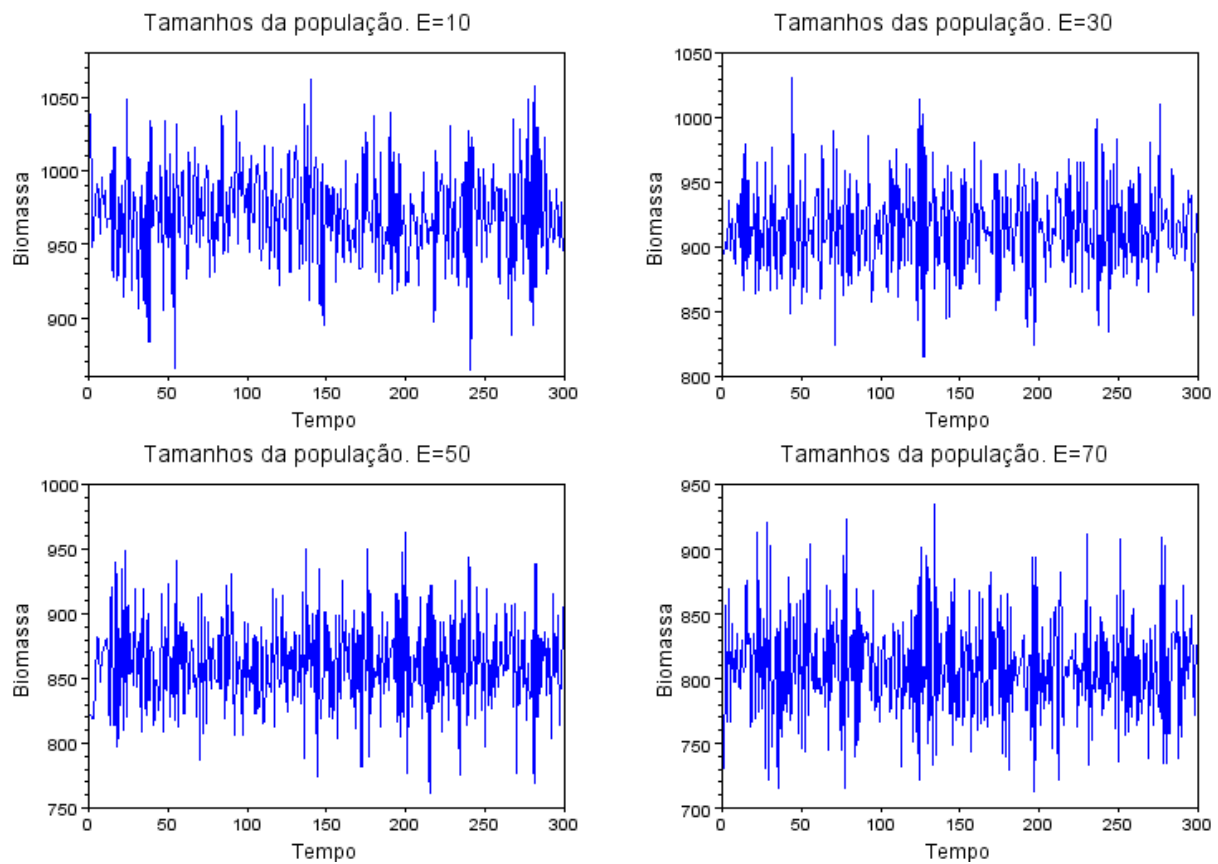


Figura 14.31. Dinâmicas das populações exploradas no simulador descrito no texto

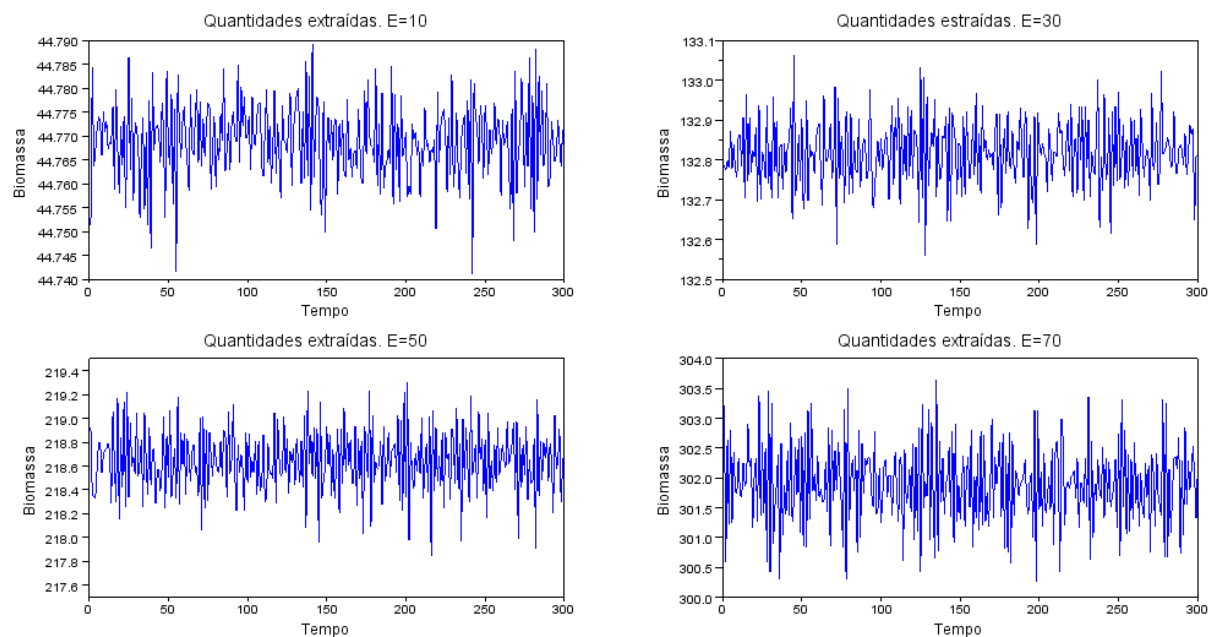


Figura 14.32. Dinâmicas das colheitas obtidas no simulador descrito no texto

14 O Aproveitamento das Populações

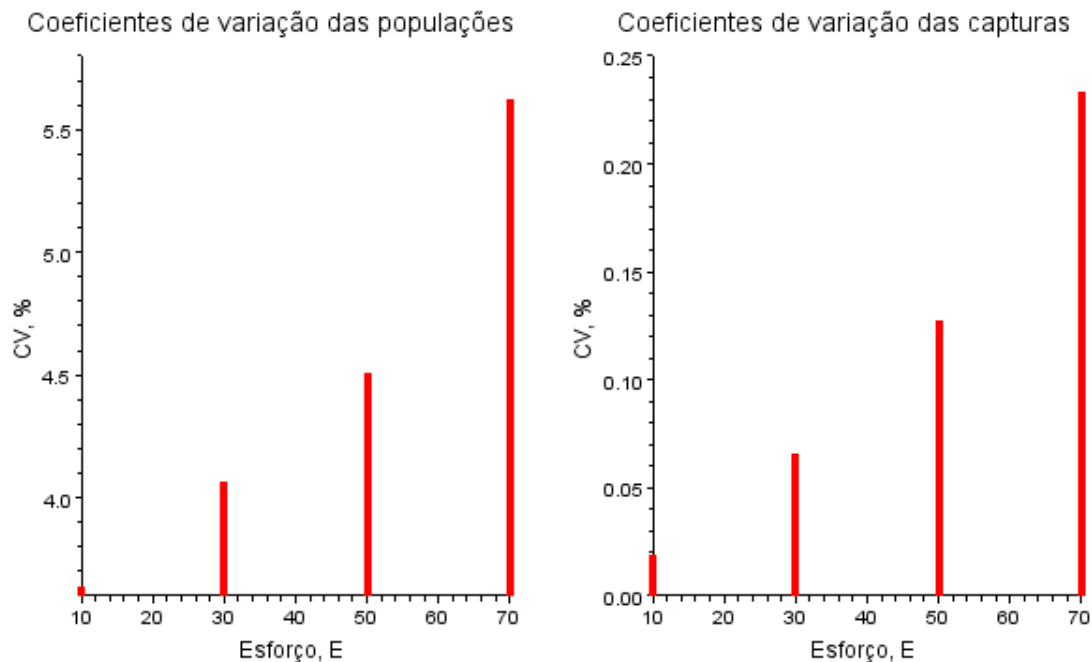


Figura 14.33. Coeficientes de variação das populações e colheitas apresentadas nas duas últimas figuras

Os resultados da simulação estão de acordo com os obtidos por outros autores, que concluíram ser o efeito da exploração na homeostasia da população dependente das **características tanto do ruído ambiental como da dinâmica da população** (Jonzén, Ripa e Lundberg, 2002). Sobre o tema sugiro a consulta da síntese inserida em Ranta, Lundberg e Kaitala (2006:221-226) e as referências nela mencionadas.

Uma questão fulcral que aguarda esclarecimento é a identificação dos atributos demográficos de uma população que são responsáveis pela sua homeostasia (Sutherland *et al.*, 2013).

14.7 A Vertente Espacial na Exploração de Populações

No capítulo anterior, enfatizámos a importância da distribuição espacial das populações. A crescente fragmentação dos habitats pelo homem impõe que se preste atenção à estrutura espacial da população que se queira explorar, questão foi abordada por vários autores nas duas últimas décadas (Ranta, Lundberg e Kaitala, 2006:227).

Nesta secção, vamos utilizar o simulador de uma meta-população, inserido na caixa 13.3, para com ele realizar várias experiências simuladas de exploração de uma meta-população. O esquema experimental é simples e serve preponderantemente propósitos didáticos.

Nas simulações efetuadas, para efeitos de comparabilidade, mantivemos constantes amostras estocásticas de todos os parâmetros utilizados, menos os associados às variações globais e locais do ambiente.

Subentendemos que o gestor dos recursos naturais procura a maior colheita média e sustentada, num horizonte de planeamento de 200 unidades de tempo.

De cada alternativa de exploração realizada fizemos 5000 repetições. Cada alternativa de exploração é caracterizada pela **média das colheitas totais de 5000 simulações de 200**

14 O Aproveitamento das Populações

unidades de tempo e pelo seu coeficiente de variação. Cada **colheita total** é entendida como a soma de todas as colheitas em todos locais onde se exerça, durante 200 unidades de tempo. Dado o baixo coeficiente de variação da média das colheitas totais (inferior a 1%) o número de simulações realizado é mais que suficiente para obtermos resultados que caracterizem os vários esquemas experimentais simulados.

Consideramos duas dicotomias básicas nas alternativas de gestão, que dizem respeito à existência ou não de migração (conetividade entre as sub-populações) e existência ou não de áreas protegidas (locais não explorados). Usamos a seguinte simbologia:

EX1→Exploração de **todos** locais **ocorrendo** migração entre eles.

EX2→Exploração de **todos** locais **ocorrendo não ocorrendo** migração entre eles.

EX3→Exploração de **parte** dos locais **ocorrendo** migração entre eles.

EX4→Exploração de **parte** dos locais **não ocorrendo** migração entre eles.

A colheita h , em cada local, é dada uma equação proposta por Peng (2008), e expressa-se por $h=0,9 \cdot E \cdot x(i) / (2 \cdot E + 2 \cdot x(i))$ sendo E o esforço de colheita, com já definido, e $x(i)$ o tamanho da população no local i .

No contexto das quatro alternativas mencionadas (EX1, EX2, EX3, EX4) interessa-nos também discernir o efeito de:

- Taxa de migração (**m** na listagem da caixa 13.3),
- Extensão da área protegida e
- Esforço de colheita

Se multiplicarmos as taxas de migração de todos os locais pela mesma constante, seja 3, como os fluxos migratórios são nos dois sentidos, se mantivermos a mesma distribuição espacial, dedutivamente esta alteração não afetará as colheitas. Se alterarmos as taxas de migração pré-existentes de forma aleatória, o efeito da alteração depende da distribuição espacial das populações. Simulações confirmam estas asserções.

Concentremo-nos agora nos efeitos da extensão da área protegida e do esforço de exploração (E). Consideramos dois valores de E (10 e 30) e áreas protegidas de 3 e 11 locais. Dada a escolha feita dos parâmetros, nenhum dos esquemas pôs em risco a existência das populações.

A caracterização das combinações recorrendo à média das colheitas totais e ao seu CV, inserem-se no quadro 14.2.

Quadro 14.2. Resultado da aplicação de várias alternativas de exploração a uma metapopulação, usando o programa da caixa 13.3

E=10						
	Locais protegidos 11			Locais protegidos 3		
	Média	CV	Razão	Média	CV	Razão
EX1	20152	0,092	EX1/EX2	Não aplicável		
EX2	19480	0,083	1,034			
EX3	11151	0,102	EX3/EX4	17630	0,096	EX3/EX4
EX4	10542	0,086	1,058	16954	0,091	1,040
E=30						
EX1	49807	0,213	EX1/EX2	Não aplicável		
EX2	48338	0,207	1,030			
EX3	27263	0,225	EX3/EX4	43198	0,231	EX3/EX4
EX4	26092	0,201	1,045	41674	0,216	1,036

14 O Aproveitamento das Populações

O quadro 14.2 permite-nos algumas conclusões:

- As razões EX1/EX2 e EX3/EX4 maiores do que um significam que a conectividade (migração) entre as populações locais favorece colheitas maiores.
- A existência de áreas protegidas faz diminuir as quantidades colhidas (médias EX1>EX3 e EX2>EX4). Quanto maior for a área protegida maior é o declínio da colheita.
- Quanto maior é o esforço de exploração, em condições iguais de exploração, maior é a colheita.
- Nas mesmas condições, a triplicação do esforço não leva à triplicação das colheitas. A elasticidade da resposta é menor do que um. A elasticidade é controlada pelas constantes de h . Por exemplo, se tivermos $h=0,9 \cdot E \cdot x(i)/(0,002 \cdot E + 0,002 \cdot x(i))$, quando passamos de $E=10$ para $E=30$, a colheita média vem multiplicada por 14.
- Aos empresários interessam colheitas que variem pouco, ao longo do tempo. Os valores de CV são maiores nas alternativas com áreas protegidas pois estas podem ser origem de maiores fluxos imigratórios para as áreas exploradas. Numa mesma alternativa de ordenamento, a variante sem migração tem menor CV. O efeito do tamanho da área protegida no CV depende do valor de E . Áreas protegidas menores com exploração menos intensa ($E=10$) tem CV menores. A situação inverte-se para exploração mais intensa ($E=30$). A associação de maior esforço de exploração a maior CV (menos homeostasia) é consistente com as conclusões da secção anterior.

Mau grado a simplicidade do modelo utilizado, ele permitiu-nos alcançar algumas conclusões que não são contestadas pela evidência disponível na literatura atinente, e serviu também para ilustrar a valia dos modelos e das experiências virtuais que nos permitem realizar.

No entanto, não podemos ignorar que o modelo utilizado é muito simples e por isso há aspetos que não esclarece, como por exemplo o efeito da existência de reservas no tamanho dos indivíduos. É possível formular modelos mais complexos em que o alargamento da área protegida leve ao aumento da colheita (Ranta, Lundberg e Kaitala, 2006:232).

O efeito da estrutura espacial de uma população nas suas dinâmica e homeostasia são duas questões fundamentais que ainda não dispõem de resposta esclarecedora (Sutherland *et al.*, 2013).

14.8 Uma Anotação sobre o Ordenamento Adaptativo

Nesta seção, de forma resumida, como seria de esperar, vamos abordar o **ordenamento, gestão ou manejo adaptativo (OGMA)**, na perspetiva da exploração de uma população. É possível encontrar na internet vários textos sobre o tema, numa perspetiva mais abrangente. Entre eles mencionamos Williams e Brown (2012) e referências bibliográficas nele inseridas.

O estado atual da biosfera, predominantemente caracterizado por uma crescente perda de biodiversidade associada a incerteza climática, não nos dá grande margem para erro na exploração sustentada dos recursos naturais renováveis. Grande parte do insucesso nesta tarefa deriva da incorreta predição da resposta do biosistema às ações de intervenção a que foi submetido. Trata-se pois de enfrentar a **incerteza** inerente à natureza dos sistemas naturais e às suas respostas aos atos de gestão. As fontes dessa incerteza são:

- Ocorrência de flutuações imprevisíveis de fatores do meio (por exemplo, temperatura, pluviosidade, fogos) que afetam a dinâmica do recurso em exploração.
- Consequências não previstas dos atos de intervenção a que o biosistema foi submetido,

14 O Aproveitamento das Populações

no seu ordenamento, dado o conhecimento incompleto do sistema. Isto é causado por tanto a sua estrutura e dinâmica raramente serem extensamente conhecidas como também o estado do sistema não poder ser aferido sem erros de medição.

O método do **OGMA** dos recursos naturais constitui um instrumento concebido para ajudar os gestores a lidar com esta incerteza. **A chave do procedimento está em tornar o processo de gestão, simultaneamente um processo de entendimento, aprendizagem e intervenção.** O gestor utiliza as consequências das suas ações para melhorar os atos subsequentes de gestão.

Na metodologia do OGMA encontramos as seguintes componentes:

- Estar a assegurada a **viabilidade da exploração** da população quer biológica, quer socialmente.
- A exploração da população estar enquadrada no contexto mais amplo da gestão regional dos recursos naturais, do que podem decorrer **objetivos** a alcançar, e **restrições** a respeitar.
- O ordenamento a executar deve resultar de um processo de seleção fundamentada de um conjunto de **alternativas** formuladas para o mesmo propósito.
- Dispor-se de um **modelo** da dinâmica da população. Em geral, no OGMA de qualquer biosistema (não só ao nível da população) os modelos matemáticos **preditivos** têm um papel relevante na condução do processo, o que levou à inclusão desta anotação no livro.
- Definirem-se claramente os **procedimentos de monitorização** das consequências das intervenções efetuadas na população, na prática da sua exploração.

De forma simples, o OGMA pode ser caracterizado pela seguinte sequência de procedimentos:

Decidir sobre o ato de gestão → Executar o ato → Monitorizar a população e ver o que aconteceu → Compreender porque aconteceu. Tentar isolar o papel da intervenção no sucedido e procurar alargar o conhecimento sobre o biosistema → Incorporar o conhecimento adquirido no processo de decisão e decidir sobre a intervenção seguinte → Executar o ato → Monitorizar a população e ...

Trata-se de aprender fazendo e adaptar o que se faz ao que se aprende. É fundamentalmente um **processo adaptativo de tomada de decisão.**

Embora o OGMA tenha uma aplicação crescente, a nível mundial, é uma metodologia em constante avaliação e esforço de melhoramento como, por exemplo, ilustram as análises de McFadden, Hiller e Tyre (2011) e de Williams (2011).

14.9 A Otimização da Exploração

A existência de um modelo estruturado de uma população (capítulos 8 e 9) permite abordar de maneira mais detalhada a modelação do aproveitamento dessa população e por isso tomar melhores decisões a seu respeito. Vamos ilustrar esta asserção utilizando os modelos lineares apresentados nos dois capítulos mencionados. Neste contexto, um instrumento a que gestor pode recorrer é a **programação linear**, que otimiza uma função linear respeitando também restrições lineares e de não negatividade das soluções encontradas. É um procedimento da investigação operacional simples, poderoso se bem aplicado, de larga difusão e dispondo de

14 O Aproveitamento das Populações

inúmero software gratuito para a sua aplicação.

Para o leitor que não esteja familiarizado com a programação linear vou introduzir um hipotético e simples exemplo da sua aplicação e sugerir-lhe que leia um dos vários textos introdutórios ao tema, em português, que se podem encontrar na internet.

Numa área protegida existem três espécies (A, B, C) que estão representadas por populações reduzidas e vulneráveis. O gestor da área quer construir abrigos/ninhos de contraplacado e distribuí-los pela área, numa tentativa de criar melhores condições de vida às espécies sensíveis. Considera que os riscos incorridos pelas três espécies não são iguais e para ele, numa escala de 1 a 10, um abrigo/ninho construído para a espécie A vale 7 pontos, para a espécie B vale 4 e para a C pontua 2. O objetivo dele é maximizar a pontuação conseguida com os abrigos/ninhos que construir com os meios de que dispõe. Mais claramente, seja:

x_A = número de abrigos/ninhos que construir para a espécie A

x_B = número de abrigos/ninhos que construir para a espécie B

x_C = número de abrigos/ninhos que construir para a espécie C

o gestor pretende os valores de x_A , x_B e x_C que maximizem a seguinte soma

$$7x_A + 4x_B + 2x_C \text{ (função objetivo)}$$

consistente com a disponibilidade dos meios para a construção dos abrigos/ninhos e que garante um nível mínimo de proteção para as três espécies. Ele dispõe de 30 m² de contraplacado, 1,5 litros de cola e a carpintaria pode dedicar 50 horas ao fabrico do equipamento em causa. Os recursos requeridos para construir uma unidade de cada um dos três tipos de equipamento ($x_A=1$; $x_B=1$; $x_C=1$) são inseridos no quadro 14.3

Quadro 14.3. Recursos necessários para construir um abrigo/ninho de cada tipo

Recurso	x_A	x_B	x_C	Quantidade disponível
Contraplacado	0,45	0,66	0,7	30 m ²
Cola	0,03	0,07	0,09	1,5 litros
Tempo para construir	0,7	0,3	0,8	50 horas

Os gastos totais de **contraplacado** serão $0,45x_A + 0,66x_B + 0,7x_C$ que devem ser iguais ou inferiores a 30 m².

Os gastos totais de **cola** serão $0,03x_A + 0,07x_B + 0,09x_C$ que devem ser iguais ou inferiores a 1,5 litros.

O **tempo** que a carpintaria emprega na construção dos abrigos/ninhos será $0,7x_A + 0,3x_B + 0,8x_C$ que devem ser iguais ou inferiores a 50 horas.

O gestor também deseja que sejam construídos pelo menos seis abrigos/ninhos para cada espécie.

Formalmente, podemos descrever o problema que o gestor quer resolver, nos seguintes termos:

Achar os **valores não-negativos e inteiros** (ou construímos um abrigo inteiro ou não o construímos) de x_A , x_B e x_C (**as variáveis de decisão**) que maximizem a soma:

$$7x_A + 4x_B + 2x_C$$

14 O Aproveitamento das Populações

sujeitos a satisfazer às seguintes **restrições**, impostas pelos recursos disponíveis:

$$\begin{aligned} 0,45 x_A + 0,66 x_B + 0,7 x_C &\leq 30 \\ 0,03 x_A + 0,07 x_B + 0,09 x_C &\leq 1,5 \\ 0,7 x_A + 0,3 x_B + 0,8 x_C &\leq 50 \end{aligned}$$

e às seguintes restrições impostas pela proteção mínima das espécies:

$$\begin{aligned} 1 x_A + 0 x_B + 0 x_C &\geq 6 \\ 0 x_A + 1 x_B + 0 x_C &\geq 6 \\ 0 x_A + 0 x_B + 1 x_C &\geq 6 \end{aligned}$$

Este problema é um problema de programação linear de soluções inteiras. Há problemas em que as variáveis de decisão não têm de ser inteiras, e outros em que só algumas o têm de ser, ditos de soluções mistas. É designado de linear por a função objetivo e as restrições serem expressões lineares (não ocorrem nem potências nem produtos das variáveis de decisão).

A solução deste problema de é facilmente obtida no R, utilizando a biblioteca **lpSolve**. Eis a solução no R:

```
> library(lpSolve)  ← Chamar a biblioteca lpSolve
>
> ##Coeficientes da função objetivo
> f.obj <- c(7, 4, 2)
> ##matriz das necessidades de cada abrigo
> f.con <- matrix(c(0.45, 0.66, 0.7, 0.03, 0.07, 0.09, 0.7, 0.3, 0.8,
+ 1, 0, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 1), nrow=6, byrow=TRUE)
> ##Natureza das restrições
> f.dir <- c("<=", "<=", "<=", ">=", ">=", ">=")
> ##Recursos disponíveis e proteção mínima a satisfazer
> f.rhs <- c(30, 1.5, 50, 6, 6, 6)
> ##Obter o valor máximo da função objetivo
> ##pedir todas as soluções inteiras com a instrução 'all.int=TRUE'
> lp("max", f.obj, f.con, f.dir, f.rhs, all.int=TRUE)
Success: the objective function is 162  ← Valor máximo da função objetivo
> ## Obter a solução ótima
> lp("max", f.obj, f.con, f.dir, f.rhs)$solution
[1] 18 6 6  ← Solução ótima
```

De acordo com a solução obtida no R, devem ser construídos 18 abrigos/ninhos para a espécie A ($x_A=18$), 6 abrigos/ninhos para a espécie B ($x_B=6$) e igualmente 6 abrigos/ninhos para a espécie C ($x_C=6$). A pontuação máxima obtida é igual a 162. Esta solução diz-nos que o gestor deve garantir a proteção mínima desejada às três espécies e depois consumir os recursos ainda disponíveis na proteção da espécie mais sensível, o que faz todo o sentido. A simplicidade deste problema permite controlar a correção lógica da solução encontrada. Em problemas com dezenas e mesmo centenas de variáveis e restrições a solução ótima raramente pode ser encontrada heurísticamente.

Familiarizados com a natureza dos problemas de programação linear, vamos agora construir o problema associado à matriz de Leslie e depois aplicá-lo na gestão de algumas

14 O Aproveitamento das Populações

populações. O leitor deve rememorar a matéria das secções 8.7 a 8.12 e do capítulo 9.

14.9.1. Da Matriz de Leslie para um Problema de Programação Linear

Antes de estabelecer o problema de programação linear a partir da matriz de Leslie, para os que estejam menos à vontade com a álgebra linear vou explicar uma ilustração numérica.

Seja uma população hipotética (com dinâmica não muito diferente da do lince ibérico) que exhibe a seguinte matriz de Leslie:

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4,2 & 0 \\ 0,25 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4938302 & 0,7918503 & 0 \\ 0 & 0 & 0,7383581 & 0,7383581 \end{bmatrix}$$

e consideremos a matriz identidade da mesma dimensão:

$$H = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

O valor próprio dominante de L é $\lambda_1=1,170387$, pelo que a população está a crescer, visto termos $\lambda_1>1$, e podemos aproveitar 17% desse crescimento sem necessariamente levarmos a população à extinção.

Associada à matriz L , uma população com 100 indivíduos e distribuição etária estável é a seguinte $\mathbf{n} = [64 \ 14 \ 18 \ 4]'$.

Duas projecções iguais desta população são:

$$\mathbf{L n} = \mathbf{H L n} = [75,098587 \ 16,041401 \ 20,92724 \ 4,9714712]' = \mathbf{n1}$$

Estas duas projecções são de situações sem perturbação da população (extração ou introdução de indivíduos).

Suponhamos que **depois do crescimento** que ocorre numa unidade de tempo introduzíamos indivíduos de cada classe correspondentes a 8% dos existentes. Depois desta introdução, o crescimento para o período seguinte é equivalente a $\mathbf{H L n}$, **tendo agora a matriz H todos os seus elementos da diagonal iguais a 1,08 (=1+0,08):**

$$H = \begin{bmatrix} 1,08 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1,08 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1,08 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1,08 \end{bmatrix}$$

O tamanho da população será agora $\mathbf{n8} = [81,106474 \ 17,324713 \ 22,601419 \ 5,3691889]'$ que é igual a $1,08 * [75,098587 \ 16,041401 \ 20,92724 \ 4,9714712]'$.

Analisemos a situação de extração. À população $\mathbf{n1}$ extraímos 14,52991% (=0,17/1,17) dos indivíduos de cada classe. Depois desta extração, o crescimento para o período seguinte é equivalente a $\mathbf{H L n}$, **tendo agora a matriz H todos os seus elementos da diagonal iguais a 0,8547009 (=1-0,1452991):**

14 O Aproveitamento das Populações

$$H = \begin{bmatrix} 0,8547009 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,8547009 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,8547009 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8547009 \end{bmatrix}$$

Para sabermos o efeito da extração no tamanho população achamos o valor de λ_1 da matriz **G** que é igual ao produto das duas matrizes **H L** (**G=H L**):

$$G = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 3,5885565 & 0 \\ 0,2136046 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4219375 & 0,6765713 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0876912 & 0,6308666 \end{bmatrix}$$

Os valores próprios da matriz **G** são $[0,631 \text{ } 1.000 \text{ } -0,162 + 0,545i \text{ } -0,162 - 0,545i]$. O valor próprio dominante é igual a 1, pelo que esta exploração é sustentável. Depois de explorada a população volta ao seu tamanho antes do crescimento. Não há pois o risco de declinar e extinguir-se.

Antes de prosseguir formalizemos a matriz **H**:

É uma matriz diagonal das **sobrevivências** das classes após a extração.

Cada elemento da diagonal na linha i , h_i é igual a **1-fração extraída da classe i** ($h_i=1-e_i$).

Para uma população com z classes podemos escrever a matriz **H**:

$$H = \begin{pmatrix} h_1 & 0 & 0 & 0 \dots & 0 & 0 \\ 0 & h_2 & 0 & 0 \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & h_3 & 0 \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & h_{z-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & h_z \end{pmatrix} \quad (14.38)$$

A equação recursiva estabelecida:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{H L n}_t \quad (14.39)$$

simula **simultaneamente** o crescimento e a extração e por isso dá-nos a sequência $\mathbf{n} \rightarrow \mathbf{n} \rightarrow \mathbf{n} \rightarrow \mathbf{n} \dots$, exibida no gráfico superior esquerdo da figura 14.33.

Utilizemos o tamanho total da população, para destrinçar melhor a dinâmica da população explorada. Temos $\mathbf{n}_{\text{total}}=100$, $\mathbf{n}_{1\text{total}}= \lambda_1 \mathbf{n}=117$, extração= $14,52991*117=17$. O crescimento de uma população de 100 indivíduos que tem $\lambda_1=1,17$ acrescenta, no período de tempo associado à matriz de projeção **L**, 17 indivíduos ao seu tamanho, que vamos extrair. Este processo ilustra-se na figura 14.34.

Individualizando as classes da população, o que se verifica é a seguinte dinâmica (respeitámos a formatação não inteira dos resultados numéricos obtidos no Scilab, copiados e inseridos no texto):

14 O Aproveitamento das Populações

n1	→	n	→	n1	→	n	→	n1	→	n
75,098565		64,165581		75,098561		64,165577		75,098556		64,165573
16,041396		13,706061		16,041395		13,70606		16,041394		13,706059
20,927234		17,88061		20,927233		17,880609		20,927232		17,880608
4,9714697		4,2477142		4,9714695		4,247714		4,9714692		4,2477137

exibida no gráfico inferior esquerdo da figura 14.35. Como vimos, logo que é atingido a estrutura **n1** ocorre a extração igual a 14,52991 % de todas as classes de **n1**, feita no início do período de tempo seguinte ao crescimento, durante o qual a população remanescente (estrutura **n**) cresce novamente para a estrutura **n1**. É agora novamente explorada até ficar a estrutura **n**, para voltar a crescer durante um período de tempo, até atingir **n1**.....

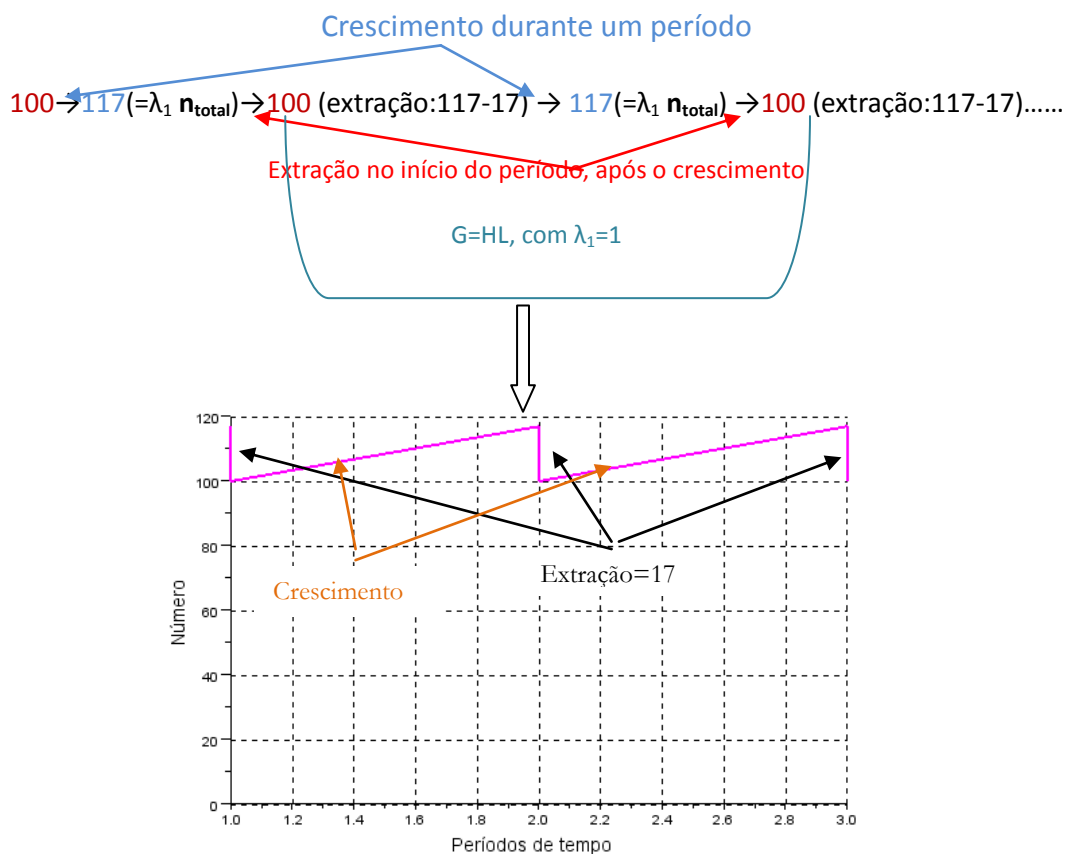


Figura 14.34. A dinâmica de uma população estruturada sujeita a exploração após o crescimento

14 O Aproveitamento das Populações

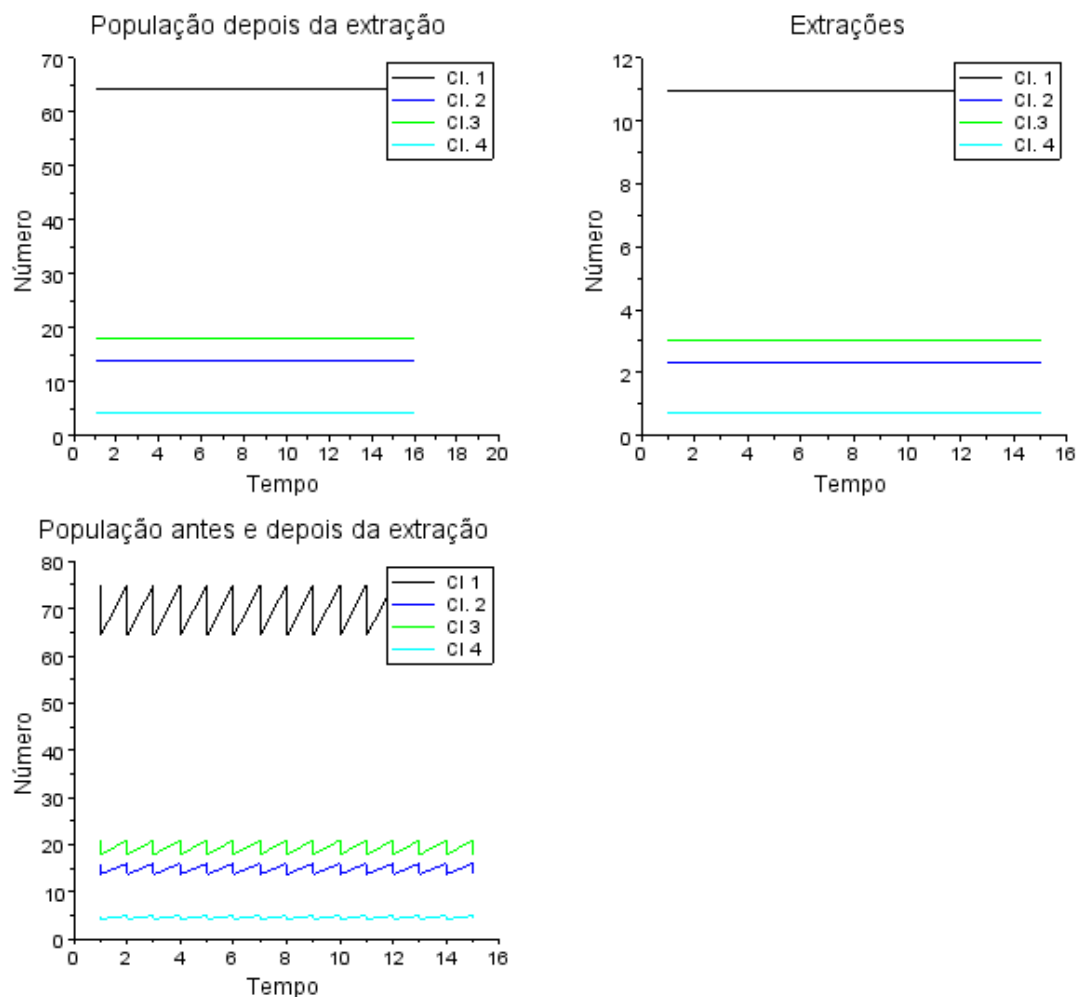


Figura 14.35. Vários aspetos relativos à dinâmica de uma população estruturada sujeita a exploração

O facto de uma exploração ser sustentável, não nos garante que seja a exploração sustentável que corresponda à maior extração sustentável, quando também queremos maximizar uma função objetivo. Nesta situação, também devemos extrair indivíduos de todas as classes? Frações iguais das classes exploradas? É neste contexto de otimização de um objetivo (maximizar o lucro, maximizar a biomassa extraída ou o número de indivíduos extraídos) que para definir a maior extração sustentável, recorreremos à programação linear.

Consideremos uma população com z classes.

Vamos então abordar a construção do modelo linear. Primeiro temos que escrever uma expressão para obter a estrutura da extração E . Já vimos que a extração é igual a

$$\begin{aligned} E &= n_1 - n \\ &= L n - n \\ &= (L - I) n \end{aligned} \quad (14.30)$$

Seja o vetor dos benefícios extraídos de cada elemento da classe i igual a

$$w = [w_1 \ w_2 \ w_3 \ \dots \ w_z]$$

A função objetivo a maximizar será:

$$w(L - I) n \quad (14.31)$$

14 O Aproveitamento das Populações

No problema ilustrativo inicial, da construção de abrigos/ninhos ocorria $w=[7 \ 4 \ 2]$.

Dissemos atrás que só devíamos explorar uma população em crescimento. Temos que introduzir uma **restrição de conservação** que traduza o fato de n_1 ser maior do que n

$$n_1 = L n > n \rightarrow L n - n > 0$$

$$(L - I) n > 0 \quad (14.32)$$

Sendo 0 um vetor coluna de zeros.

Desejamos depois de cada extração obter populações iguais. Este objetivo é alcançado com fazendo a soma dos elementos de n expressos como fração da população total, n_i , ser igual a 1. A restrição pretendida é:

$$n_1 + n_2 + \dots + n_z = 1 \quad (14.33)$$

Podemos agora apresentar o nosso modelo de programação linear. Queremos achar o vetor n que

Maximize a função

$$w(L - I) n$$

Satisfazendo as restrições

$$(L - I) n > 0$$

$$n_1 + n_2 + \dots + n_z = 1$$

$$n_1, n_2, \dots, n_z > 0$$

Obtido o vetor n solução do problema, queremos agora saber a que frações de cada classe extraídas $(=1-h_i)$ corresponde, para extrairmos essas frações de n_i , respeitando a periodicidade de projeção da matriz L .

Temos que primeiro deduzir uma expressão para cada h_i .

Seja L_i os elementos da linha i da matriz L . Na ocasião da extração a classe i tem o tamanho

$$n1_i = L_i n$$

e depois da extração fica com o tamanho

$$n1_i h_i = h_i L_i n$$

mas $n1_i h_i = n_i$, pelo que temos para h_i

$$h_i = \frac{n_i}{L_i n} \quad (14.34)$$

A pretendida extração da classe i , e_i é igual a

$$e_i = 1 - h_i \quad (14.35)$$

Vamos ilustrar este procedimento (criação de um problema de programação linear e sua solução) utilizando a matriz da equação A. Vamos utilizar o Scilab e apresentar o procedimento passo a passo.

1. **Introduzir a matriz L e verificar se a população cresce, isto é, se ocorre $\lambda_1 > 1$.** As instruções são;

```
clear
//Introduzir a matriz e achar o valor próprio dominante
L=[0 0 4.2 0;0.25 0 0 0;0. 0.4938302 0.7918503 0;
 0. 0. 0.1026327 0.7383581];//matriz de Leslie
lss1=max(real(spec(L)))
```

A saída é a esperada

lss1 =

14 O Aproveitamento das Populações

1.170387

A população cresce e pode por isso ser explorada.

2. **Calcular os coeficientes da função objetivo $w(L - I)$.** Suponhamos que queremos maximizar a biomassa extraída e os pesos dos indivíduos são $w=[10 \ 13 \ 20 \ 30]$.

```
I=eye(4,4)//criar uma matriz identidade
w=[10 13 20 30];//vetor dos benefícios associados às classes
c=w*(L-I); //coeficientes pretendidos
//transformar o problema em minimização para ser resolvido no Scilab
// e transpor o vetor para obter um vetor coluna
c =-c';
```

Passemos agora a ocupar-nos das restrições.

3. **Calcular a matriz $L-I$ que fazemos igual a A**

```
A=I-L
```

A saída é a seguinte:

A =

```
1.    0.    -    4.2    0.
- 0.25  1.    0.    0.
0.    - 0.4938302  0.2081497  0.
0.    0.    - 0.1026327  0.2616419
```

4. **Dar ao problema a forma requerida pela aplicação do comando karmarkar do Scilab e pedir a solução do problema.**

```
//formulação do karmarkar
A = [A;1 1 1 1]; //matriz dos coeficientes do lado esquer das restrições
b = [0 0 0 0 1]'; //vetor coluna do lado direito das restrições
lb=[0 0 0 0]'; //valor mínimo das variáveis da solução
//utilizar o comando karmarkar para achar a solução ótima
[xopt,fopt,exitflag,iter,yopt] =karmarkar([],[],c,[],[],[],[],A,b,lb)
```

A saída obtida é a seguinte:

yopt =

```
ineqlin: [5x1 constant]
eqlin: [0x0 constant]
lower: [4x1 constant]
upper: [4x1 constant]
iter =
```

70.

exitflag =

1.

14 O Aproveitamento das Populações

fopt =

- 9.0808427

xopt =

0.5425578

0.1356392

0.3218001

0.0000010

Desta saída interessa-nos reter o vetor **xopt** para obtermos os valores de h_i e depois de e_i .

5. Obter os valores de h_i e exibi-los.

```
sobr=xopt'./[L(1,:)*[xopt] L(2,:)*[xopt] L(3,:)*[xopt] L(4,:)*[xopt]];
disp(sobr)
```

Obtemos a saída:

0.4014306 0.9999980 0.9999996 0.0000310

6. Obter os valores das frações extraídas de cada classe e_i e exibi-los.

```
disp(ones(1,4)-sobr)
```

A extração é a seguinte:

0.5985694 0.0000020 0.0000004 0.9999690

Podemos apresentar o vetor $\mathbf{e}=[0,59857 \ 0 \ 0 \ 1]$. É possível provar que problemas deste tipo têm uma solução ótima em que só se intervém em uma ou duas classes (Rorres e Fair, 1975).

Se tivermos o vetor $\mathbf{n1}$ com estrutura etária estável atrás introduzida $\mathbf{n1}=[75 \ 16 \ 20 \ 5]$, extraímos da classe 1 $e_1=75 \times 0,59857=44$ e da classe 4 retiramos todos os 5 indivíduos. O valor ótimo da função objetivo é igual a

$$10 \times 44 + 30 \times 5 = 440 + 150 = \mathbf{590}$$

A solução é válida para qualquer população inicial a que a matriz $\mathbf{L}$, atrás definida, seja aplicável. Uma população inicial obtida aleatoriamente igual a $[66 \ 187 \ 145 \ 168]$ tem a sua dinâmica ilustrada na figura 14.36.

14 O Aproveitamento das Populações

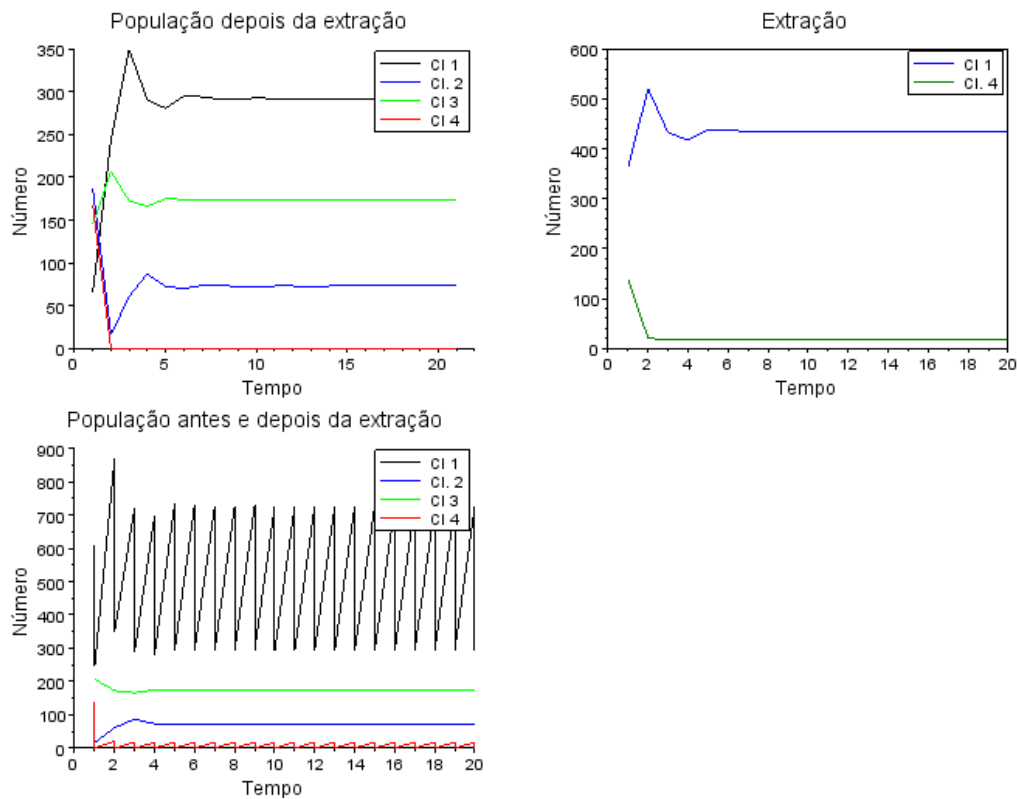


Figura 14.36. Vários aspetos relativos à dinâmica de uma população estruturada sujeita a exploração correspondente à solução óptima proposta pela programação linear

Como a população inicial não tem a estrutura etária estável, a dinâmica inicia-se com uma fase de transição que depois estabiliza e passa a ser igual à da figura 14.33.

Depois de a dinâmica ter estabilizado, a sequência das populações $n1 \rightarrow n \rightarrow n1 \rightarrow \dots$ é a seguinte:

$n1$	$\rightarrow$	n	$\rightarrow$	$n1$	$\rightarrow$	n
728		292		727		292
73		73		73		73
173		173		173		173
17		0		17		0

Sugiro ao leitor/a que calcule o valor ótimo da função objetivo associado à exploração desta população.

Estabelecemos o problema que procurávamos e achámos a sua solução. Agora, vamos introduzir três aplicações da programação linear à exploração das seguintes três populações. Serão, um pinhal bravo jardinado, uma população de veados (*Cervus elaphus*) e outra de bisonte americano (*Bison bison*).

14.9.2. A Exploração de um Pinhal Bravo

A simulação do pinhal bravo jardinado recorre à matriz L_5 , introduzida na secção 8.7. Alterámos a

14 O Aproveitamento das Populações

primeira linha da matriz para a população estar em crescimento, passando a primeira linha da matriz a ser igual a [0,4230 0,3 0,4 0,4 0,4 0,3]. O valor próprio dominante da nova matriz passa a ser 1,038.

Desejamos maximizar a biomassa extraída, e os pesos em kg das árvores médias das classes são os elementos do vetor

$w=[93 \ 109 \ 120 \ 127 \ 131 \ 134 \ 136]$.

A população inicial obtida aleatoriamente é [83 144 96 64 132 91 78].

A solução ótima é:

$e=[0.08388 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 1]$.

Depois de a dinâmica ter estabilizado, a sequência das populações $n1 \rightarrow n \rightarrow n1 \rightarrow \dots$ é a seguinte:

$n1$	$\rightarrow$	n	$\rightarrow$	$n1$	$\rightarrow$	n
253		231		253		231
129		129		129		129
91		91		91		91
73		73		73		73
65		65		65		65
60		60		60		60
29		0		29		0

Na figura 14.37 ilustram-se vários aspectos da dinâmica do pinhal explorado.

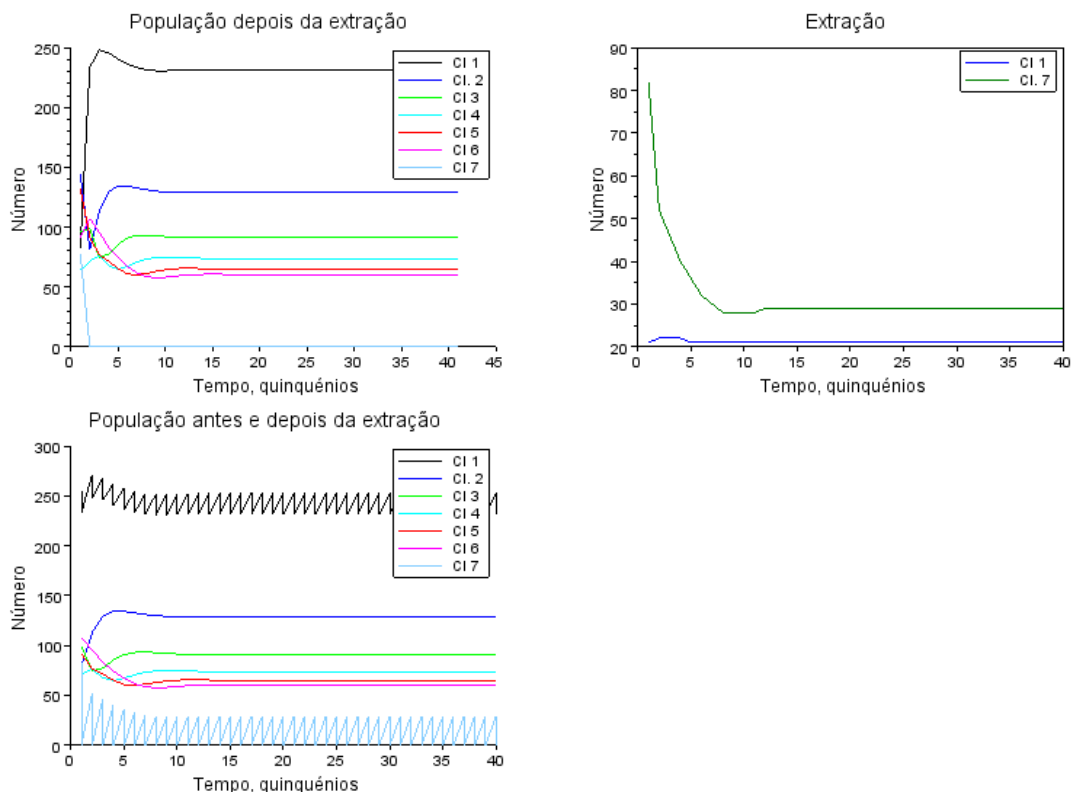


Figura 14.37. Dinâmica de um pinhal bravo explorado de 5 em 5 anos. Para mais pormenores ver o texto

14 O Aproveitamento das Populações

A listagem para a otimização da produção sustentada do pinhal bravo é a seguinte:

Caixa 14.3. Otimização da produção sustentada de um pinhal bravo jardinado

```
//© L. S. Barreto, 2013
//otimização de um pinhal bravo jardinado
//projeção de 5 em 5 anos
clear
clf
P=[0.4230 0.3 0.4 0.4 0.4 0.4 0.3;
0.3612 0.353 0 0 0 0 0;
0 0.4126 0.4145 0 0 0 0;
0 0 0.4459 0.4493 0 0 0;
0 0 0 0.4667 0.47 0 0;
0 0 0 0 0.4797 0.483 0;
0 0 0 0 0 0.4876 0.4897];
spec(P)

I=eye(7,7);
w=[23 36 46 49 51 51 53];
c=w*(P-I);

Aeq = [1 1 1 1 1 1 1];

beq = 1;
c = -c';
A=I-P;

b=[0 0 0 0 0 0 0]';
lb=[0 0 0 0 0 0 0]';
ub=[1 1 1 1 1 1 1]';

xopt=karmarkar(Aeq,beq,c,[],[],[],[],A,b,lb,ub)

sobr=xopt'./[P(1,:)*[xopt], P(2,:)*[xopt], P(3,:)*[xopt], P(4,:)*[xopt], P(5,:)*[xopt], P(6,:)*[xopt], P(7,:)*[xopt]] ;

disp(sobr)
disp('harvest')
harv=(ones(1,7)-sobr);
disp(harv)

//check dominant eigenvalue =1
H=diag(sobr);
R=H*P;
disp(R)
disp(spec(R))

//initial stochastic popul.
x=int(grand(7,1,'unf',50,200));
a=x;

Z=[x];C=[];
```

14 O Aproveitamento das Populações

Caixa 14.3. Conclusão

```

for i=1:35
x0=R*x;x=x0;
    //população depois da caça
    Z=[Z x];
    //caça
    //T=P*x;
    //C=[C; T(7:10)'.*harv(7:10)];
end

n=1:1:36;
clf
subplot(2,2,1)
plot2d(n, Z')
hl=legend(['Cl 1';'Cl. 2';'Cl 3';'Cl 4';'Cl 5';'Cl 6';'Cl 7']);
xlabel('População depois da extração','Tempo, quinquênios','Número')

K=[];H=[];
x=a;
for i=1:35
    x0=P*x;x=x0;
    //população depois do crescimento
    K=[K x];
    //caça

    h=[ x(1:7)'.*[harv(1,1) 0 0 0 0 harv(1,7)] ];
    [x]=[x]-h';
    K=[K x];
    H=[H int([h(1,1) h(1,7)])'];
end

subplot(2,2,2)
plot(H')
hl=legend(['Cl 1';'Cl. 7']);
xlabel('Extração','Tempo, quinquênios','Número')

subplot(2,2,3)
plot(K')
hl=legend(['Cl 1';'Cl. 2';'Cl 3';'Cl 4';'Cl 5';'Cl 6';'Cl 7']);
xlabel('População antes e depois da extração','Tempo, quinquênios','Número')

disp(int(K(:,31:36)))

```

14.9.3. A Exploração de uma População de Veados

Cullen (1985:74) apresenta informação sobre a fecundidade e sobrevivência do veado, na Escócia, que me permitiu construir a matriz de Leslie que introduzo abaixo.

14 O Aproveitamento das Populações

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0,266 & 0,282 & 0,338 & 0,380 & 0,383 & 0,391 & 0,339 & 0,237 & 0,164 & 0,169 \\ 0,907 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,987 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,992 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,990 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,987 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,992 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,953 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,942 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,880 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,791 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,730 & 0,668 \end{bmatrix}$$

O valor próprio dominante de L é 1,146.

O peso dos animais das classes (kg; Cullen, 1985:91) é inserido no vetor $w=[23 \ 36 \ 46 \ 49 \ 51 \ 51 \ 53 \ 54 \ 54 \ 51 \ 50 \ 44]$.

A população inicial aleatoriamente estabelecida é $n=[122 \ 169 \ 170 \ 94 \ 71 \ 50 \ 113 \ 66 \ 187 \ 145 \ 168 \ 181]$.

Pretende-se estabelecer o esquema de abates de animais que maximize a biomassa extraída anualmente e garanta a sustentabilidade da caça. Recorrendo à programação linear, obtemos a seguinte solução:

$e=[0 \ 0 \ 0 \ 0,13142 \ 0 \ 0 \ 1 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0]$.

Depois de a dinâmica ter estabilizado, a sequência das populações $n1 \rightarrow n \rightarrow n1 \rightarrow \dots$ é a seguinte:

$n1$	$\rightarrow$	n	$\rightarrow$	$n1$	$\rightarrow$	n
217.		217.		217.		217
197.		197.		197.		197
194.		194.		194.		194
193.		167.		193.		167
166.		166.		166.		166.
164.		164.		163.		163
162.		0.		162.		0
0.		0.		0.		0
0.		0.		0.		0
0.		0.		0.		0
0.		0.		0.		0
0.		0.		0.		0

A população é reduzida a sete idades e só as idades 4 e 7 são sujeitas a caça. Veja-se a figura 14.38.

14 O Aproveitamento das Populações

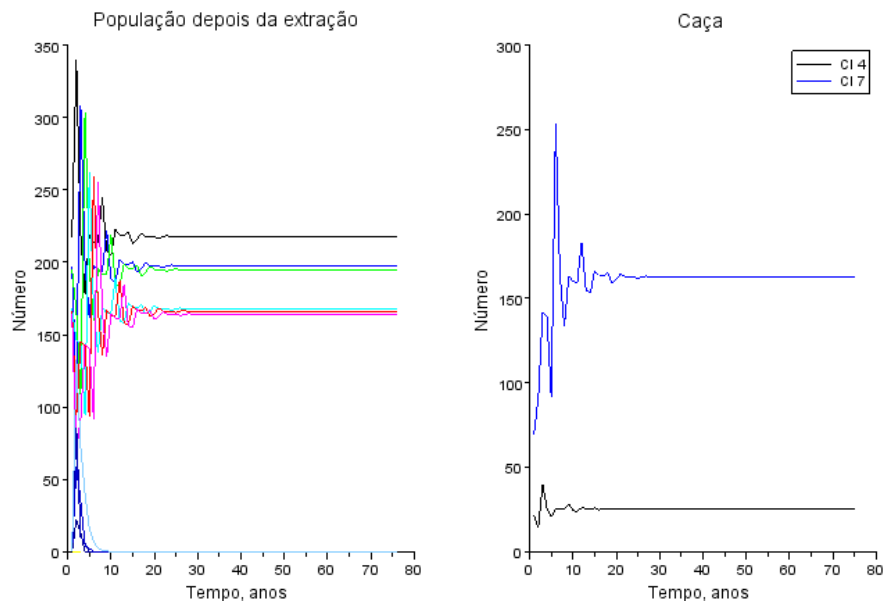


Figura 14.38. Dinâmica de uma população de veados e da sua caça otimizada

Para o/a leitor/a mais familiarizado com o software R, vou introduzir a otimização da caça de uma outra população de veado, cuja matriz é proposta por Söndgerath (2011:123) e que designamos por P, na listagem que abaixo se insere.

```
>#© L. S. Barreto, 2013
>#Otimização de uma população de veado
> library(lpSolve)
>
> P<-matrix(c(0, 0, 0.31, 0.28, 0.3, 0.40, 0.48, 0.36, 0.45, 0.28,
+ 0.86, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0,
+ 0, 0.90, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0,
+ 0, 0, 0.89, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0,
+ 0, 0, 0, 0.88, 0, 0, 0, 0, 0, 0,
+ 0, 0, 0, 0, 0.86, 0, 0, 0, 0, 0,
+ 0, 0, 0, 0, 0, 0.84, 0, 0, 0, 0,
+ 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.81, 0, 0, 0,
+ 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.5, 0, 0,
+ 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.33, 0.63), nrow=10, byrow=TRUE)
>
> l<-diag(1, nrow=10)
> w<-c(0, 0, 40, 40, 40, 40, 50, 50, 50, 60)
> c1<-(P-l)
> c<-w%*%c1
> c
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7] [,8] [,9] [,10]
[1,]  0  36 -4.4 -4.8 -5.6  2 -9.5 -25 -30.2 -22.2
>
> A<-(P-l)
> A<-matrix(c(t(A),1,1,1,1,1,1,1,1,1), nrow=11, byrow=TRUE)
> ##Coeficientes da função objetivo
> f.obj <- c
```

14 O Aproveitamento das Populações

```

> ##matriz do lado esquerdo das restrições
> f.con <- A
> ##Natureza das restrições
> f.dir <- c( ">=", ">=", ">=", ">=", ">=", ">=", ">=", ">=", ">=", ">=")
> ##vetor coluna do lado direito das restrições
> f.rhs <- c(0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1)
> ##Obter o valor máximo da função objetivo
> lp ("max", f.obj, f.con, f.dir, f.rhs)
Success: the objective function is 3.817816
> ## Obter a solução ótima
> Z<-lp ("max", f.obj, f.con, f.dir, f.rhs)$solution
> ##Obter a diagonal da matriz H das sobrevivências, hi
> ZZ<-matrix(c(Z), nrow=1, byrow=TRUE)
> S<-matrix(c(Z[1,]/P[1,]*%t(ZZ), Z[2,]/P[2,]*%t(ZZ), Z[3,]/P[3,]*%t(ZZ),
+ Z[4,]/P[4,]*%t(ZZ), Z[5,]/P[5,]*%t(ZZ), Z[6,]/P[6,]*%t(ZZ), Z[7,]/P[7,]*%t(ZZ),
+ Z[8,]/P[8,]*%t(ZZ), Z[9,]/P[9,]*%t(ZZ), Z[10,]/P[10,]*%t(ZZ)), nrow=10, byrow=TRUE)
> S
      [,1]
[1,] 1.000000
[2,] 1.000000
[3,] 1.000000
[4,] 1.000000
[5,] 1.000000
[6,] 1.000000
[7,] 0.841049
[8,] 0.000000
[9,]   NaN
[10,]   NaN
> ##Obter o vetor das extrações E
> E<-c(rep(1,8)-S[1:8,])
> E
[1] -2.220446e-16 1.110223e-16 0.000000e+00 -4.440892e-16 -2.220446e-16
[6] -2.220446e-16 1.589510e-01 1.000000e+00

```

A exploração ótima consiste em caçar 15,89% da classe 7 e toda a classe 8, numa população em que as classes 9 e 10 acabam por se extinguir. Esta solução é confirmada pelo Scilab.

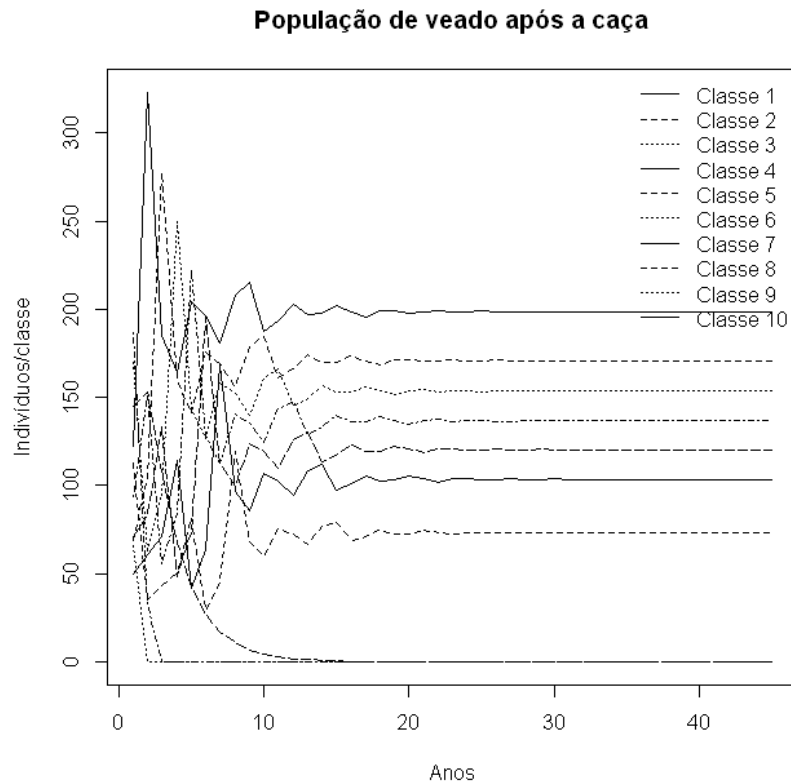
14 O Aproveitamento das Populações

Figura 14.39. Dinâmica da segunda população de veados. Depois da caça só existem as sete primeiras classes, pois a 8 é totalmente abatida. Gráfico obtido no R

Podemos agora obter o gráfico, inserido na figura 14.39, da dinâmica da população, após a caça com a seguinte listagem:

```
S[10]<-1
S[9]<-1
so<-c(S)
H<-I*so
G<-H%*%P
library(popbio)
n<-c(122, 69, 170, 94, 71, 50, 113, 66, 187,145) ## população inicial
x<-pop.projection(G,n,iterations=45)
M<-t(x$stage.vectors)
matplot(M, type='l', col=1, main='População de veado após a caça', xlab='Anos',ylab='Indivíduos/classe')
legend('topright', legend=c('Classe 1','Classe 2','Classe 3','Classe 4','Classe 5',
'Classe 6','Classe 7','Classe 8','Classe 9','Classe 10' ),lty=1:3,col01,bty='n')
```

14.9.4 A Exploração de uma População de Bisontes Americanos

A matriz de Leslie que utilizamos é a apresentada no capítulo 8, equação (8.49), para os dois sexos do bisonte americano e que repetimos:

14 O Aproveitamento das Populações

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0,42 & 0 & 0 & 0 \\ 0,6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,75 & 0,95 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,48 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,75 & 0,95 \end{bmatrix}$$

Sugiro a releitura da informação apresentada sobre esta matriz de Leslie. Já verificámos que a população está em crescimento, pois valor próprio dominante da matriz é igual 1,105. Na exploração de populações criadas para produção de carne (muito apreciada) só os adultos são abatidos o que implica $\mathbf{w}=[0 \ 0 \ 1 \ 0 \ 0 \ 1]$, pois o que se pretende maximizar é número de adultos abatidos, sustentadamente. Recorremos à programação linear para planear o abate dos bisontes.

A população inicial tem a estrutura $\mathbf{n}=[100 \ 20 \ 30 \ 100 \ 20 \ 30]$.

A estratégia ótima de extração de animais é a seguinte:

$$\mathbf{e}=[0 \ 0 \ 0.1220 \ 0 \ 0 \ 1],$$

o que significa que devemos abater 12,2% das fêmeas adultas e todos os machos adultos existentes. Ver a figura 14.40.

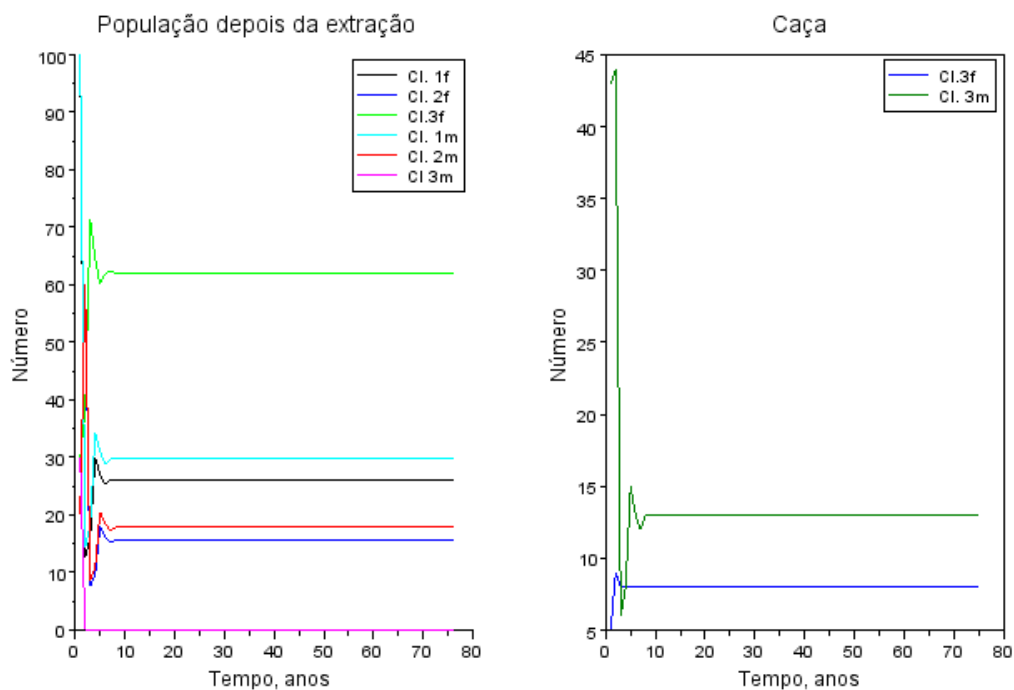


Figura 14.40. Dinâmicas da população explorada de bisontes americanos e da sua caça. As letras m e f designam fêmeas e machos

Depois de a população ter atingido o equilíbrio, a sequência das populações $\mathbf{n}_1 \rightarrow \mathbf{n} \rightarrow \mathbf{n}_1 \rightarrow \dots$ é a seguinte:

$$\begin{matrix} \mathbf{n}_1 & \rightarrow & \mathbf{n} & \rightarrow & \mathbf{n}_1 & \rightarrow & \mathbf{n} \\ 26 & & 26 & & 26 & & 26 \end{matrix}$$

14 O Aproveitamento das Populações

15	15	15	15
70	62	70	62
29	29	29	29
17	17	17	17
13	0	13	0

Para aplicarmos este norma de caça, temos de ter uma **reserva de alguns machos adultos** para garantir a reprodução, o que o comportamento sexual dos bisontes machos torna viável.

Uma obra dedicada ao ordenamento ou manejo de populações estruturadas é a de Getz e Haight (1989), apresentando capítulos dedicados à exploração de pesqueiros, florestas e vida selvagem.

14.6 Bibliografia

- Amundsen, E.S., Bjørndal, T., Conrad, J.M., 1995. Optimal Harvesting of the Northeast Atlantic Minke Whale. *Environ. Res. Econom.* 7, 167–185.
- Barreto, L. S., 1971. Estratégias ótimas para as explorabilidades mista, florestal e do lucro líquido descontado. *Revista de Ciências Agronómicas* (Lourenço Marques) Série A, 4:3-10.
- Barreto, L. S., 2002. *Uneven-Aged Stands of Pinus pinaster Ait. for Protection*. Research Paper SB-01/02. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2004. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2006. The Stochastic Dynamics of Self-Thinned Pure Stands. A Simulative Quest. *Silva Lusitana* 14(2):227-238.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Barreto, L. S., 2011. *Iniciação ao Scilab*. Segunda edição. Livro eletrónico de utilização livre. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Bell, F.W., 1972. Technological Externalities and Common-Property Resources: An Empirical Study of the U.S. Northern Lobster Fishery. *J. Pol. Econom.* 80, 148–158.
- Bjørndal, T., Conrad, J., 1987. The Dynamics of an Open Access Fishery. *Can. J. Econom.* 20, 74–85.
- Bolker, B. M., 2008. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, Princeton, U. S. A..
- Bueno, E., 2001. *Náufragos, Traficantes e Degredados. As Primeiras Expedições ao Brasil (1500-1531)*. Pergaminho, Lisboa.
- Bulte, E.H., van Kooten, G.C., 1999. Economic Efficiency, Resource Conservation and the Ivory Trade Ban. *Ecol. Econom.* 28, 171–181.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Clark, W., 1973. The Economics of Overexploitation. *Science*, 181:630-634.
- Clark, W., 1973. *Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Optimal Resources*. Wiley, New York.
- Cullen, M. R., 1985. *Linear Models in Biology. Linear Systems Analysis with Biological Applications*. Ellis Horwood Limited Publishers, Chichester.
- FAO, s.d. *Fisheries bioeconomics-Theory, Modelling and Management*. www.fao.org/docrep/003/W6914E/W6914E01.htm
- Faustmann, M., 1849. On the determination of the value which forest land and immature stands pose for forestry. In: Gane, M., ed. *Martin Faustmann and the evolution of discounted cash flow*. Paper 42. Oxford, England: Oxford Institute; 1968. 54p.

14 O Aproveitamento das Populações

- Ferreira, L. C. R., 2011. *Desenvolvimento de Modelos de Optimização da Gestão Florestal em Situações de Risco de Incêndio*. Tese de doutoramento. Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa. Disponível na internet.
- Getz, W. M. e R. G. Haight, 1989. *Population Harvesting. Demographic Models of Fish, Forests, and Animal Resources*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hilborn, R. e M. Mangel, 1997. *The Ecological Detective. Confronting Models with Data*. Princeton University Press, Princeton, U. S. A..
- Jonzén, N., J. Ripa e P. Lundberg, 2002. A Theory of Stochastic Harvesting in Stochastic Environments, *American Naturalist*, 159:427-437.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Krebs, C. J., 1999. *Ecological Methodology*. Segunda edição. Addison-Wesley Educational, Menlo Park, California, E.U.A.
- Laws, R. M., 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos*, 21:1-15.
- McCallun, H., 2000. *Population Parameters: Estimation of Ecological Models*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- McFadden, J. E.; T. L. Hiller e A. J. Tyre, 2011. *Evaluating the Efficacy of Adaptive Management Approaches: Is There a Formula for Success*. Papers in Natural Resources. Paper 302. <http://digitalcommons.unl.edu/natrespapers/302>
- Mangel, M., 2006. *The Theoretical Biologist's ToolBox. Quantitative Methods for Ecology and Evolutionary Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Matsuda H. e P. A. Abrams, 2008. Can we say goodbye to the maximum sustainable yield theory? Reflections on trophic level fishing in reconciling fisheries with conservation. Em Nielsen, J. L. , J. J. Dodson, K. Friedland, T. R. Hamon, J. Musick, e E. Verspoor (Compiladores). *Reconciling Fisheries with Conservation. Proceedings of the Fourth World Fisheries Congress*. American Fisheries Society, Symposium 49, Bethesda, Maryland. 2008; 737–744.
- Matsuda, h., M. Makino e K. Kotani, 2008. Optimal Fishing Policies That Maximize Sustainable Ecosystem Services. Em K. Tsukamoto, K. Kawamura, T. Takeuchi, T. D. Beard, Jr., e M. J. Kaiser (Compiladores). *Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008*. Pp. 359-369.
- Murray, J. D., 2002. *Mathematical Biology. I. An Introduction*. Third edition. Springer, New York.
- Peng, T., 2008. A Bioeconomic Model of Continuous Harvesting for a Single Species Fishery. *International Journal of Pure and Applied Mathematics*, 48(1):21-31.
- Ranta, E., P. Lundberg e V. Kaitala, 2006. *Ecology of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Rorres, C , e W , Fair, 1975 , Optimal Harvesting Policy for an Age-specific Population , *Mathematical Biosciences*, 24:31-47.
- Samuelon, P., 1976. Economics of Forestry in an Evolving Society. *Economic Inquiry*, 14: 466-492.
- Schaefer, M.B., 1954. Some aspects of the dynamics of populations, important for the management of the commercial marine fisheries. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 1:27-56.
- Schaefer, M.B., 1957. A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 2:247-285.
- Soetaert, K. e P. M. J. Herman, 2009. *A Practical Guide to Ecological Modelling. Using R as a Simulation Platform*. Springer, Berlin.
- Söndgerath, D., 2011. Leslie Matrices. Em F. Jopp, H. Reuter, B. Breckling, compiladores, *Modelling Complex Ecological Dynamics*. Springer, Heidelberg, pp. 119-132.
- Sutherland, W. J., et al., 2013. Identification of 100 Fundamental Ecological Questions. *Journal of Ecology*, 101:58–67. doi: 10.1111/1365-2745.12025
- Williams, B. K., 2011. Adaptive Management of Natural Resources: Framework and Issues. *Journal of Environmental Management* 92 : 1346-1353. www.elsevier.com/locate/jenvman
- Williams, B. K., e E. D. Brown, 2012. *Adaptive Management: The U.S. Department of the Interior Applications Guide*. Adaptive Management Working Group, U.S. Department of the Interior, Washington, DC. <http://www.doi.gov/initiatives/AdaptiveManagement/>

Apêndice

Breve Anotação sobre a Estabilidade de Sistemas de EDO

A análise de equações diferenciais abrange três aspetos fundamentais:

- Verificar se existe ou não uma solução
- Saber se a solução existente é ou não única
- Clarificar a estabilidade da solução

Só nos vamos ocupar do último assunto analítico, pois deverá ser o mais intimamente ligado à modelação matemática. Recorremos quase sempre a métodos numéricos para obter a solução de sistemas de EDO's. Se usámos um método numérico adequado e a solução encontrada não tem nenhuma relação com o comportamento do sistema real que modelámos, é muito provável que o sistema de EDO que formulámos não tenha solução. No entanto, não podemos ignorar que quando resolvemos numericamente um sistema de EDO's, também não temos à priori a garantia de que a solução é única.

Assumimos que todas as EDO têm parâmetros constantes.

Lembremos a equação (5.15) e o texto que lhe diz respeito. Para achar o valor próprio de uma só EDO, derivamos a EDO em ordem a sua variável independente (repetindo a equação (5.15)) e estimámos o seu valor no ponto de equilíbrio:

$$\lambda = \left. \frac{df(y)}{dy} \right|_{y=\bar{y}}$$

Num sistema de EDO, temos mais de uma variável e mais de uma EDO. Consideremos um sistema de dimensão n . Chamemos às variáveis, $y_1, y_2, y_3, \dots, y_n$ e representemos o sistema de EDO's por:

$$\begin{aligned} \frac{dy_1}{dt} &= f_1(y_1, y_2, \dots, y_n) \\ \frac{dy_2}{dt} &= f_2(y_1, y_2, \dots, y_n) \\ &\dots\dots\dots \\ \frac{dy_n}{dt} &= f_n(y_1, y_2, \dots, y_n) \end{aligned} \tag{A.1}$$

Estendendo o mesmo procedimento, temos que achar as derivadas parciais de todas as funções f_i em ordem a cada variável y_i , obtendo uma matriz de derivadas parciais que se designa por **jacobiano** do sistema, ou matriz jacobiana (**J**)

14 O Aproveitamento das Populações

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\delta f_1}{\delta y_1} & \frac{\delta f_1}{\delta y_2} & \dots & \dots & \frac{\delta f_1}{\delta y_n} \\ \frac{\delta f_2}{\delta y_1} & \frac{\delta f_2}{\delta y_2} & \dots & \dots & \frac{\delta f_2}{\delta y_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\delta f_n}{\delta y_1} & \frac{\delta f_n}{\delta y_2} & \dots & \dots & \frac{\delta f_n}{\delta y_n} \end{pmatrix} \quad (A.2)$$

Semelhantemente ao caso de uma equação, vamos substituir os valores das variáveis y_i , pelo seu valor equilíbrio $\hat{y}_i$ (satisfazem $f_i(y_1, y_2, \dots, y_n)=0$, $i=1,2,\dots,n$), isto é obtemos a matriz:

$J|_{\hat{y}}$

Calculamos agora os valores próprios (λ_i), desta matriz, que formam o vetor:

$\lambda = [\lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_n]$

Os valores próprios satisfazem a relação:

$Jw_i = \lambda_i w_i$

em que w_i é o vetor próprio direito associado a λ_i . O variado software que temos vindo a usar calcula facilmente os valores próprios de uma matriz e os vetores próprios que lhe estão associados.

Estes valores próprios do jacobiano, no equilíbrio, permitem-nos caracterizar a natureza do equilíbrio (basicamente: estável, instável ou neutro).

Vamos ilustrar vários casos de análise estabilidade para introduzir os tipos de comportamento das soluções, no equilíbrio, mais frequentemente encontrados. Para poder apresentar os diagramas de fase de leitura fácil recorro a sistemas de duas EDO's. Embora a maioria dos sistemas reais não sejam lineares, utilizarei inicialmente sistemas lineares, pois pela sua simplicidade permitem uma mais clara introdução. A obtenção do jacobiano destes sistemas é imediata e não tem nenhuma variável que careça ser substituída pelo valor equilíbrio.

Nos sistemas de duas EDO, atendendo a:

- O determinante da matriz é igual ao produto dos dois valores próprios
- O traço da matriz é igual à soma dos dois valores próprios

se ambos são <0 (requerido para a existência de estabilidade) verifica-se que **para ocorrer estabilidade tem que se verificar:**

determinante >0 e traço <0

Para uma matriz quadrada de dimensão 2, é fácil obter o determinante, o traço, a equação característica e os valores próprio, como se ilustra abaixo.

Os gráficos apresentados foram obtidos no wxMaxima, com a biblioteca **plotdf**. A listagem padrão que utilizámos, também aplicável a sistemas não lineares, é a seguinte:

1 Estabilidade de um sistema linear

1.1 Chamar a biblioteca 'plotdf' e introduzir o sistema de EDO

```
→ kill(all)$
→ load(plotdf)$
eqns:[2*x-y, -x+2*y];
```

1.2 Achar as soluções do sistema

```
→ solve(eqns);
```

1.3 Estabelecer a matriz jacobiana

```
→ v: [x,y]$
→ jacobiana: jacobian(eqns, v);
```

1.4 Achar o polinómio característico e as suas raízes

```
→ charpoly(jacobiana,z),expand;
float(solve(%,z));
```

1.5 Fazer o diagrama de fase e o gráfico da dinâmica

```
→ plotdf([eqns[1],eqns[2]],[trajectory_at,1,0],
[x,-5,5],[y,-5,5],
[versus_t,1],[nsteps,800],[tstep,0.01]);
```

O caso analisado corresponde ao que a seguir se introduz. A orientação das setas do campo permite interpretar a estabilidade. Como a solução está na origem, o apontar para ela significa estabilidade. O apontar para longe da origem caracteriza a instabilidade. As linhas das soluções, a vermelho, também têm setas indicadoras do sentido da variação do sistema. O gráfico da solução tendo o tempo como eixo horizontal, complementa a interpretação da dinâmica do sistema. Podem ocorrer valores próprios reais, complexos e reais múltiplos, como adiante se destringa.

14 O Aproveitamento das Populações

Sistemas lineares

I. Valores próprios reais

I.1 Nó instável ou nó repulsor (valores próprios positivos e diferentes)

Sistema

$$x' = 2x - y$$

$$y' = -x + 2y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{bmatrix}$$

Equilíbrio: $x=0, y=0$. Por definição temos:

β =traço: $2+2=4$; α =determinante: $2 \times 2 - (-1) \times (-1) = 3$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 16 - 12 = 4$

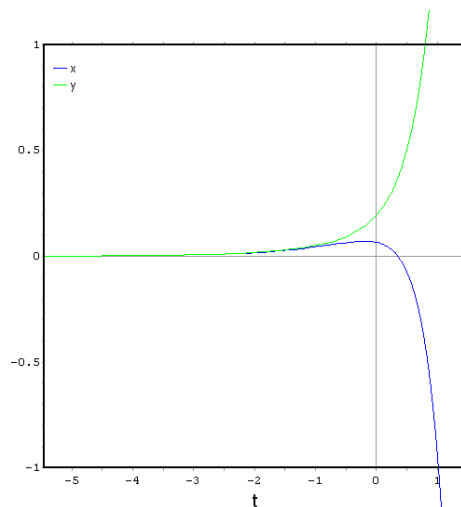
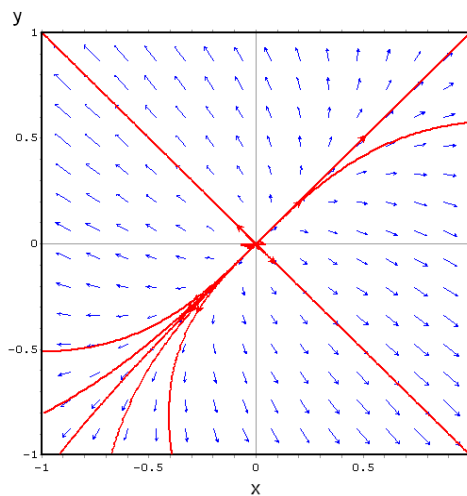
Determinante e traço >0, logo não ocorre estabilidade

É agora possível escrever a equação característica da matriz jacobiana:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 - 4\lambda + 3 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1=3, \lambda_2=1$$



I.2 Nó estável ou nó atrator (valores próprios negativos e diferentes)

Sistema

$$x' = -2x + y$$

$$y' = x - 2y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} -2 & 1 \\ 1 & -2 \end{bmatrix}$$

β =traço: $-2-2=-4$; α =determinante: $2 \times 2 - 1 \times 1 = 3$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 16 - 12 = 4$

Determinante >0 e traço <0, logo ocorre estabilidade

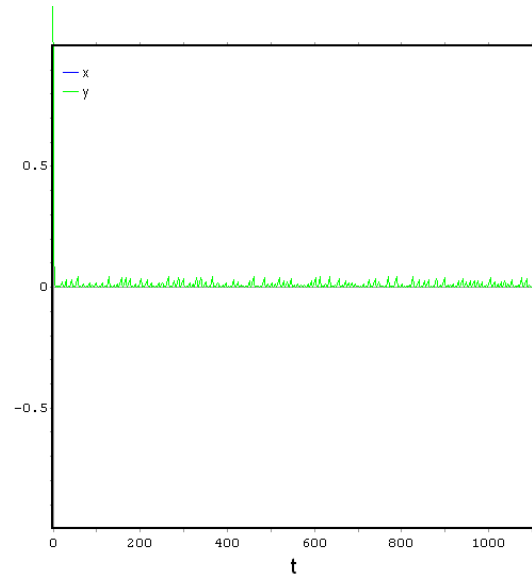
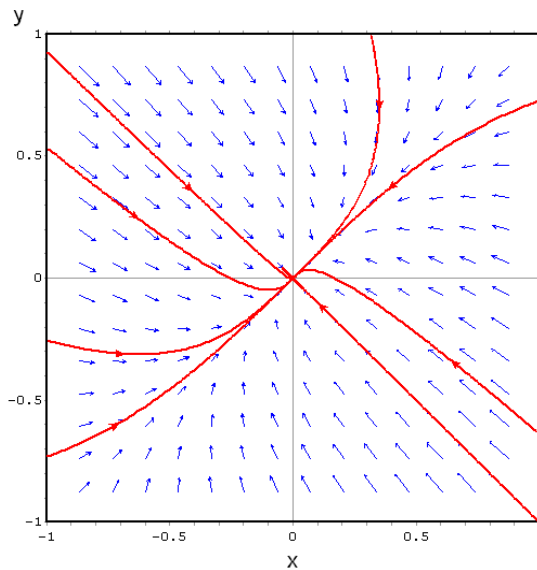
Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 + 4\lambda + 3 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1=-3, \lambda_2=-1$$

14 O Aproveitamento das Populações



I.3 Nó em sela (valores próprios de sinais diferentes)

Sistema

$$x' = -2x - y$$

$$y' = -x + 2y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} -2 & -1 \\ -1 & 2 \end{bmatrix}$$

β =traço: $-2+2=0$; α =determinante: $-2 \times 2 - (-1) \times (-1) = -5$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 0 + 20 = 20$

Determinante < 0 e traço $= 0$, logo não ocorre estabilidade

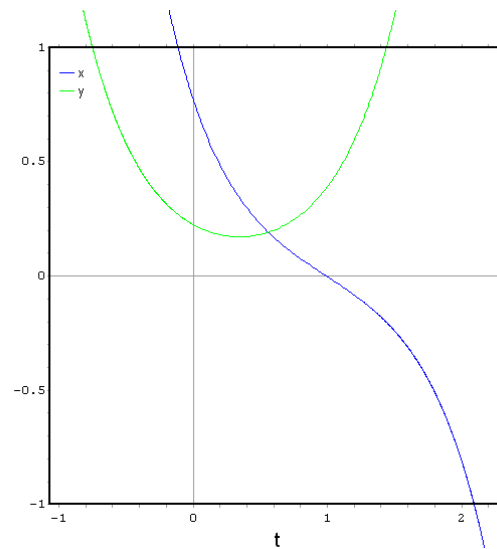
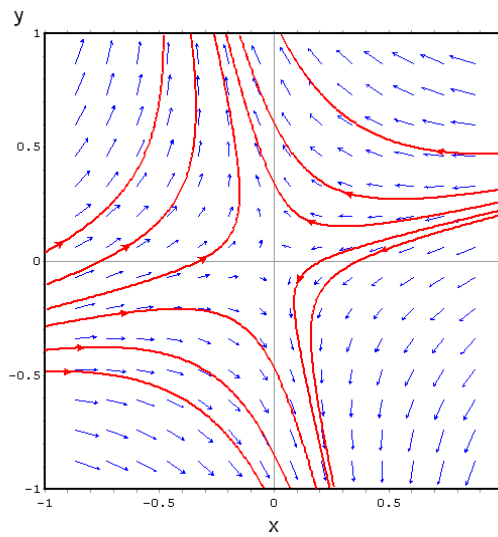
Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 - 5 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1 = -\sqrt{5}, \lambda_2 = \sqrt{5}$$

14 O Aproveitamento das Populações



II Valores próprios complexos

II.1 Variação cíclica ou equilíbrio neutro (parte real igual a zero)

Sistema

$$x' = y$$

$$y' = -x$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -1 & 0 \end{bmatrix}$$

β =traço: $0+0=0$; α =determinante: $0-1 \times (-1)=1$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 0 - 4 = -4$

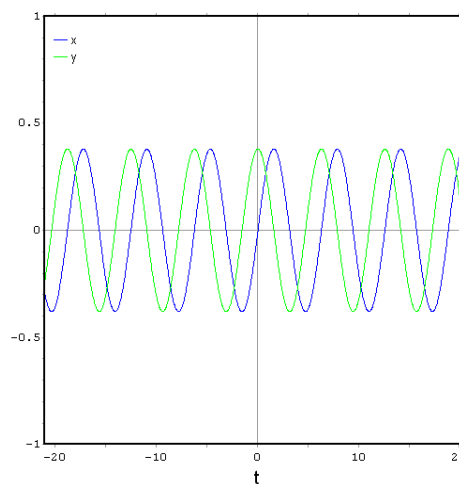
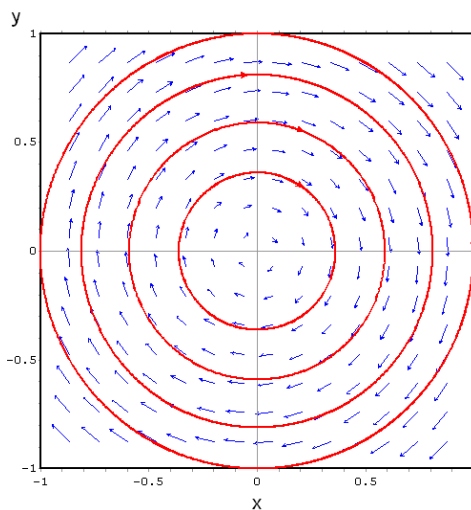
Determinante > 0 e traço $= 0$, logo não ocorre estabilidade

Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 + 1 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1 = -i, \lambda_2 = i$$



14 O Aproveitamento das Populações

II.2 Foco instável ou repulsivo (partes reais positivas)

Sistema

$$x' = 2x - y$$

$$y' = x + 2y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} 2 & -1 \\ 1 & 2 \end{bmatrix}$$

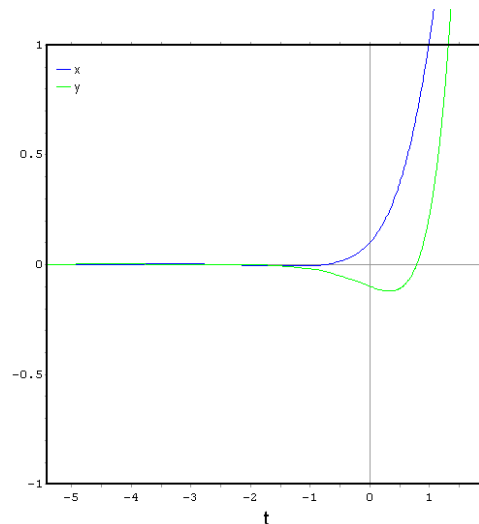
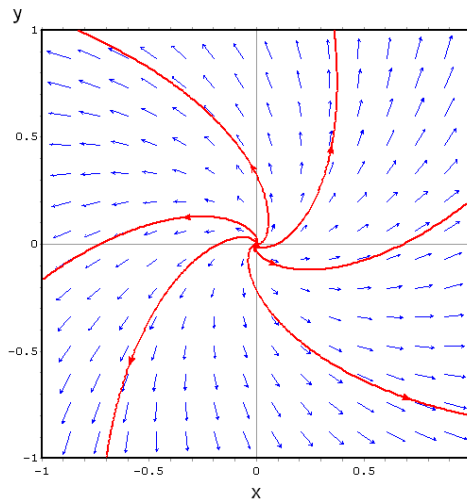
Traço: $2+2=4$; Determinante: $2 \times 2 - (-1) \times 1 = 5$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 0 - 4 = -4$ Determinante e traço > 0 , logo não ocorre estabilidade

Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 - 4\lambda + 5 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1 = 2-i, \lambda_2 = 2+i$$



II.3 Foco estável ou foco atrator (partes reais negativas)

Sistema

$$x' = -2x + y$$

$$y' = -x - 2y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} -2 & 1 \\ -1 & -2 \end{bmatrix}$$

 β =traço: $-2-2=-4$; α =determinante: $-2 \times (-2) - 1 \times (-1) = 5$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 16 - 20 = -4$ Determinante > 0 e traço < 0 , logo ocorre estabilidade

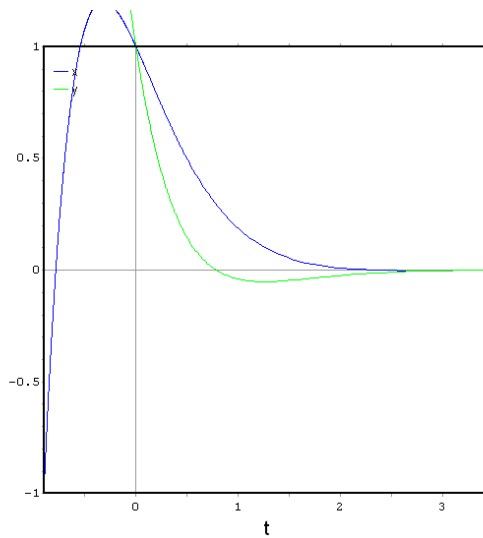
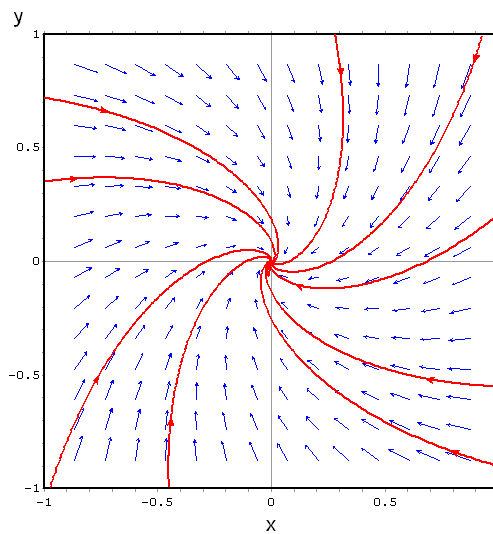
Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 + 4\lambda + 5 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1 = -2-i, \lambda_2 = -2+i$$

14 O Aproveitamento das Populações



III Valores próprios reais iguais ($\lambda_1 = \lambda_2$)

III.1 Nó estável ou foco atrator ($\lambda_1 = \lambda_2 < 0$)

Sistema

$$x' = -x$$

$$y' = -y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix}$$

$\beta = \text{traço}: -1 + (-1) = -2$; $\alpha = \text{determinante } 1 \times 1 - 0 = 1$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 4 - 4 = 0$

Determinante > 0 e traço > 0 , logo ocorre instabilidade

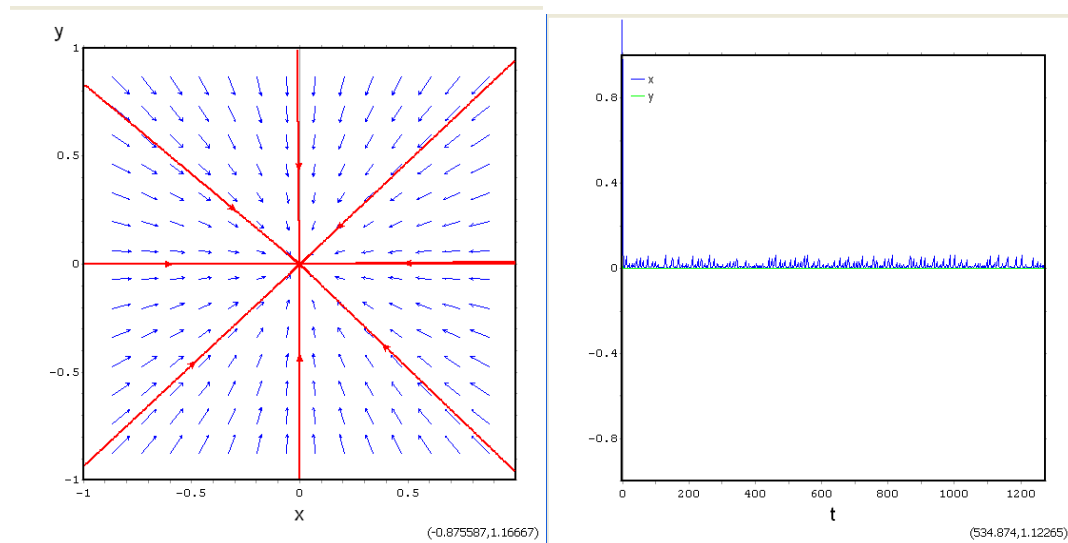
Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 + 2\lambda + 1 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1 = \lambda_2 = -1$$

14 O Aproveitamento das Populações



III.2 Nó instável ou foco repulsivo ($\lambda_1 = \lambda_2 > 0$)

Sistema

$$x' = x$$

$$y' = y$$

Matriz:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

β =traço: $1+1=2$; α =determinante: $1 \times 1 - 0 = 1$; discriminante: $\delta = \beta^2 - 4\alpha = 4 - 4 = 0$

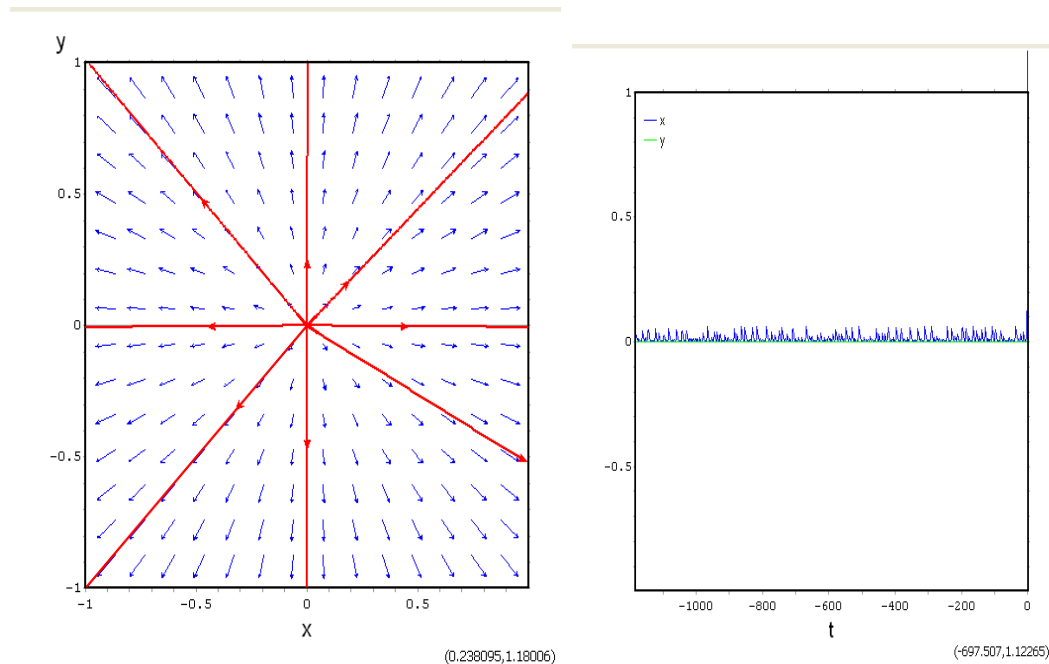
Determinante > 0 e traço > 0 , logo ocorre instabilidade

Equação característica:

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \alpha = \lambda^2 - 2\lambda + 1 = 0$$

Raízes da equação que são os valores próprios da matriz:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{\delta}}{2} \rightarrow \lambda_1 = \lambda_2 = 1$$



14 O Aproveitamento das Populações

A estabilidade dos sistemas de duas espécies pode assim ser resumida no gráfico da figura no espaço do traço, determinante e discriminante.



Podemos apresentar a seguinte compilação sobre a análise feita aos sistemas de dimensão 2, a partir dos valores próprios do jacobiano:

Só valores reais

- **Nó repulsivo (instável)**: Se os dois valores próprios forem reais e positivos, $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$. As trajetórias no espaço de fase saem da origem.
- **Nó atrativo (estável)**: Se os valores próprios forem reais e negativos, $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$. As trajetórias no espaço de fase acabam todas na origem.
- **Ponto de sela (instável)**: Se os valores próprios forem reais, mas com sinais opostos. $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 > 0$ (ou ao contrário). As trajetórias no espaço de fase são hipérbolas com centro na origem.

Raízes complexas ($\lambda = \alpha \pm i\beta$)

- **foco atrativo (estável)**, se α for negativa. As trajetórias de fase são espirais que se aproximam da origem.
- **foco repulsivo (instável)**, se α for positiva. As trajetórias de fase são espirais que saem da origem.
- **centro (estável)**, se α for nula; isto é, se os valores próprios forem imaginários puros. As trajetórias no espaço de fase serão elipses com centro na origem.

Temos agora que esclarecer a estabilidade dos **sistemas não lineares** com mais de duas equações, em que todas as derivadas parciais de segunda ordem de f_i forem contínuas. O teorema de Poincaré-Perron permite-nos caracterizar a sua estabilidade nos seguintes termos:

- Se a parte real de todos os valores próprios do jacobiano são negativas, as soluções convergem para os valores de equilíbrio (assintoticamente estáveis).

14 O Aproveitamento das Populações

- Se qualquer valor próprio tem parte real positiva, o sistema tem solução instável.

Bibliografia usada na elaboração do Apêndice:

Arnold, V. I., 2006. *Ordinary Differential Equations*. Springer-Verlag, Berlin.

Elsoltz, L., 1977. *Ecuaciones Diferenciales y Calculo Variacional*. Editorial Mir, Moscu.

Howard, P., 2009. *Analysis of ODE Models*. Disponível em www.math.tamu.edu/~phoward/M442.html

Lynch, S., 2001. *Dynamical Systems with Application using Maple*. Birkhäuser, Boston.

Pastor, J., 2008. *Mathematical Ecology of Populations and Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, United Kingdom.

15 Conservação das Populações

15.1 Introdução

O impacto do homem na biosfera tem sido destrutivo. A sobre-exploração, a poluição, a destruição, degradação e fragmentação de ecossistemas, a introdução de espécies exóticas em diversos locais têm afetado negativamente a persistência de várias espécies, e continuam a ser uma ameaça crescente à biodiversidade do planeta (e.g., WWF International, 2012). Esta realidade é o estímulo para vários esforços no sentido de recuperar e prevenir danos deste tipo. Neste contexto, a contribuição dos métodos quantitativos é valiosa e indispensável, o que justifica o presente capítulo.

Aqui, vou abordar, a nível iniciático, alguns métodos quantitativos usados no âmbito da conservação de populações. Ocupar-me-ei da **análise da viabilidade das populações** (*population viability analysis* – **PVA**) e depois da aplicação do algoritmo **COMPTO** (caixa 11.1) na escolha de alternativas de ordenamento de recursos naturais.

Antes de prosseguir, lembremos que uma população se extingue porque ocorre uma sucessão de balanços negativos $y_{t+1}-y_t$ (equação (1.3)), até se chegar a $y_{t+1}=0$. Numa população fechada, isto implica a mortalidade ser maior que a natalidade. O crescimento de uma população é o resultado agregado das longevidades e fecundidades dos seus indivíduos, traduzidas nas taxas de mortalidade, natalidade e no seu balanço: a taxa de crescimento. Estas três taxas são geralmente designadas por **taxas vitais**. As espécies extinguem-se porque, por último, as causas de perda de biodiversidade, mencionadas no primeiro parágrafo desta introdução, afetam as taxas vitais de modo a provocar a sequência fatal de balanços negativos $y_{t+1}-y_t$. Nós ocupámo-nos destas taxas nos capítulos 8 e 9. O crescimento das populações é afetado por causas de variação aleatória que designámos por estocacidades demográfica e ambiental. As populações que se extinguem foram conduzidas a um estado de extrema vulnerabilidade relativamente aos fatores que afetam as suas taxas vitais. Abordámos estas estocacidades, o tipo de ruído e a simulação dos seus efeitos sobre a população nas secções 1.3, 6.12, 6.15, 8.11 e 13.4. Esta matéria deve ser revisitada.

Na figura 15.1, em complemento às figuras 1.1 e 1.2, sob a perspetiva da temática deste capítulo, insiro um esquema gráfico dos principais fatores que afetam a persistência de uma população.

Uma rememoração. Se a razão $\lambda_t=y_{t+1}/y_t$ num modelo determinístico é constante, temos um crescimento em progressão geométrica (capítulo 4). Num modelo determinístico, dependente da densidade, a mesma razão é a taxa relativa de crescimento ou taxa de crescimento per capita (equações (5.10) e (6.31)). Em ambos os tipos de modelos, na realidade, esta razão varia estocasticamente. Dispondo de contagens ou censos de uma população real, podemos achar os valores da razão y_{t+1}/y_t e estimar a sua média geométrica obtendo um valor que passamos a designar por λ_G . Se $\lambda_G < 1$ a probabilidade da população se vir a extinguir é elevada; $\lambda_G \approx 1$ é provável que a população se mantenha próxima da estacionaridade; $\lambda_G > 1$ levamos a presumir ser pouco provável que a população se extinga, mas deverá, pelo contrário crescer.

No contexto deste capítulo, recorreremos à estocacidade não só para ter uma representação mais próxima do tipo de variação das populações reais, mas também numa perspetiva mais utilitária. **Através de simulações estocásticas, pretendemos indagar sobre a probabilidade de uma população ter a sua existência em risco.**

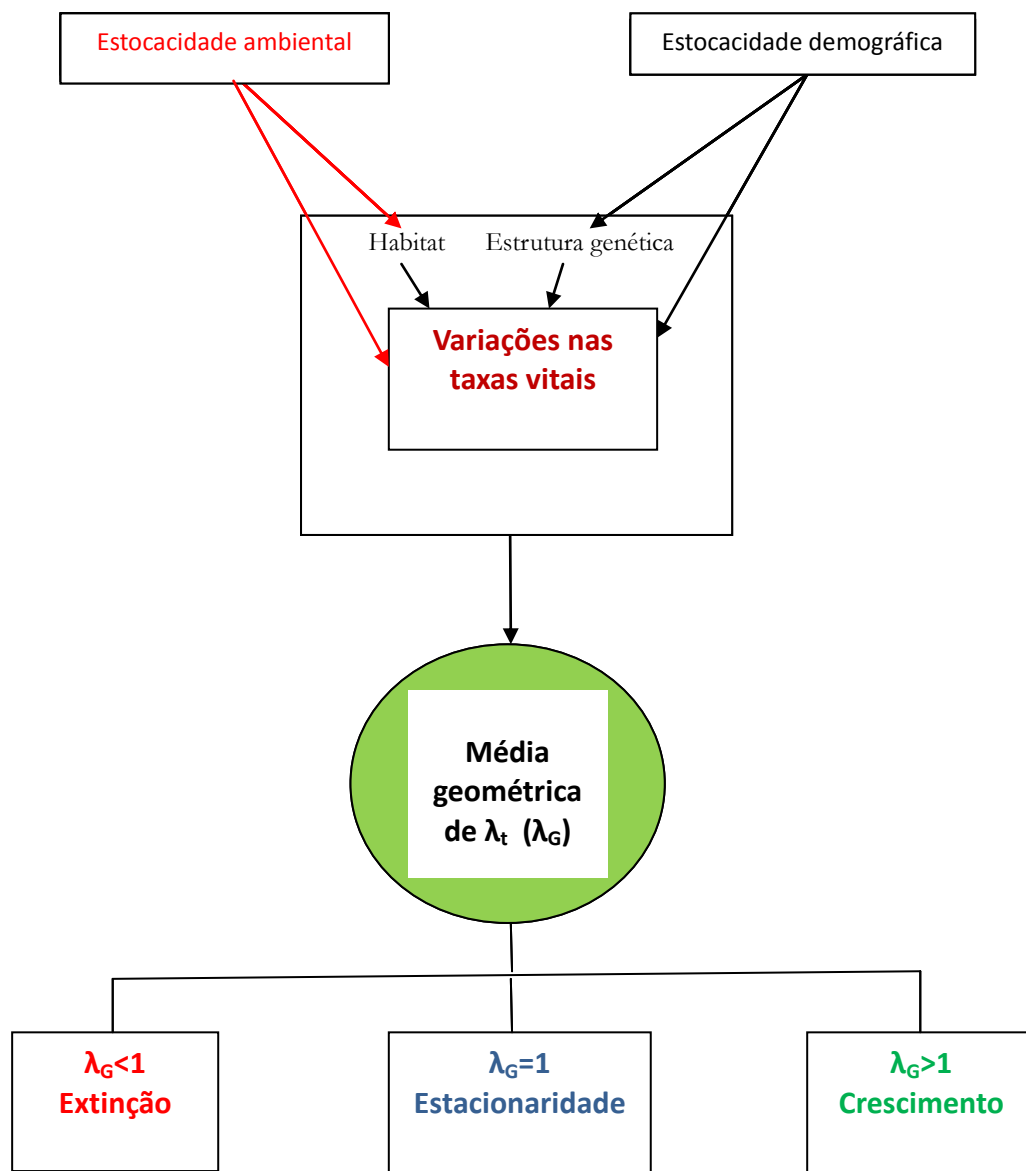


Figura 15.1. Representam gráfica dos principais fatores que afetam a persistência de uma população

15 Conservação das Populações

15.2 Contextuar e Caracterizar a PVA

15.2.1 Contexto

O esforço para enfrentar a perda planetária de biodiversidade levou à emergência da **conservação biológica** (CB; *Conservation Biology*), que adquiriu o estatuto de disciplina académica na segunda metade da década de oitenta, do século passado. É caracterizada por (Bradshaw e Brook, 2010):

- Ser vincadamente **interdisciplinar**, abarcando, nomeadamente, a biologia, ecologia, ciências sociais, da decisão, gestão de recursos biológicos, matemáticas e tem um fundamento latente de natureza ética (porque nos devemos preocupar com a conservação da natureza?)
- Ser predominantemente **prescritiva**. Procura a elaboração de planos de gestão de recursos que garantam a preservação da **biodiversidade** (<http://www.cbd.int/>). O problema do desenho de redes de áreas protegidas ou de conservação (*conservation area net* – CAN) foi o primeiro problema que a CB pode reclamar como da sua exclusiva competência.
- A sua preocupação com a preservação de raras e pequenas populações de espécies em risco de extinção, sujeitas a variações estocásticas, enfatiza a utilidade dos procedimentos analíticos desenvolvidos para lidar com a **incerteza**. Alinham-se aqui o cálculo das probabilidades, e técnicas de avaliação do risco, aplicadas em contexto biológico, senso lato. **É este o nicho onde se insere a PVA.** Aqui, a questão fulcral é a **avaliação quantitativa de estimativas do risco de extinção de uma população ou de atingir um tamanho mínimo crítico considerado extremamente preocupante (quase extinção), num futuro e definido horizonte temporal.**
- Revelar como principais áreas de teorização (Sarkar, 2009).
 - O estabelecimento de prioridades de conservação, face aos casos críticos identificados (e.g., Moilanen, Wilson e Possingham, 2009)
 - A escolha de indicadores (*surrogates*) que permitam aferir e monitorizar futuramente a biodiversidade
 - Aferição da vulnerabilidade das áreas de conservação.
 - A conciliação de valores intangíveis com interesses sociais e económicos

Existem duas principais revistas dedicadas à CB. Uma com publicação iniciada em 1968, europeia, intitulada *Biological Conservation*. O primeiro número da *Conservation Biology* viu a luz do dia em 1987, nos E.U.A. Os especialistas desta área congregam-se na *Society for Conservation Biology* (<http://www.conbio.org/>).

15.2.2 A Análise da Viabilidade

Como é impossível caracterizar o risco de extinção de uma espécie só com descrições da sua história de vida e auto-ecologia, **a PVA é tida como um pilar indispensável da CB** (e.g., Lande,

15 Conservação das Populações

Engen e Sæther, 2003:104) e tem vindo a ser crescentemente utilizada para este efeito, nas duas últimas décadas, apoiada em software específico, como o gratuito e de boa qualidade **Vortex** (Lacy, Borbat e Pollak, 2005), **que não deve ser aplicado acriticamente**. Os modelos e pressupostos assumidos no software devem ser analisados e avaliar a sua adequação à situação com que se está a lidar. A plethora de alternativas de simulação que o software oferece não deve levar à tentação de a aproveitar, sem nos certificarmos de que dispomos de dados de qualidade aceitável, para o efeito. A não observância destas duas preocupações pode levar à obtenção de resultados enganadores, o que pode vir a revelar-se ser pior que não dispor de nenhuns.

Fundamentalmente, na análise da viabilidade de populações, cria-se um modelo da dinâmica da população, o mais realista possível, **na perspetiva da utilização da análise**. Além dos **atributos biológicos** das populações (e.g., processo de nascimentos e mortes, depressão endogâmica) consideram-se os efeitos de **fatores externos** que afetem a sobrevivência da população (e.g., estrutura espacial, variações de parâmetros climáticos, ocorrência de catástrofes e de anos extremamente favoráveis, destruição do habitat, caça) as suas probabilidades estimadas de ocorrência ou taxas de incidência. Alguns destes fatores são sintetizados nas **variâncias demográfica e ambiental**. Colhidos os dados e estabelecido o modelo, aplica-se a técnica de **Monte Carlo**, projetando a dinâmica da população para o futuro, geralmente algumas dezenas de anos ou outra unidade de tempo. O modelo é corrido milhares de vezes e regista-se a **frequência** com que determinados resultados ocorrem, no grupo das simulações efetuadas. Das frequências registadas obtêm-se assim uma estimativa do **métrica** ou **critério** utilizado para avaliar a viabilidade da população. Estas métricas serão abordadas adiante.

Para além do já mencionado (avaliar o risco de extinção de uma população), o campo de aplicação da PVA é diversificado, sendo usada na (Morris e Doak, 2002:2-8, para mais detalhes):

- Avaliação de alternativas de exploração de uma população.
- Avaliação do tamanho viável da sua meta-população, sob a perspetiva de evitar a extinção regional de uma população.
- Comparação o risco de extinção de duas populações diferentes.
- Análise e síntese de informação proveniente da monitorização de uma população.
- Identificação das fases de vida de maior risco, de uma população, e por isso a requererem mais atenção do gestor.
- Avaliação do tamanho de uma área de proteção para uma população.
- Avaliação do número mínimo de indivíduos capaz de garantir o sucesso de uma ação de repovoamento ou introdução de uma espécie.
- Planeamento da paisagem sob a perspetiva da conservação.

Um texto de qualidade sobre a PVA é Morris e Doak (2002), que nos serve de referência matriz neste capítulo. Outro texto abrangente que obteve boas recensões, igualmente muito citado, é a compilação efetuada por Beissinger e McCullough (2002). Um texto introdutório recomendável é Morris *et al.*, (1999).

A difusão do uso da PVA tem estimulado a investigação na áreas da modelação estocástica de populações e na da identificação e quantificação dos fatores que põem as suas existências em risco.

Os **tipos de PVA** que se realizam são condicionados pela natureza da informação disponível:

- Se só dispomos de **contagens ou censos** do número de indivíduos somos coagidos a confiar-nos a um tipo de PVA que só tem em conta a estocacidade ambiental – o que é menos interessante quando se tratam de populações pequenas, raras, em risco, onde a estocaci-

15 Conservação das Populações

dade demográfica é importante. A PVA em menção, recorrem ao modelo da **difusão** para modelar a dinâmica estocástica da população e estimar o seu risco de extinção. O modelo da difusão tem ampla aplicação em várias ciências, incluindo a genética e ecologia.

- A partir da existência de dados sobre os atributos demográficos da população (e.g., sobrevivência, fecundidade, crescimento, dispersão), da sua estruturação, matriz de Leslie é possível estabelecer PVA do tipo **demográfico**.
- Se tivermos informação com uma estrutura espacial, temos as PVA do tipo **múltiplos locais**.
- A evidência crescente disponível sustenta admitir-se que um fator importante de extinção pode ser a **degradação ou degenerescência genética** de uma pequena população. Uma população é considerada geneticamente viável, se o seu tamanho é suficiente para (a) evitar a depressão endogâmica causada pela redução da adaptação devido a receção de alelos prejudiciais, por descendentes; (b) reduzir a fixação ou acumulação de mutações indesejáveis; (c) e manter a capacidade de futura evolução, em resposta a mudanças do meio. É na estimativa do tamanho mínimo que uma população deve ter para ser viável (**população mínima viável**) que encontramos a mais difundida aplicação da genética na avaliação do risco. Estivemos a mencionar as PVA com vertente **genética**.

15.2.3 As Métricas da Extinção

O tamanho da população. Possivelmente, o mais imediato aferidor do estado de uma população é o seu tamanho, comparado com um valor de referência que permita interpretá-lo sob a perspectiva do atual estado da população e da sua futura persistência. Dois exemplos:

- Nos E. U. A., a legislação que protege os mamíferos marinhos considera uma população esgotada (*depleted*) e a carecer de proteção se não alcança 60% da sua capacidade de sustentação.
- A União Internacional da Conservação da Natureza (IUCN) tem um sistema complexo, para poder ser aplicado sem informação muito aprofundada, para classificar uma espécie quanto ao seu risco de extinção – a célebre **lista vermelha** (<http://www.iucnredlist.org>) – conhecidos o seu tamanho, a sua variação num período de tempo recente, e outros atributos conexos ao tamanho.

A taxa de crescimento. A taxa de crescimento ($\lambda_t = N_{t+1}/N_t$) é um aferidor fácil de obter, simples, que goza de muita aceitação e é defendido por muitos como o melhor. Já ilustrámos, na figura 4.1, como se relaciona a dinâmica da população com o valor de λ_t e anotámos na subsecção 4.2.2 que **o seu valor médio deve ser estimado pela média geométrica**. Dispondo-se de uma série de valores de λ , de uma população real, se a sua média geométrica λ_G for inferior a 1, é previsível que acabe por se extinguir. Por outro lado, é expetável que quanto maior for λ_G , menor será o risco da população se extinguir.

É sempre conveniente estimar λ_G , que pode ser obtido com séries temporais curtas. Se λ_G é ligeiramente inferior a 1, a extinção poderá só ocorrer num futuro superior a cem anos, e se considerarmos uma análise do risco de extinção nos próximos 100 anos, usando uma métrica da PVA, ela não deteta a mais longínqua extinção. Uma situação destas para as fêmeas das baleias do Atlântico é mencionada em Caswell, Fujiwara e Brault (1999). Apresentam $\lambda_G = 0.976$ e a sua extinção deverá ocorrer no prazo de 300 anos, se nada for feito para alterar o valor de λ_G para maior do que 1.

As métricas da PVA. Para tornar possível discernir um nível de probabilidade para a população atingir **um tamanho mínimo crítico** (quase extinção) em períodos de tempo futuros, estabelece-

15 Conservação das Populações

se a função da probabilidade acumulada (FPA), recorrendo a séries de simulações estocásticas, com o modelo da população que for estabelecido para este fim. Esta métrica é tida como provavelmente a mais útil por Morris e Doak (2002:64). O gráfico da função da distribuição da probabilidade (FDP) também deve ser feito e escrutinado, com o propósito de detetar o padrão da variação do risco de extinção. Não existe um valor standardizado e consensual para o tamanho mínimo crítico (N_e) que deve ser utilizado. O valor depende das condições da população a estudar e considerações genéticas levam a valores mais altos.

As métricas recomendadas são (Morris e Doak, 2002:46):

- A probabilidade de extinção numa precisa e futura data
- A probabilidade de a população se poder extinguir
- A mediana do tempo para a extinção

Adiante, ilustraremos este procedimento, ao desenvolver a PVA para dados da já conhecida população de fêmeas do urso cinzento (*Ursus arctos*), do Parque Nacional de Yellowstone, nos E.U.A..

15.3 Estimar a Estocacidade que Afeta uma População

Anteriormente, já apresentámos simulações estocásticas de populações. Como não estávamos a tratar de nenhuma população em particular, arbitrámos o nível de estocacidade que afetava a população. Certamente que ao realizar-se uma PVA, temos que introduzir a estocacidade que a população na realidade evidência, senão a PVA não merece crédito. Temos pois que ter uma medida da incerteza real que afeta a dinâmica da população. Esta incerteza é introduzida nos modelos através de estimativas da variância demográfica e variância ambiental. Quanto maiores estas forem maior é o risco de eventual extinção da população.

As PVA demográficas podem ser realizadas a partir da matriz de Leslie, que é uma forma agregada de traduzir os efeitos de atributos ou taxas vitais da população na sua dinâmica, ou utilizado as próprias taxas vitais, nomeadamente as da fertilidade e da sobrevivência (capítulos 8 e 9). Para estimar as variâncias destes atributos, apresento um método simples, não enviesado, proposto por Akçakaya (2002).

Akçakaya (2002) propõe a seguinte equação para obter uma estimativa ponderada da variância demográfica da sobrevivência:

$$\sigma_d^2 = \frac{\sum_{t=1}^n p_t(1-p_t)}{\sum_{t=1}^n N_t} \quad (15.1)$$

em que p_t é a taxa de sobrevivência no ano t e N_t é o número de indivíduos no início do intervalo t .

Depois, temos de obter a sobrevivência média ponderada, e a partir dela obter a variância total.

Esta variância demográfica é subtraída da total para obter a variância ambiental.

Akçakaya usa os dados de Stacey e Taper (1992) relativos a uma espécie americana de pica-pau (*Melanerpes formicivorus*), para ilustrar a aplicação do método que propõe. Durante dez anos, estes autores estiram a sobrevivência anual de pica-paus juvenis e adultos, no Sudoeste americano.

Na caixa 15.1, introduzo uma listagem que aplica o método de Akçakaya aos mesmos dados. Obtivemos resultados iguais aos estabelecidos pelo autor do método (Akçakaya,

15 Conservação das Populações

2002:Table 3).

A saída do programa é a seguinte:

***** JUVENIS *****

!Variância total média= 0.0189692 limite inferior= 0.0086546 limite superior 0.0696205 !

!Variância demográfica média= 0.0060811 limite inferior= 0.0027745 limite superior 0.0223189 !

!Variância ambiental média= 0.0128881 limite inferior= 0.0058801 limite superior 0.0473017 !

***** ADULTOS *****

!Variância total média= 0.0111278 limite inferior= 0.0050770 limite superior 0.0408411 !

!Variância demográfica média= 0.0052724 limite inferior= 0.0024055 limite superior 0.0193506 !

!Variância ambiental média= 0.0058554 limite inferior= 0.0026715 limite superior 0.0214905 !

O leitor mais interessado deverá consultar o artigo de Akçakaya que está disponível na internet.

É importante anotar que além destas duas causas de variação (estocacidades ambiental e demográfica) os erros nas contagens e noutras medições são também uma causa de variação dos censos efetuados. Os erros de medição podem ser responsáveis por mais de 50% da variação revelada pelas contagens (Dennis *et al.*, 2006). Nas situações de PVA que vamos descrever, ignoramos os erros das contagens Os erros de amostragem afetam a previsibilidade das PVA feitas. Como são mais um fator a aumentar a variância dos dados o seu efeito é as PVA feitas, sem os eliminar, **sobrestimarem o risco de extinção**. Sobre os métodos para lidar com os erros de amostragem ver, por exemplo, Morris e Doak (2002: capítulos 5 e 8), Dennis *et al.* (2006). Encontram-se disponíveis em <https://fishbox.nwfsc.noaa.gov/user/e2holmes/PVA>, uma série de módulos, em linguagem MATLAB (que Scilab converte no seu código), para extrair, de uma série temporal de dados, os parâmetros para realizar uma PVA. Adiante, introduzirei a utilização da biblioteca **MARSS** (Holmes, Ward e Wills, 2012, 2013), do R, que tem uma função capaz de separar os erros da variância ambiental, dos erros das medições, estimar as respetivas variâncias e estimar os tamanhos da população expurgadas de erros de medição, recorrendo a procedimentos de estatística avançada.

Sobre as modalidades possíveis de elaborar uma PVA escrevem-se livros de centenas de páginas. Inevitavelmente, neste capítulo, seremos muito mais sóbrios e concentrar-nos-emos nas situações mais simples. Assim, só serão explanadas PVA a partir de duas situações de dados:

- Contagens ou censos
- Populações estruturadas

15 Conservação das Populações

Caixa 15.1. Listagem em Scilab para calcular as variâncias total, demográfica e ambiental da sobrevivência

```

//Akçakay, H. R., 2002.
//Estimating the variance of survival rates and fecundity
//Animal Conservation, 333-336.

//Dados de Peter B. Stacey e Mark Taper, 1992.
//Environmental variation and the persistence of small population.
//Ecological Applications, 2(1):18-29.
// rate year start surv
//1 juv 75 59 33
//2 juv 76 22 14
//3 juv 77 43 13
//4 juv 78 42 17
//5 juv 79 1 0
//6 juv 80 48 18
//7 juv 81 39 7
//8 juv 82 8 2
//9 juv 83 25 11
clear
//*****juvenis
Njuv=[59 22 43 42 1 48 39 8 25];
survjuv=[33 14 13 17 0 18 7 2 11];
pijuv=survjuv./Njuv;
dif=ones(1,9)-pijuv;
//variância demográfica ponderada
demovar=sum(pijuv.*dif)/sum(Njuv);
//sobrevivência média ponderada
survmed=sum(survjuv)/sum(Njuv);
//variância total de sobrevivência(peso=0.01897)
wm=survmed*ones(1,9);
totalvar = sum(Njuv. * (pijuv - wm)^2)/sum(Njuv);
//obter a variância ambiental subtraindo a demográfica à total
envvar=totalvar-demovar;

//intervalo com 95% de probabilidade de conter a variância
[X]=cdfchi("X",8,0.975,0.025);
A=X;
infj=8*[totalvar demovar envvar]/A;
[X]=cdfchi("X",8,0.025,0.975);
B=X;
supj=8*[totalvar demovar envvar]/B;
disp(' ***** JUVENIS *****')
disp(['Variância total média=',+string(totalvar),'limite inferior=',+string(infj(1)),'limite superior',+string(supj(1))])
disp(['Variância demográfica média=',+string(demovar),'limite inferior=',+string(infj(2)),'limite superior',+string(supj(2)) ])
disp(['Variância ambiental média=',+string(envvar),',limite inferior=',+string(infj(3)),'limite superior',+string(supj(3))])

```

15 Conservação das Populações

Caixa 15.1. Conclusão

```
//*****adultos

//10 adult  75  46  24
//11 adult  76  46  31
//12 adult  77  40  28
//13 adult  78  51  19
//14 adult  79  52  28
//15 adult  80  32  22
//16 adult  81  46  30
//17 adult  82  49  24
//18 adult  83  35  21

Nad=[46 46 40 51 52 32 46 49 35];
survad=[24 31 28 19 28 22 30 24 21];
piad=survad./Nad;
difa=ones(1,9)-piad;
//variância demográfica ponderada
demovara=sum(piad.*difa)/sum(Nad);
//sobrevivência média ponderada
survmeda=sum(survad)/sum(Nad);
//variância total de sobrevivência(peso=0.01897)
wma=survmeda*ones(1,9);
totalvara = sum(Nad. * (piad - wma)^2)/sum(Nad);
//obter a variância ambiental subtraindo a demográfica à total
envvara=totalvara-demovara;

//intervalo com 95% de probabilidade de conter a variância
infa=8*[totalvara demovara envvara]/A;
supa=8*[totalvara demovara envvara]/B;

disp('          ***** ADULTOS *****')
disp(['Variância total média=',+string(totalvara),'limite inferior=',+string(infa(1)),'limite superior',+string(supa(1))])
disp(['Variância demográfica média=',+string(demovara),'limite inferior=',+string(infa(2)),'limite superior',+string(supa(2)) ])
disp(['Variância ambiental média=',+string(envvara),',limite inferior=',+string(infa(3)),'limite superior',+string(supa(3))])
```

15.4 PVA a Partir de Dados de Contagens

Nesta secção, vamos apresentar dois procedimentos para estabelecer uma PVA, a partir de dados de contagens anuais dos indivíduos de uma população. O primeiro é de aplicação limitada, pois assenta em pressupostos muito restritivos quanto às características da dinâmica da população. O segundo é de aplicação mais geral e permite utilizar dados onde o procedimento anterior não é aplicável. A notação adotada é a exibida em Morris e Doak (2002).

15.4.1 O Modelo de Difusão

Se uma série de dados anuais da contagem de uma população satisfazem as seguinte condições:

- A variação verificada das taxas de crescimento anuais ($\lambda_t = N_{t+1}/N_t$) existe de facto e não é só devido a erros de mediação;
- A taxa de crescimento da população é independente da densidade (capítulo 4);

15 Conservação das Populações

- A estocacidade demográfica não afeta a população e por isso só a estocacidade ambiental é atuante;
- A média da taxa de crescimento da população (λ_G) e a sua variância mantêm-se constantes;
- A taxa de crescimento de um ano é independente do valor do ano anterior, o que implica as condições ambientais anuais serem também independentes umas das outras;
- A variação das condições ambientais não inclui a ocorrência de situações extremas (anos excepcionalmente favoráveis ou catastróficos, como a ocorrência de inundações ou fogos),

é possível aplicar a uma dinâmica caracterizada por $\mu = \ln(\lambda_G)$ e $\sigma^2 = \text{variância de } \mu$ um modelo (**estocástico**) de difusão (Lande e Orzack, 1988; Dennis, Munholland e Scott, 1991) do tipo **movimento browniano**, dadas as constâncias assumidas de μ e σ^2 .

Antes de avançarmos com o procedimento da PVA, convém caracterizarmos sumariamente o modelo de difusão em que se baseia, para o que recorro predominantemente ao capítulo 15 de Otto e Day (2007). O conceito básico dos modelos de difusão é o das variáveis se **dispersarem ou se difundirem** a partir do seu valor ou local iniciais (ver figura 15.2). Num modelo de difusão, as alterações das variáveis são contínuas e ocorrem em quantidades pequenas durante pequenos períodos de tempo. Neste modelo, μ designa-se por **deriva** (*drift*) e representa a alteração esperada ou média, por unidade de tempo. A designação **coeficiente de difusão** é atribuída a σ^2 que expressa a variância dos valores da variável na unidade de tempo. Uma das situações de difusão com que estamos mais familiarizados é a pluma de fumo que se dispersa a partir da boca de uma chaminé. O aumento do diâmetro da pluma de fumo é condicionado por σ^2 e a concentração do poluente a partir da boca da chaminé por μ . Existem outros modelos de difusão em que a deriva e o coeficiente de difusão não são constantes. Por exemplo, se a deriva for igual à equação (6.31) temos um modelo de difusão gompertziana.

Para o processo de difusão em menção (browniano), vamos introduzir alguns conceitos e expressões relevantes, que adaptamos à situação da variável ser o número de indivíduos.

No instante t , a população média é μt e a variância $\sigma^2 t$ (figura 15.3).

Sobre a dinâmica da população, temos três situações que se podem descrever assim:

- $\lambda_G < 1 \rightarrow \mu < 0$ e a população está votada à **extinção**.
- $\lambda_G = 1 \rightarrow \mu = 0$ e a população mantém-se **estacionária**.
- $\lambda_G > 1 \rightarrow \mu > 0$ e a população cresce e **persiste**.

Devemo-nos lembrar que o modelo é estocástico, e uma qualquer população, na realidade, pode ter um tamanho cujo logaritmo de λ_G tem a distribuição normal de média μ e variância σ^2 . Subjacente a esta asserção, **está a necessidade do tamanho da população ter uma distribuição lognormal, um dos pressupostos que evocamos para adotar o modelo de Gompertz (secção 6.2).**

Na figura 15.2, insiro, para cada uma das três situações caracterizadas, um grupo de dez realizações de um modelo de difusão browniana, recorrendo à biblioteca **Sim.DiffProc** do R. Neste software, a variável N é substituída por X .

15 Conservação das Populações

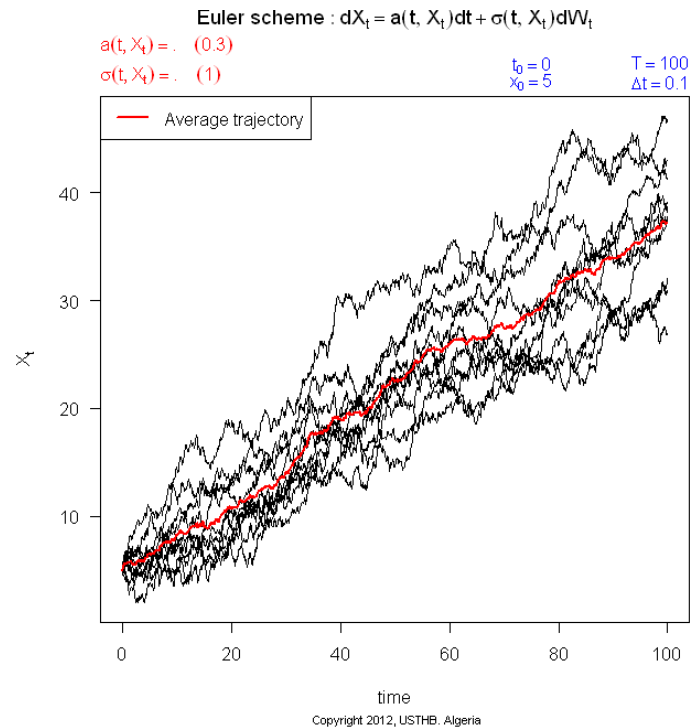


Figura 15.2a. Dez realizações de um modelo browniano do crescimento de uma população, do instante zero até à unidade de tempo 100. $X_0=5$, $t_0=0$, $\mu=0,3$ e $\sigma^2=1$. Como $\mu>0$, as populações crescem. A trajetória média, do grupo, é a linha a vermelho

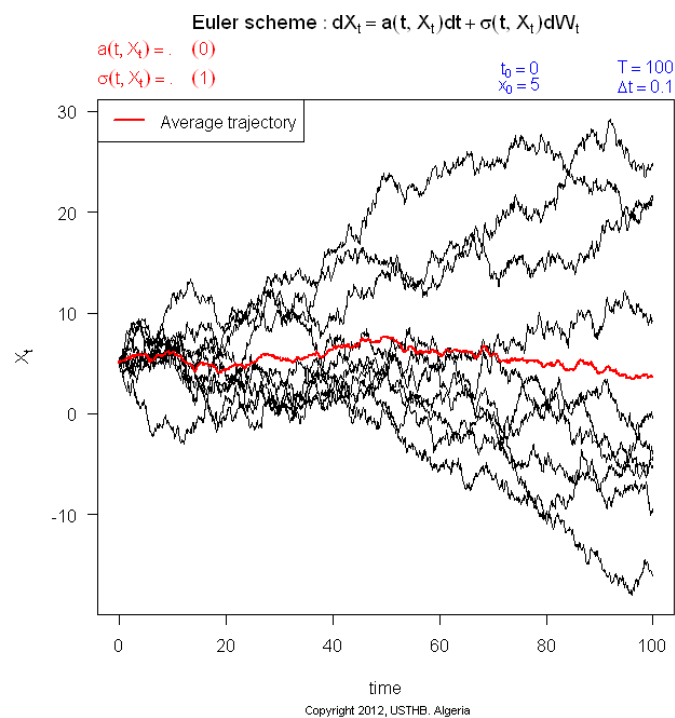


Figura 15.2b. Dez realizações de um modelo browniano do crescimento de uma população, do instante zero até à unidade de tempo 100. $X_0=5$, $t_0=0$, $\mu=0$ e $\sigma^2=1$. Como $\mu=0$, as populações revelam estacionaridade. A trajetória

média, do grupo, é a linha a vermelho

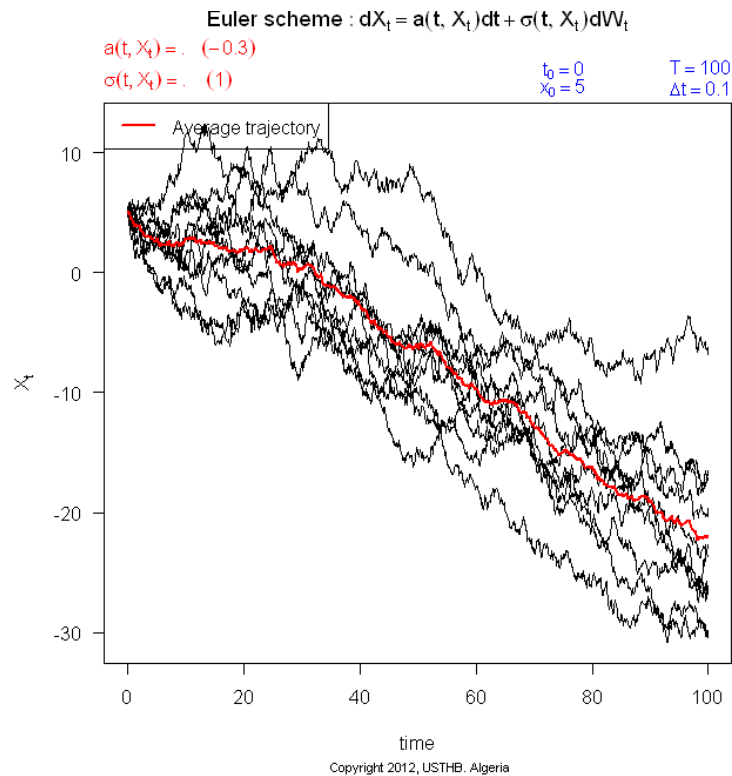


Figura 15.2c. Dez realizações de um modelo browniano do crescimento de uma população, do instante zero até à unidade de tempo 100. $X_0=5$, $t_0=0$, $\mu=-0,3$ e $\sigma^2=1$. Como $\mu<0$, as populações decrescem. A trajetória média, do grupo, é a linha a vermelho

Vamos caracterizar a estocacidade das trajetórias das populações. Sendo constantes a deriva e a difusão, a densidade da probabilidade do tamanho da população no instante t (Otto e Day, 2007: equação (15.15)) dados o tempo e tamanho iniciais N_0 , t_0 é estimada por:

$$\phi(N, t | N_0, t_0) = A e^{-B/C} \quad (15.2)$$

em que $A=1/(2\pi(t-t_0)\sigma^2)^{1/2}$, $B=(N-(N_0+(t-t_0)\mu))^2$ e $C=2(t-t_0)\mu^2$.

Utilizámos a equação (15.2) para construir o gráfico da figura 15.3. Com o avançar do tempo, a possibilidade da população assumir tamanhos tanto muito maiores como muito mais pequenos que o inicial vai-se ampliando e a ocorrência de tamanhos inferiores ao tamanho crítico N_e passa a ser possível de ocorrer, como se ilustra na figura 15.4.

15 Conservação das Populações

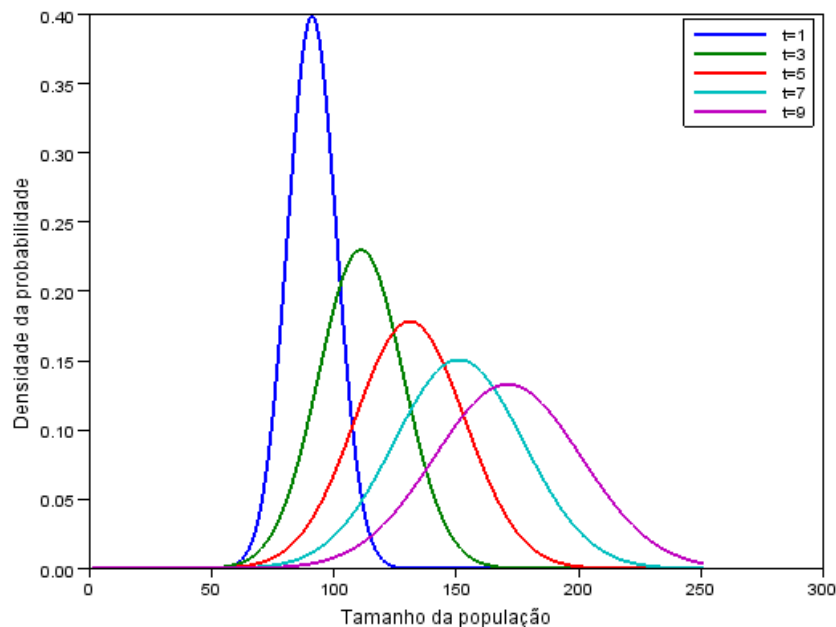


Figura 15.3. Difusão no tempo e browniana do logaritmo do tamanho de uma população. Em $t=0$ ocorre $N_0=3$. Os parâmetros utilizados foram $\mu=1$ e $\sigma^2=1$. A densidade da probabilidade do logaritmo do tamanho das população torna-se normalmente distribuída com uma amplitude que cresce com a raiz quadrada do tempo. Foi utilizada a equação 15.2

Num processo de difusão browniano, a função da densidade da probabilidade de se atingir o limite N_x de quase extinção, é dado pela distribuição gaussiana inversa. Assim, a probabilidade g no instante t , dados μ, σ^2, d é estimada por:

$$g(t|\mu, \sigma^2, d) = \frac{d}{\sqrt{2\pi\sigma^2 t^3}} \exp\left(-\frac{(d+\mu t)^2}{2\sigma^2 t}\right) \quad (15.3)$$

em que $d=\ln(N_a/N_x)$, sendo N_a o tamanho atual da população. Esta equação dá-nos a probabilidade da quase extinção ocorrer num pequeno intervalo de tempo.

Na figura 15.5 exibiu distribuições gaussianas inversas obtidas com a equação (15.3). O tempo mais provável em que se atinge o tamanho N_x está associado ao máximo da probabilidade ('pico da curva'). A figura permite verificar:

- Quanto maior é σ^2 (gráfico inferior) mais para a esquerda fica o máximo, o que corresponde a ocorrências mais cedo de quase extinção
- Para uma dada variância, quanto menor é μ , maior é o valor da probabilidade máxima e mais cedo ela ocorre

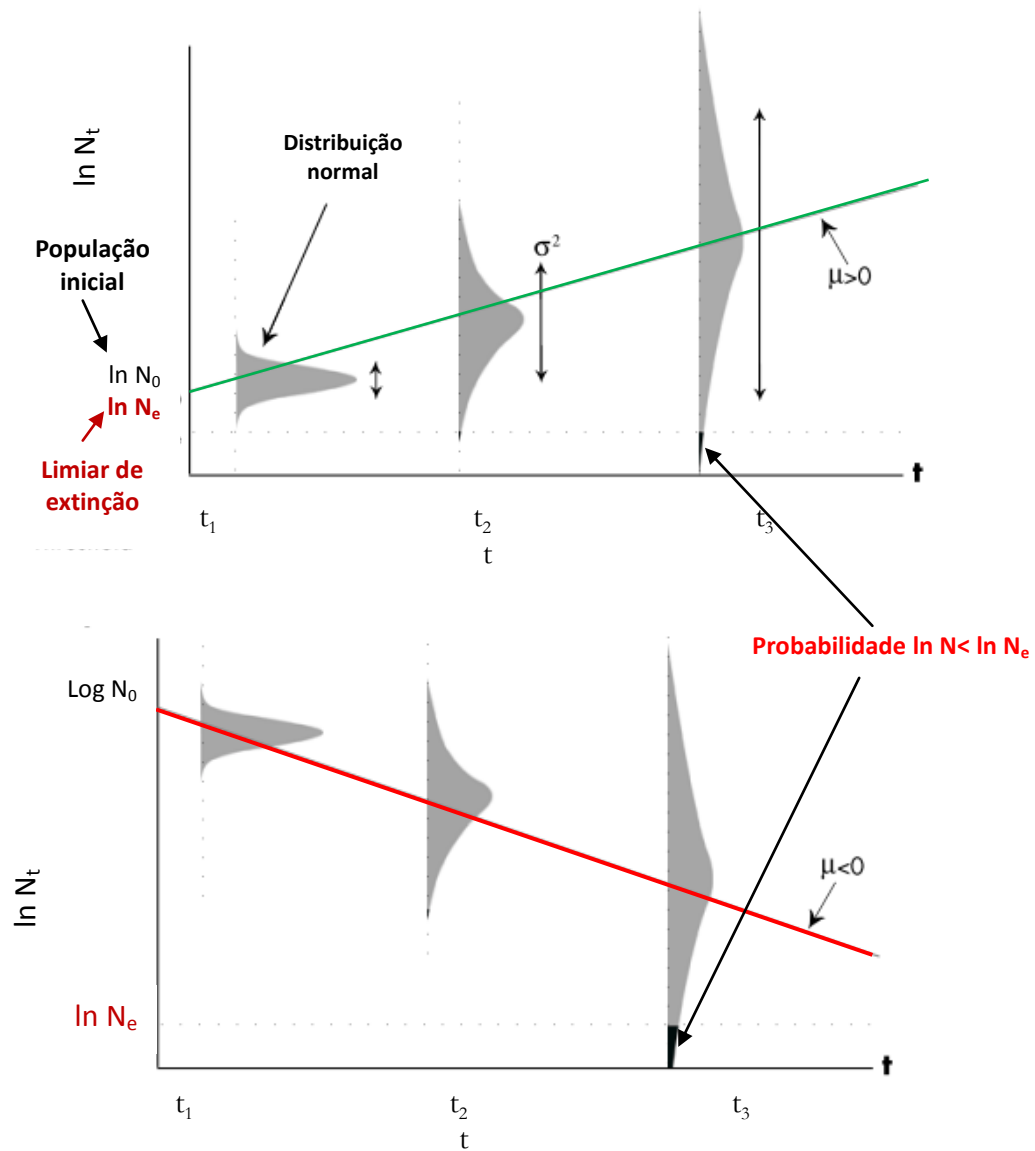


Figura 15.4. Distribuições normais assumidas pelo logaritmo do tamanho da população. Assinala-se a probabilidade de $N < N_e$. Adaptado de Morris, W. *et al.* (1999)

15 Conservação das Populações

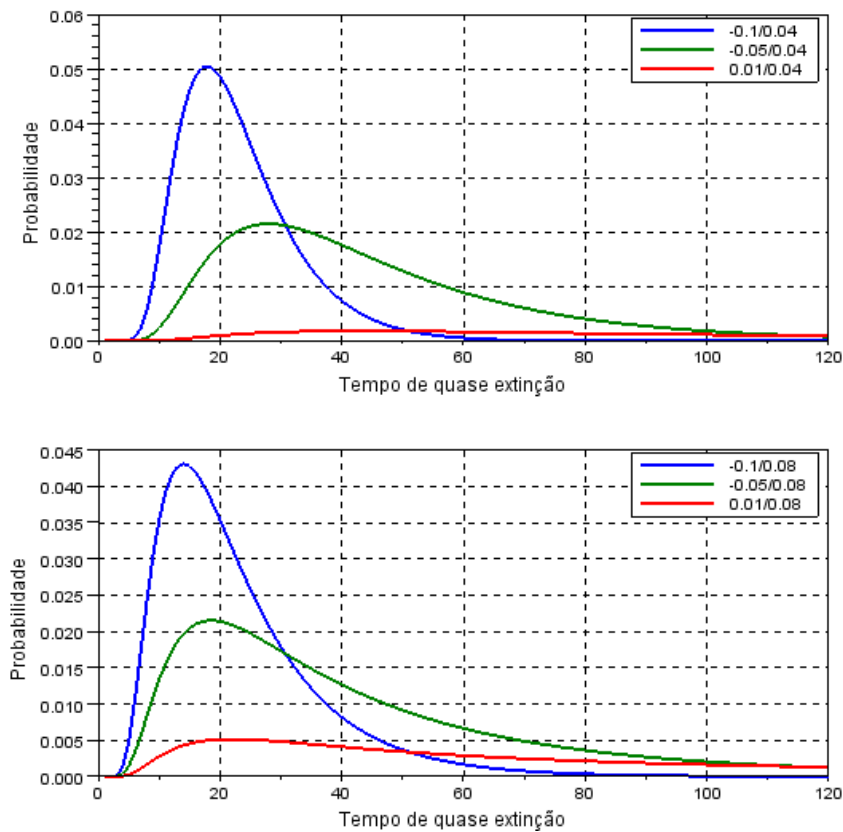


Figura 15.5. Gráficos da distribuição gaussiana inversa obtidos com a equação (15.3). O gráfico superior agrupa três situações em que σ^2 é igual a 0,04 e no inferior inserem-se curvas de $\sigma^2=0,08$

O integral da equação (15.3) de $t=0$ a $t=T$, dá-nos a probabilidade de N_x ser atingido (quase extinção) em qualquer instante do período de 0 a T . **Obtivemos a função de probabilidade acumulada (FPA) G do tempo de quase extinção**, que se escreve:

$$G(T|\mu, \sigma^2, d) = \Phi\left(\frac{-d-\mu T}{\sqrt{\sigma^2 T}}\right) + \exp\left(\frac{2\mu d}{\sigma^2}\right)\Phi\left(\frac{-d+\mu T}{\sqrt{\sigma^2 T}}\right) \quad (15.4)$$

em que $\phi(z)$ agora é a FPA da variável normal padrão (média zero e variância 1), cuja tabela de valores é exibida na maioria dos livros de cálculo de probabilidades.

Na figura 15.6, ilustramos resultados obtidos com a aplicação da equação (15.4). Verifica-se o seguinte:

- A probabilidade de se atingir o nível de quase extinção aumenta com a dilatação do tempo futuro (maiores valores de T);
- A probabilidade de extinção associada a valores positivos de μ cresce lentamente com o tempo e nunca atinge 1;
- Maiores valores de σ^2 aumentam o risco de extinção;
- Valores vincadamente negativos de μ aceleram o crescimento da probabilidade de extinção que se aproxima de 1;

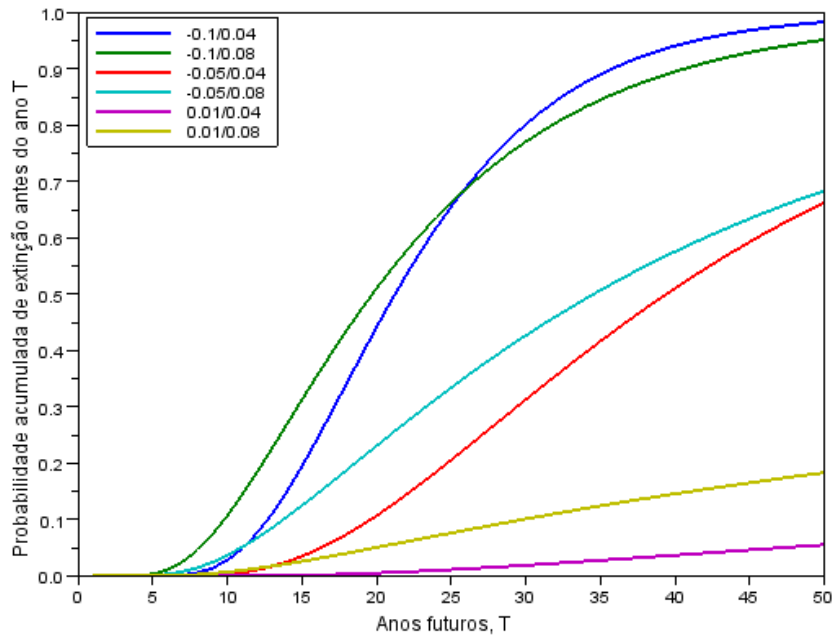


Figura 15.6. Probabilidades acumuladas de extinção antes de vários futuros anos, de 1 a 50, para diversas combinações μ/σ^2 . $N_x=1$, $N_a=10$. Aplicação da equação (15.4)

Assumindo um horizonte temporal infinito, a probabilidade de a extinção ocorrer num qualquer futuro instante é dada pelo integral da distribuição gaussiana inversa, de t a ∞ , escrevendo-se:

$$G(\infty|\mu, \sigma^2, d) = \begin{cases} 1 & \text{se } \mu < 0 \\ \exp(-2\mu d / \sigma^2) & \text{se } \mu > 0 \end{cases} \quad (15.5)$$

Otto e Day (2007:677) para a probabilidade de se atingir o limiar crítico N_x dado o tamanho atual N_a , propõem a seguinte equação:

$$G(N_x|N_a) = \frac{S(b) - S(N_a)}{S(b) - S(N_x)} \quad (15.6)$$

em que, na situação de μ e σ^2 constantes, $S(x) = -(\sigma^2/(2*\mu)) * \exp(-2*\mu*x/\sigma^2)$ e b no nosso contexto é a capacidade de sustentação.

Esta equação pode ser utilizada para destrinçar os efeitos de N_a , N_x , σ^2 e capacidade de sustentação na probabilidade de extinção, como fazemos na figura 15.7. Os valores constantes assumidos foram $N_x=20$, $N_a=50$, $b=100$, $\mu=0,02134$ e $\sigma^2=5$.

15 Conservação das Populações

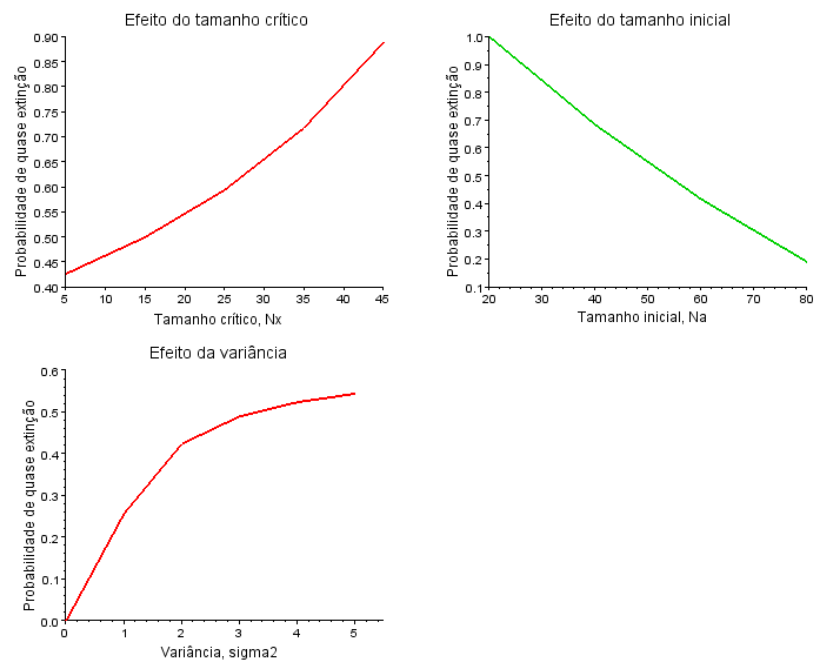


Figura 15.7a. Aplicação da equação (15.6), nos casos de variação de N_x , σ^2 (σ^2) e N_a

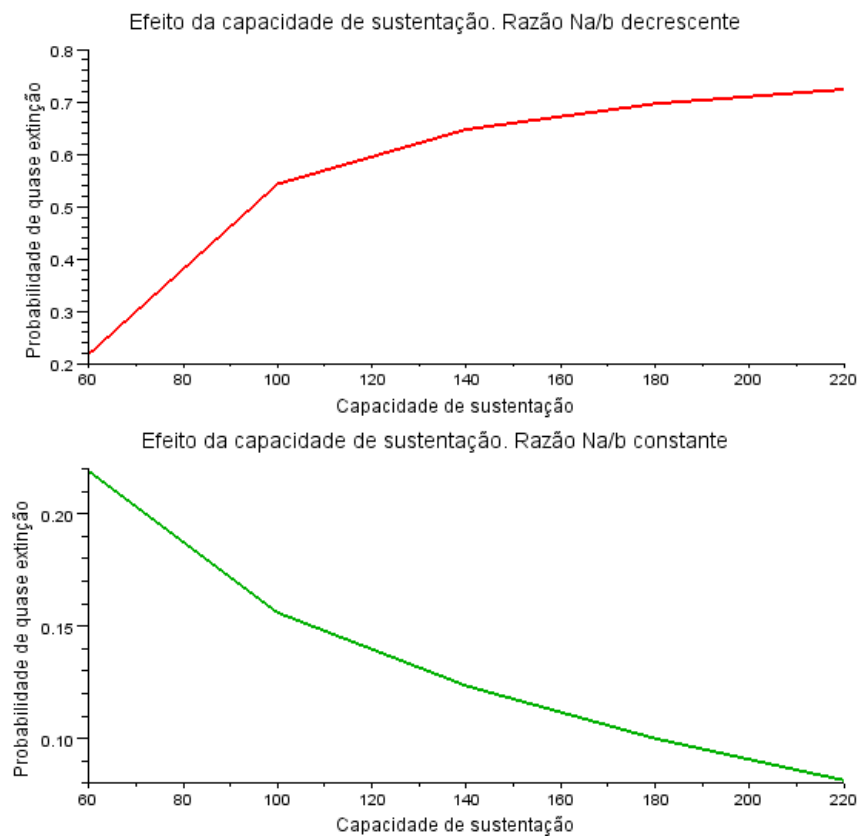


Figura 15.7b. Aplicação da equação (15.6), nos casos de variação da capacidade de sustentação b

15 Conservação das Populações

A figura 15.7a fornece os resultados coerentes seguintes:

- Tanto o aumento de N_x como de σ^2 incrementam a probabilidade de quase extinção;
- O maior tamanho da população atual ou inicial diminui a probabilidade de quase extinção.

Agora vejamos o que se passa na figura 15.7b. O efeito do tamanho da capacidade de sustentação pode ser defendido com o argumento de que quanto maior for a capacidade de sustentação maior é o caráter residual da atual população e a sua probabilidade de quase extinção aumenta. Mas, se me é permitido, isto é retórica, pois se assim fosse quando se recupera um ecossistema degradado e se aumenta a sua capacidade de sustentação para as populações que o povoam, em vez de proteger as populações existentes, estava-se a condená-las à extinção, o que não faz sentido e é contradito pela experiência existente. Quanto tanto a capacidade de sustentação como N_a aumentam, atua o efeito do tamanho atual da população e a probabilidade de quase extinção decresce.

Já dispomos de uma equação (15.4) para calcular a FPA da quase extinção (figura 15.6). Nela, N_x é estabelecido face à situação enfrentada e N_a é diretamente estimado. Estes dois valores permitem-nos obter $d = \ln(N_a/N_x)$. Faltam-nos os valores de $\mu (= \ln(\lambda_G))$ e σ^2 (variância de μ). É da obtenção dos seus valores que nos vamos agora ocupar. Existem dois procedimentos para este efeito.

Procedimento I.

Seja y o vetor das contagens, x o vetor dos anos (e.g., 2003) em que foram feitos censos e n o número de censos.

- a) Se os anos dos censos são contínuos, sem ocorrerem falhas de contagem em nenhum ano, podemos escrever, utilizando o Scilab:

```
y11=[y(2:n)];
y10=[y(1:n-1)];
L=y11./y10; ←  $L_i = \lambda_i = y_{i+1}/y_i$ 
y=log(L);
mu=log(geomean(L)); ← Valor de  $\mu$ 
sig2=variance(log(L)); ← Valor de  $\sigma^2$ 
```

- b) Se ocorrerem anos em que não foram feitas contagens, então temos que ser mais detalhados:

```
x1=[x(2:n)];x0=[x(1:n-1)];
x=sqrt(x1-x0); ← Redefinir a variável x como vetor de elementos  $x_i = \sqrt{x_{i+1} - x_i}$ 

y11=[y(2:n)];
y10=[y(1:n-1)];
y=log(y11./y10);
y=y./x; ← Redefinir a variável y como vetor de elementos  $y_i = \ln \lambda_i / x_i$ 
mu=mean(y);
sig2=variance(y);
```

- c) Para futura utilização num simulador, desejamos os intervalos de confiança de 95% dos valores estimados μ e σ^2 , que se escrevem:

15 Conservação das Populações

$$[\mu - t_{\alpha, q-1} EP(\mu), \mu + t_{\alpha, q-1} EP(\mu)] \quad (EP=\text{erro padrão}) \quad (15.8)$$

$$[(q-1) \sigma^2 / \chi^2_{0,025, q-1}, (q-1) \sigma^2 / \chi^2_{0,975, q-1}] \quad (15.9)$$

A notação empregue é a usual em textos de estatística. Para obter os valores nos intervalos de confiança, e ainda no Scilab, usamos os seguintes comandos:

//análise da variância para estabelecer os limites do intervalo de 95%

```
haty=mu*x;
ress=sum([y-haty]^2);
//sig2=ress/n-1;
disp(['mu=',string(mu)+' sig2=',string(sig2)])
format(14)
tss=ress+mu^2*sum(x^2);
regss=tss-ress;
```

```
R2=regss/tss;
SSX=sum(x^2);
seb=sqrt(sig2/SSX);
```

```
[T]=cdf("T",n-2,0.975,0.025);
```

//Intervalos de confiança para mu

```
miuloup=[mu-T*seb mu+T*seb] ;
disp(['muinferior=',string(miuloup(1))+' miusup=',string(miuloup(2))])
```

// Intervalos de confiança para sig2

```
[X]=cdfchi("X",n-1,0.975,0.025);
sig2low=(n-1)*sig2/X;
[X]=cdfchi("X",n-1,0.025,0.975);
sig2up=(n-1)*sig2/X;
disp(['sig2nferior=',string(sig2low)+' sig2sup=',string(sig2up)])
```

Estes comandos serão aplicados numa PVA das ursos cinzentas de Yellowstone (Apêndice do Capítulo 6), que apresentaremos adiante. Morris e Doak (2002:capítulo 3) avaliam, pela positiva, a adequação desta população aos pressupostos do modelo de difusão browniana.

Procedimento II. Redefinir y, x e ajustar uma regressão linear passando pela origem. O coeficiente de regressão é o valor de μ e σ^2 é igual ao quadrado médio residual.

Vamos ilustrar este procedimento no R, aplicado às fêmeas de urso cinzento de Yellowstone, tirando proveito de se terem feito contagens em todos os anos.

```
rm()
#dados:Morris & Doak (2002): Table 3.1
urso <- c(44, 47, 46, 44, 46, 45, 46, 40, 39, 39,
+ 42, 39, 41, 40, 33, 36, 34, 39, 35, 34,
+ 38, 36, 37, 41, 39, 51, 47, 57, 48, 60,
+ 65, 74, 69, 65, 57, 70, 81, 99, 99)
y<-log(urso[-1])/urso[-39])
```


15 Conservação das Populações

```
x0<-c(1959:1997)
x<-sqrt(x0[-1]-x0[-39])
```

```
mod1<-lm(y~x-1)
summary(mod1)
```

```
Call:
lm(formula = y ~ x - 1)
```

```
Residuals:
    Min     1Q  Median     3Q     Max
-0.21371 -0.07773 -0.02134  0.07740  0.24692
```

```
Coefficients:
      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
x  0.02134    0.01853    1.152   0.257
```

```
Residual standard error: 0.1142 on 37 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.0346, Adjusted R-squared: 0.008506
F-statistic: 1.326 on 1 and 37 DF, p-value: 0.2569
```

```
confint(mod1)
```

```
2.5 %    97.5 %
```

```
x -0.01620969 0.05889023 ← Intervalo de confiança de 95% de  $\mu$ 
```

```
anova(mod1)
```

```
Analysis of Variance Table
```

```
Response: y
      Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
x      1  0.01731   0.017306  1.326   0.2569
```

```
Residuals 37 0.48288 0.013051 ←  $\sigma^2$ 
```

```
sig2<-0.013051
```

```
CI_sig2 <- c((39 - 1) * sig2/qchisq(0.975, 39 - 1), (39 -
+      1) * sig2/qchisq(0.025, 39 - 1))
```

```
CI_sig2
```

```
[1] 0.008716644 0.021677050 ← Intervalo de confiança de 95% de  $\sigma^2$ 
```

Os valores obtidos são confirmados em Morris e Doak (2002:Box 3.4). Estamos agora em situação de obter a FPA da população de ursos adultos do Parque de Yellowstone, recorrendo à equação (15.4). A FPA obtida insere-se na figura 15.8. **O risco de extinção é muito baixo, como estudos posteriores confirmam, estimando-se até que a população esteja em crescimento e ocupando espaços fora dos limites da área de proteção** (Eberhardt e Breiwick, 2010; Harris, White, Schwartz e Haroldson, 2007; National Park Service U.S. Department of the Interior, 2013). O/a leitor/a já concluiu que as contagens das ursos do Parque de Yellowstone não terminaram em 1997 e, felizmente, continuam a ser feitas.

Em geral, as séries de dados ecológicos são curtas e a aferição do tamanho de populações de animais que se movimentam são difíceis e perpassadas de erro. Uma maneira de ultrapassar este inconveniente, é estabelecendo intervalos de confiança de 95% às estimativas obtidas com a equação (15.4). Isto é feito recorrendo a um procedimento denominado **bootstrap paramétrico**.

Como sabemos que μ tem uma distribuição normal e σ^2 uma distribuição de χ^2 multiplicada por $\sigma^2/(n-1)$, independentes uma da outra (Dennis *et al.*, 1991), podemos simular

15 Conservação das Populações

amostragens destas distribuições e se os seus valores se situarem nos respetivos intervalos de confiança que estimámos, usamo-los para obter uma estimativa de G ($\hat{G}$). Repetimos este procedimento um número elevado de vezes. Os valores extremos de $\hat{G}$ estabelecem os limites superiores e inferiores de $\hat{G}$.

Morris e Doak (2002: Box 3.4) apresentam uma listagem para o MATLAB que implementa este procedimento. Nós adaptamos a listagem à linguagem Scilab e inserimo-la no programa mais abrangente **UrsasFPA** que se encontra na caixa 15.2. Na biblioteca do R *popbio* (secção 8.11) encontram-se transcrições para a linguagem R de vários simuladores do livro de Morris e Doak.

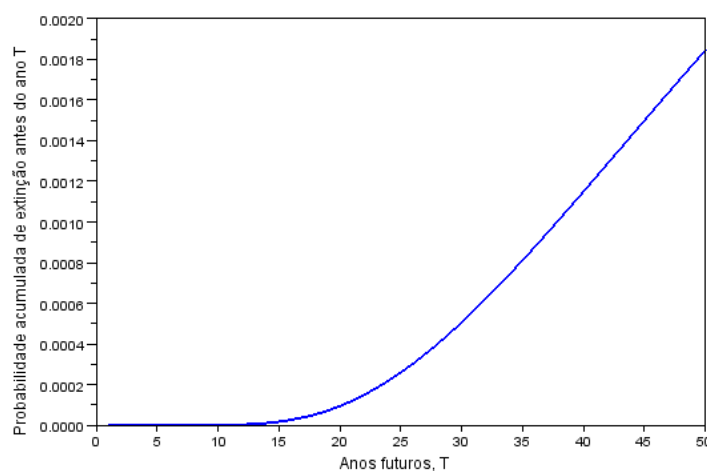


Figura 15.8. Probabilidade acumulada de extinção obtida com a equação (15.4) para a população de ursos cinzentos do Parque de Yellowstone

As FPA tem forma sigmóide e geralmente é possível ajustar-lhes, com êxito, uma EGZ. Se dispusermos de uma EGZ (equação (6.11)) temos o seguinte:

- A fácil obtenção da probabilidade de extinção numa precisa e futura data t . Basta substituir o valor de t na equação (6.11), ajustada
- A indicação de que se claramente $y_t < 1$ a probabilidade da população se poder extinguir é zero
- A futura data em que a probabilidade de quase extinção é igual a 0,5 é dada por

$$t_{0.5} = \frac{\log \left(\frac{\log(R)}{\log\left(\frac{1}{2 y_f}\right)} \right)}{c} \quad (15.10)$$

(equação obtida no Maxima e dele copiada).

O simulador UrsasFPA tenta ajustar uma EGZ à FPA média. Quando o consegue, e o valor máximo da FPA for maior que 0,5 calcula a equação (15.10) e imprime o seu valor. Disponibiliza também o gráfico da função da densidade da probabilidade.

O simulador ajusta a EGZ usando o comando **datafit** que requiere a introdução de valores iniciais que têm de ser ajustados por um processo de tentativa e erro. Se quiser aplicar o

15 Conservação das Populações

simulador a outra série de contagens tem que ajustar os valores iniciais que o comando usa.

Se aos 50 anos a FPA assume um valor superior a 0,85, o simulador imprime uma mensagem de alerta.

Aplicámos este simulador aos dados das ursos de Yellowstone, obtendo os gráficos da figura 15.9.

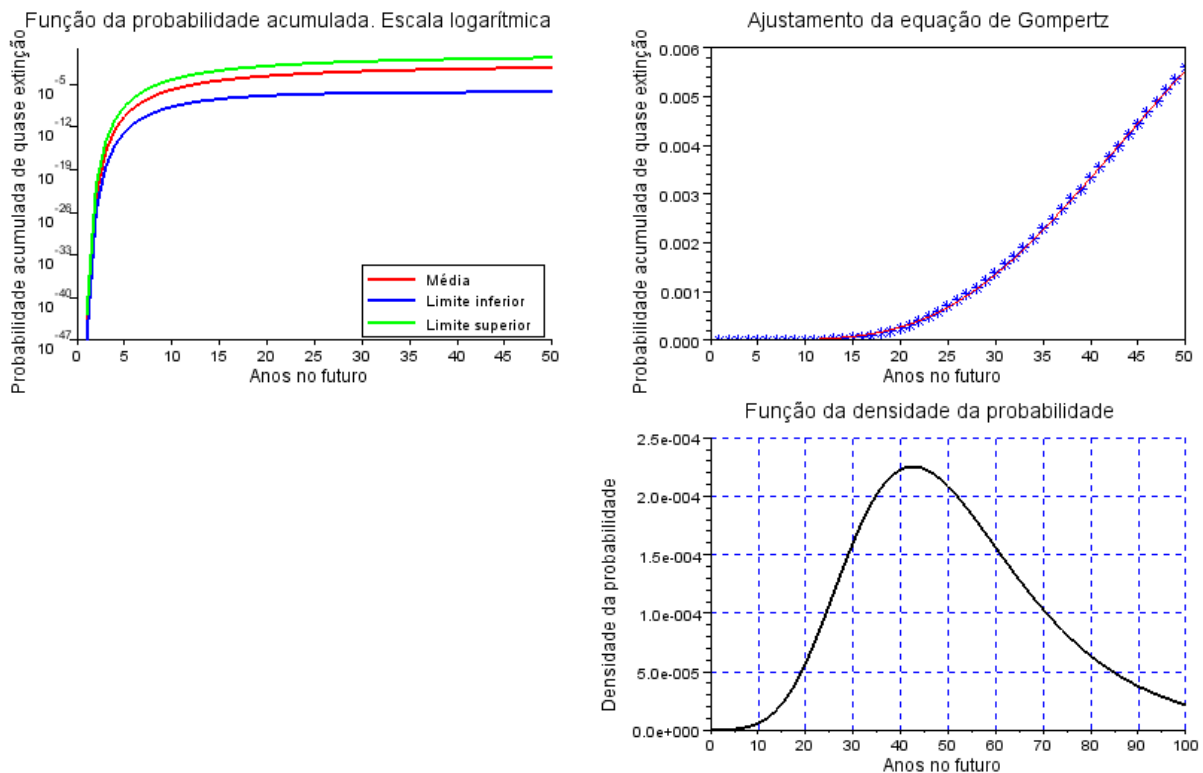


Figura 15.9. Saída do simulador da caixa 15.2, UrsasFPA. Simulação da probabilidade acumulada de quase extinção das ursos do Parque de Yellowstone aplicadndo a técnica de *bootstrap* paramétrico

A saída escrita do simulador é a seguinte:

!mu= 0.02134026885 sig2= 0.01305091903 !

!muinferior= -0.01620968823 miusup= 0.05889022592 !

!sig2nferior= 0.00871658996 sig2sup= 0.02167691528 !

A opção setcgn afeta apenas o gerador clcg4

0.01066106715
11.5816875467
0.05747835101

!yf= 0.01066106715 R= 0.00000933549 c= 0.05747835101 !

Ajustamento da EGZ

Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos

0.00554278328

Aos 50 anos, o intervalo de confiança de 95% da

15 Conservação das Populações

probabilidade de quase extinção varia

!de 0.00000054799 a 0.23472683824 !

Caixa 15.2. Listagem do simulador UrsasFPA

```
//Simulador UrsasFPA
//(c) L. S. Barreto, 2013
//Aproxima um modelo independente da densidade
//recorrendo a um processo de difusão.
//Ver Dennis et al. 1991, Ecological Monographs 61: 115-143;

clear
clf

//Contagens das ursos do Parque de Yellowstone
x=[1959:1997];
y1=[44 47 46 44 46 45 46 40 39 39];
y2=[42 39 41 40 33 36 34 39 35 34];
y3=[38 36 37 41 39 51 47 57 48 60];
y4=[65 74 69 65 57 70 81 99 99];
y=[y1 y2 y3 y4];
n0=size(y);n=n0(2);
x1=[x(2):x(n)];x0=[x(1):x(n-1)];
//Redefinir a variável x
x=sqrt(x1-x0);
//Redefinir a variável y
y11=[y(2:n)];
y10=[y(1:n-1) ];
size(y10);
y=log(y11./y10);y=y./x;

//Estimar mu e sigma2

mu=mean(y);
sig2=variance(y)

//ANOVA para estabelecer os limites do intervalo de 95% de mu
haty=mu*x;

ress=sum([y-haty]^2);
//sig2=ress/38;

disp(['mu=',+string(mu)+' sig2=',+string(sig2)])

format(14)
tss=ress+mu^2*sum(x^2);
regss=tss-ress;

R2=regss/tss;
SSX=sum(x^2);
seb=sqrt(sig2/SSX);
[T]=cdf('T',n-2,0.975,0.025);
```

Caixa 15.2. Continuação

```

//Intervalo de confiança para mu
miuloup=[mu-T*seb mu+T*seb] ;
disp(['muinferior=',+string(miuloup(1))+ ' miusup=',+string(miuloup(2))])

//intervalo de confiança para sig2
[X]=cdfchi("X",n-1,0.975,0.025);
sig2low=(n-1)*sig2/X;
[X]=cdfchi("X",n-1,0.025,0.975);
sig2up=(n-1)*sig2/X;
disp(['sig2nferior=',+string(sig2low)+ ' sig2sup=',+string(sig2up)])

//*****
//*****

function G=extcdf(mu, sigma2, d, tmax);
//Calcula a eq. (15.4)
for t=1:tmax
    x=(-d-mu*t)/sqrt(sig2*t);
    [P,Q]=cdfnor("PQ",x,0,1);
    p1=P;
    x=(-d+mu*t)/sqrt(sig2*t);
    [P,Q]=cdfnor("PQ",x,0,1);
    G(t)=p1 +exp(-2*mu*d/sig2)*P;
end
endfunction

//*****
//*****

//Adapta o programa da Caixa 3.4 de Morris e Doak (2002)
//Calcula a probabilidade de extinção com intervalos de
//confiança, usando a técnica de amostragem bootstrap paramétrico.
//*****
// Parâmetros específicos da situação modelada
//Apague e introduza os seus dados no caso de os ter
//*****
// Valor estimado de sigma^2
Cl_mu=[miuloup(1),miuloup(2)]; // Intervalo de confiança de mu
Cl_sig2=[sig2low,sig2up]; // Intervalo de confiança de mu sigma^2
q=n-1; // Número de transições nos dados
tq=n; // Extensão dos censos (em anos)
Nc=99; // Tamanho atual da população
Nx=20; // Valor crítico de quase extinção
tmax=50; // Último ano para calcular a probabilidade de extinção
Nboot=500; // Número de amostragens bootstrap para calcular os intervalos de confiança
//das probabilidades de extinção

```

15 Conservação das Populações

Caixa 15.2. Continuação

```

//*****
grand('setcgn',5);
d=log(Nc/Nx);// Distância logarítmica do valor crítico ao valor atual
SEmu=sqrt(sig2/tq); // Erro padrão de mu
Glo=ones(1,tmax); // Criar vetor vazio para receber os limites inferiores das probabilidades de extinção
Gup=zeros(1,tmax); //Criar vetor vazio para receber os limites superiores das probabilidades de extinção
// Calcular a função de distribuição acumulada para as melhores estimativas dos parâmetros
Gbest=extcdf(mu,sig2,d,tmax);

// Realizar as amostragens e calcular os limites de confiança das probabilidades de extinção
for i=1:Nboot,

    // valor aleatório de mu dentro do seu intervalo de confiança
    murnd=%inf;
    while murnd<CI_mu(1) | murnd>CI_mu(2)
        murnd=mu+SEmu*grand(1,'nor',0,1);
    end;

    // valor aleatório de sigma^2 dentro do seu intervalo de confiança
    sig2rnd=%inf;
    while sig2rnd<CI_sig2(1) | sig2rnd>CI_sig2(2)
        Df=(q-1);
        sig2rnd=sig2*grand(1,"chi", Df)/(q-1);
    end;
    // Dados murnd e sig2rnd, calcular a probabilidade de extinção
    G=extcdf(murnd,sig2rnd,d,tmax);
    // Guarda os valores extremos
    for t=1:tmax
        if G(t)<Glo(t)
            Glo(t)=G(t);
        end;
        if G(t)>Gup(t)
            Gup(t)=G(t);
        end;
    end
end

t=[1:tmax];
M=[G Glo' Gup'];
//xset('window',0)
//clf
subplot(2,2,1)
plot2d(t,M, logflag='nl')

xtitle('Função da probabilidade acumulada. Escala logarítmica','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de
quase extinção')
legend(['Média';'Limite inferior';'Limite superior'],4)

```

Caixa 15.2. Conclusão

```

deff('y=FF(x)', 'y=a*exp(-b*exp(-c*x))')
X=[];Y=[];
x=[1:1:50];
Y=M(:,1);X=[X,x];
Z=[Y';X];
deff('e=G(p,z)', 'a=p(1),b=p(2),c=p(3),y=z(1),x=z(2),e=y-FF(x)')
[p,err]=datafit(G,Z,[0.4;0.2;0.3]);
disp(p)
R=Y(1)/p(1)
err=0;z=[];
t=1:1:50;
z=p(1)*exp(-p(2)*exp(-p(3)*t));
e=(abs(z'-Y)./Y)*100;
err=err+e;
eapm=mean(err)
//xset('window',1)
//clf
subplot(2,2,2)
plot(x,Y,'*b')
plot2d(x,z,5)
xtitle('Ajustamento da equação de Gompertz','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')
disp(['yf=',+string(p(1)), 'R=',+string(exp(-p(2))), 'c=',+string(p(3))])

//mediana do tempo de extinção
R=exp(-p(2));
to5=log(log(R)/log(1/(2*p(1))))/p(3);

if p(1)>0.5 then disp(['t0.5=',+string(to5)]);
end

if p(1)>0.85 then disp('**** Probabilidade de extinção elevada ****');
end

disp('Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos')
disp(p(1)*exp(-p(2))^exp(-p(3)*50))

t=[0:1:100]';
trv=[p(3)*log(R)*exp(-p(3)*t)];

subplot(2,2,4)
plot2d(t,[-p(1)*R^exp(-p(3)*t).*trv])
xgrid(2)
xtitle('Função da densidade da probabilidade','Anos no futuro','Densidade da probabilidade')

disp(['Aos 50 anos, o intervalo de confiança de 95% da'])
disp(['probabilidade de quase extinção varia'])
disp(['de ',+string(M(50,2)), ' a ',+string(M(50,3))])

```

Valores iniciais para o ajustamento da EGZ

15 Conservação das Populações

Morris e Doak (2002:Table 4.1, *JRC population*) exibem a contagem, de 1960 a 1986, de uma população de uma espécie rara de borboleta, *Euphydryas editha bayensiss*, que existe em manchas de solos derivados de serpentinite, na área envolvente da Baía de S. Francisco, na Califórnia, E.U.A. O vetor das contagens é o seguinte:

$N = [90, 175, 40, 45, 175, 200, 425, 425, 800, 256, 713, 198, 1819, 575, 567, 1819, 7227, 852, 216, 244, 267, 1753, 999, 1788, 143, 79, 94]$.

Vamos verificar se o logaritmo da taxa de crescimento depende da densidade, recorrendo à seguinte regressão, no R;

```
rm()
> x0<-c(1960:1986)
> borboleta<-c(90, 175, 40, 45, 175, 200, 425, 425, 800, 256, 713, 198, 1819,
+ 575, 567, 1819, 7227,852,216,244,267,1753,999,1788,143,79,94)
>
> y<-log(borboleta[-1]/borboleta[-27])
>
>
> mod<-lm(y~borboleta[-27])
> summary(mod)
```

Call:

```
lm(formula = y ~ borboleta[-27])
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.1410	-0.6184	-0.1376	0.6059	1.9529

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.3458097	0.2466196	1.402	0.1737
borboleta[-27]	-0.0004088	0.0001509	-2.708	0.0123 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.078 on 24 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.2341, Adjusted R-squared: 0.2022

F-statistic: 7.335 on 1 and 24 DF, p-value: 0.01227

A regressão obtida não revela uma boa aderência aos dados e o coeficiente de regressão é muito pequeno (-0,0004) Vou assumir que o crescimento da população é independente da densidade e utilizar o simulador da caixa 15.2 para empreender a PVA desta população. Obtivemos a seguinte saída:

!mu= 0.00167250431 sig2= 1.4559016638 !

!muinferior= -0.48568681286 miusup= 0.48903182147!

15 Conservação das Populações

lsig2nferior= 0.90292416274 sig2sup= 2.73430389099 !

0.97639049589
1.35422492738
0.29585717038

lyf= 0.97639049589 R=0.25814729984 c= 0.25814729984!

lt0.5= 2.38229867413 !

**** Probabilidade de extinção elevada ****

Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos

0.97638999832

Aos 50 anos, o intervalo de confiança de 95% da

probabilidade de quase extinção varia

!de 0.34241936602 a 0.99947857322!

Daqui a 2 anos, a população já tem 50% de probabilidade de se extinguir. **De facto, 10 anos depois do último censo, a população já não existia (Morris e Doak, 2002:122).** A janela de gráficos da simulação insere-se na figura 15.10. Felizmente que persistiam outras populações da espécie.

Antes de se empregar o método descrito e ilustrado, nesta subsecção (difusão browniana), as condições de crescimento da população devem ser cuidadosamente analisadas para ver se existe alguma violação dos pressupostos que sustentam o seu uso. Se não forem todos satisfeitos, e não dispusermos de dados que nos permitam empregar outro procedimento para empreender a PVA, o método pode ser empregue **criticamente**, isto é, devemos tentar dilucidar como as violações afetam a correção das predições da PVA obtida (subestimar ou sobrestimar do risco de extinção). Esta estimativa provisória pode trazer alguma luz sobre o futuro e eventual destino da população. Se houver tempo e meios devemos melhorar a colheita dos dados tendo em vista usar um método da PVA mais adequado às características da população.

Para mais detalhes e aprofundamento de alguns aspetos, atidos ao método que nos tem ocupado, deve-se consultar o capítulo 3 de Morris e Doak (2002). Estes autores (página 97) consideram que **o número mínimo de contagens anuais não deve ser inferior a dez**, quando se quiser aplicar o modelo de difusão. O grande trunfo do procedimento é a sua **simplicidade**.

15 Conservação das Populações

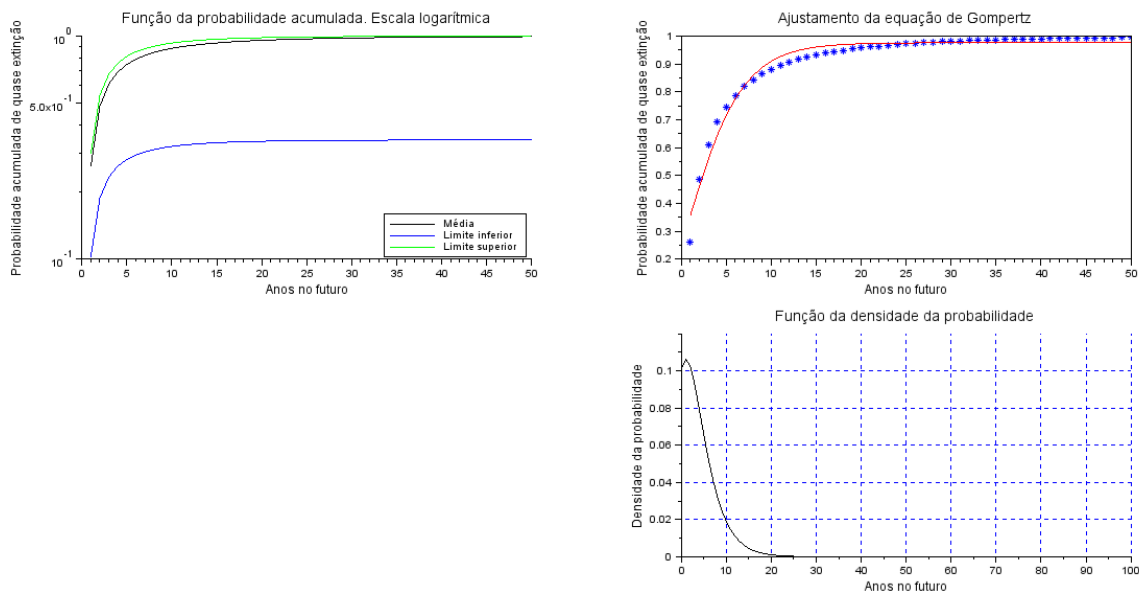


Figura 15.10. Saída do simulador da caixa 15.2, UrsasFPA. Simulação da probabilidade acumulada de quase extinção da população de borboletas raras, da Baía de S. Francisco, Califórnia. $N_x=50$

15.4.2 População com Dependência da Densidade

Explanemos uma PVA na situação de dependência da densidade, recorrendo a dados de uma população hipotética, que foi amostrada de modo semelhante ao que Stacey e Taper (1992) utilizaram (secção 15.3).

A população foi amostrada, interruptamente, durante 31 anos, de 1981 a 2011. O vetor das contagens é o seguinte:

$N=[100, 86, 69, 65, 58, 53, 62, 67, 63, 62, 57, 53, 63, 68, 62, 71, 75, 66, 70, 74, 67, 77, 75, 73, 70, 57, 51, 39, 40, 41, 45]$.

O vetor da sobrevivência apresenta os seguintes valores:

$S=[20, 22, 4, 37, 23, 26, 34, 40, 19, 25, 28, 1, 14, 36, 8, 41, 32, 28, 17, 35, 31, 36, 22, 18, 18, 23, 5, 4, 7, 18, 22]$.

Na figura 15.11 apresentamos um gráfico destes dois vetores.

Vamos executar a seguinte sequência de procedimentos:

- Estimar as variâncias
- Verificar se existe dependência da densidade
- Escolher o melhor modelo dependente da densidade que se ajusta à série das contagens
- Fixar o valor de quase extinção, N_x
- Escrever um simulador e obter a probabilidade de quase extinção

15 Conservação das Populações

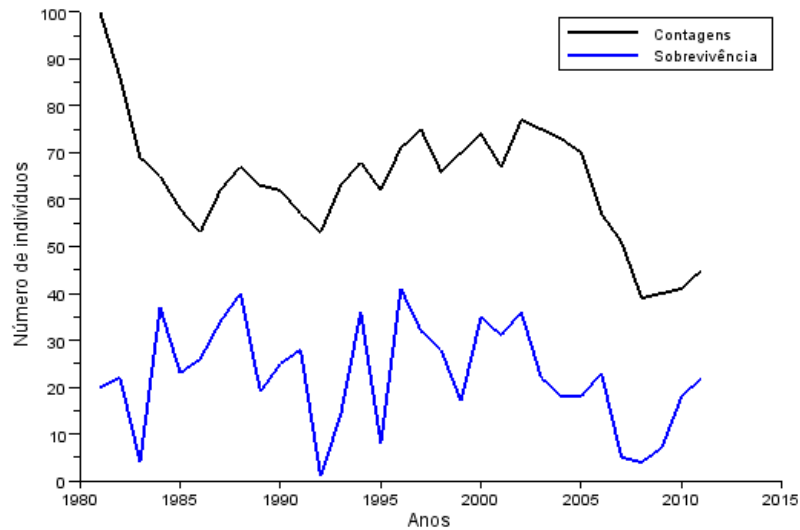


Figura 15.11. Contagens e sobreviventes da população hipotética

Estimámos as variâncias pelo método de Akçakaya e obtivemos a seguinte saída:

***** VARIÂNCIAS E INTERVALOS DE CONFIANÇA *****

!Variância total média= 0.0259651 limite inferior= 0.0044215 limite superior 0.0123711 !

!Variância demográfica média= 0.0031284 limite inferior= 0.0005327 limite superior 0.0014905 !

!Variância ambiental média= 0.0228367 limite inferior= 0.0038888 limite superior 0.0108806 !

Utilizamos o R para avaliar da **dependência da densidade**:

```
> y0<-c(100, 86, 69, 65, 58, 53, 62, 67, 63, 62,
+ 57, 53, 63, 68, 62, 71, 75, 66, 70, 74,
+ 67, 77, 75, 73, 70, 57, 51, 39, 40, 41, 45)
>
> x<-y0[-31]
> y<-log(y0[-1]/y0[-31])
>
> model0<-lm(y~x)
> summary(model0)
```

Call:

```
lm(formula = y ~ x)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.28690	-0.06581	-0.01134	0.09457	0.17424

15 Conservação das Populações

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.190009	0.101670	1.869	0.0721 .
x	-0.003360	0.001547	-2.172	0.0385 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1076 on 28 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1442, Adjusted R-squared: 0.1136

F-statistic: 4.716 on 1 and 28 DF, p-value: 0.03851

```
> plot(x,y)
> cf<-coef(model0)
>
> a<- cf[1]
> b<-cf[2]
> yv<-a+b*x
> lines(x,yv)
```

Obtivemos o gráfico da figura 15.12.

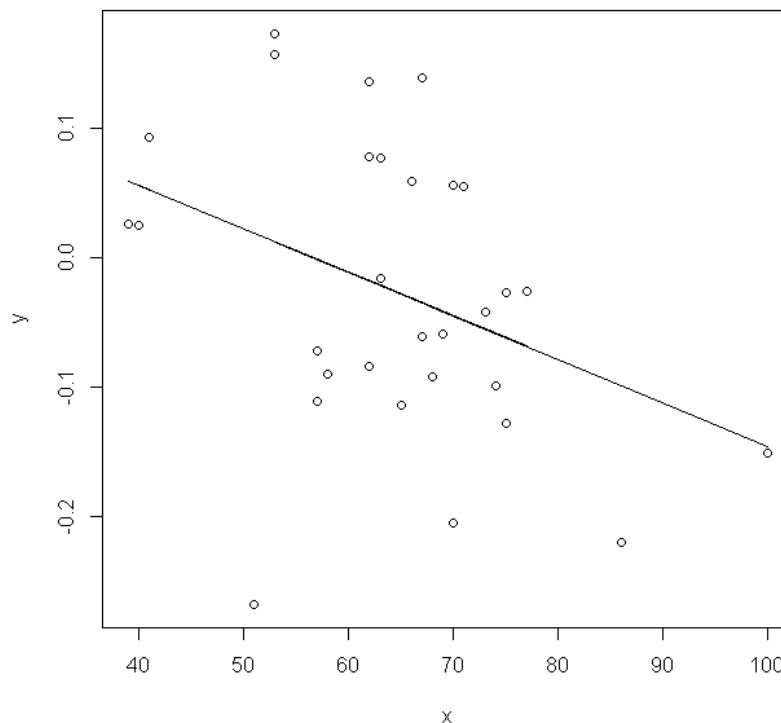


Figura 15.12. Avaliação da dependência da densidade

Admitimos que a taxa de crescimento é dependente da densidade, sendo a dependência não linear. Brook e Bradshaw (2006:1450) analisaram 1198 séries temporais da abundancia de espécies e concluíram que a dependência da densidade é uma característica das populações de

15 Conservação das Populações

ocorrência generalizada, pelo que deve ser incluída nos modelos *a priori* que descrevem a dinâmica de populações reais, como os introduzidos nos capítulos 5 e 6. Convém anotar que a detecção da dependência da densidade é um assunto complexo que tem ocupado muitos investigadores, na tentativa de estabelecerem testes sofisticados e fiáveis para este efeito (e.g., Dennis e Taper, 1994).

Importa agora **ajustar os modelos** de Gompertz e Ricker (equação (5.21)) aos dados. Começemos pelo modelo discreto de Gompertz exibido na equação (6.42).

```
> model1<-nls(y~a*(log(b)-log(x)),start=list(a=0.02,b=10))
> summary(model1)
```

Formula: $y \sim a * (\log(b) - \log(x))$

Parameters:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
a	0.19498	0.09632	2.024	0.0526 .
b	55.10450	6.72672	8.192	6.45e-09 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1087 on 28 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 5

Achieved convergence tolerance: 1.6e-08

```
> cf1<-coef(model1)
>
> a<- cf1[1]
> b<-cf1[2]
>
>
> AIC(model1)
[1] -44.09754
> bv<-predict(model1,x)
> d<-bv-y
> d
[1] 0.03462399 0.13345004 0.01587205 0.08174140 0.08016562 -0.14924987
[7] -0.10054750 0.02344596 -0.01010875 0.06109385 0.06616500 -0.16525021
[13] -0.10248207 0.05137267 -0.15853476 -0.10422679 0.06772805 -0.09402028
[19] -0.10222262 0.04188444 -0.17722474 -0.03891948 -0.03307665 -0.01287095
[25] 0.15879120 0.10463128 0.28335692 0.04208248 0.03777109 -0.03544140
>
> est<-x*exp(a*log(b)-a*log(x))
> z<-y0[-1]
> plot(est)
> lines(z)
```

Obtivemos também o gráfico da figura 15.13.

15 Conservação das Populações

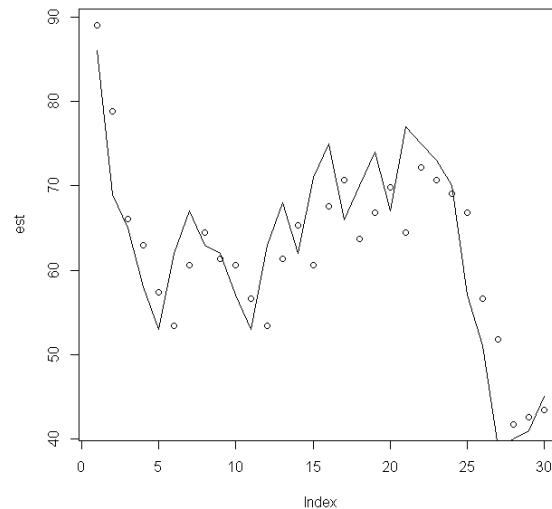


Figura 15.13. Ajustamento da EGZ aos dados das contagens

Passemos agora ao ajustamento do modelo de Ricker.

```
> model2<-nls(y~a*(1-x/b),start=list(a=0.2,b=22))
> summary(model2)
```

Formula: $y \sim a * (1 - x/b)$

Parameters:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
a	0.1900	0.1017	1.869	0.0721 .
b	56.5456	6.8928	8.204	6.27e-09 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1076 on 28 degrees of freedom

Number of iterations to convergence: 5

Achieved convergence tolerance: 4.967e-07

```
> cf2<-coef(model2)
>
> a<- cf2[1]
> b<-cf2[2]
>
>
> AIC(model2)
[1] -44.66958
> bv<-predict(model2,x)
> d<-bv-y
> d
[1] 0.004804138 0.121265892 0.017869013 0.085535139 0.085263903
[6] -0.144928290 -0.095886529 0.026428222 -0.005688229 0.065754822
```

15 Conservação das Populações

```
[11] 0.071232435 -0.160928631 -0.098061549 0.053883374 -0.153873787
[16] -0.103379008 0.065821499 -0.090609896 -0.100780348 0.040720877
[21] -0.174242473 -0.042415114 -0.034983200 -0.013327123 0.160233478
[26] 0.109698716 0.286898719 0.033640226 0.030905146 -0.040852939
```

```
>
> est<-x*exp(a*(1-x/b))
> z<-y0[-1]
> plot(est)
> lines(z)
>
> anova(model1,model2)
```

Analysis of Variance Table

Model 1: $y \sim a * (\log(b) - \log(x))$

Model 2: $y \sim a * (1 - x/b)$

	Res.Df	Res.Sum Sq	Df	Sum Sq	F value	Pr(>F)
1	28	0.33068				
2	28	0.32444	0	0		

A listagem proporcionou o gráfico da figura 15.14.

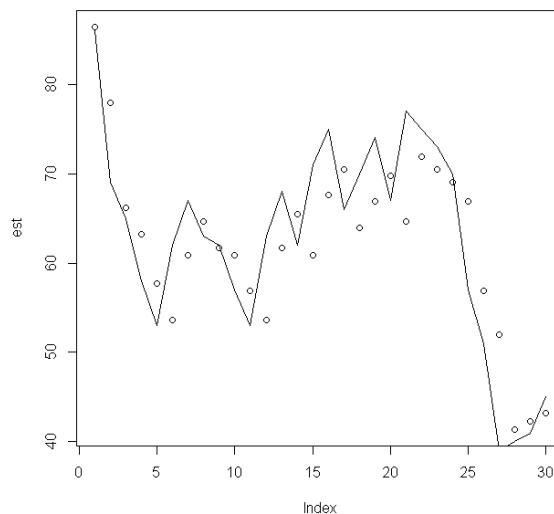


Figura 15.13. Ajustamento da equação de Ricker aos dados das contagens

O valor do estatístico AIC do modelo de Ricker é ligeiramente inferior ao da EGZ:

-44,66958 versus -44,09754

Do mesmo modo que na análise da variância, a soma residual dos quadrados é também ligeiramente favorável ao modelo de Ricker:

0,32444 versus 0,33068

Antes de prosseguir fixamos N_x em 20.

Visto serem as diferenças verificadas muito pequenas, resolvemos **construir simuladores** para as duas equações. A estocacidade ambiental é do tipo **ruído vermelho** (secção 8.11; figura 8.22) e utilizamos as variâncias ambiental e demográfica já estimadas. Como o efeito da variância demográfica diminui com o aumento da população, para a variância total usamos

15 Conservação das Populações

variância ambiental+(variância demográfica/tamanho da população),
escrita na listagem como $\text{sig2a}+\text{sig2d}/n$.

Obviamente que os parâmetros usados na EGZ e na equação de Ricker são os obtidos no R.

As equações discretas e estocásticas utilizadas são:

EGZ

$$N=N*e^{(c*\log(k)-c*\log(N))+\alpha*ww} \quad (15.11)$$

Ricker

$$N=N*e^{(c*(1-N/k))+\alpha*ww} \quad (15.12)$$

em que $\alpha=N(0,1)$, k é a capacidade de sustentação e ww é a variável estocástica do ruído vermelho.

Na caixa 15.3 apresentamos o simulador DensiGPZ, para simular a probabilidade de quase extinção da hipotética população, usando a equação (15.11).

Caixa 15.3. Simulador DensiGPZ

```
//Simulador DensiGPZ
//© L. S. Barreto, 2013
//Probabilidade de quase extinção de uma
//população hipotética usando a EGZ
//Variâncias obtidas pelo método de Akçakaya e
//parâmetros da EGZ no R

clear
Nx=20;
k=55;c=0.19498;

PrExt=zeros(50,1);
//variâncias das estocacidades
sig2a=0.0228367;sig2d=0.0031284;
for j=1:5000
    n=50;wov=1;
    for t=1:1:50
        //variância e desvio padrão globais
        sig2=sqrt(sig2a+sig2d/n);
        //variável aleatória, ruído vermelho
        s=rand(1,"nor",0,sig2);
        ww=0.8*wov+s*(1-(0.8)^2)^0.5;
        //z=(rand(1,"nor",0,sig2));

        //modelo discreto estocástico de Gompertz
        n=n*(exp(c*log(k)-c*log(n))+rand(1,'normal')*ww);
```


Caixa 15.3. Continuação

```

        if n<=Nx then
            PrExt(t)=PrExt(t)+1;
            break;
        end
        wov=wv;
    end
end
PrExt=cumsum(PrExt/5000);
clf
t=[1:1:50];
subplot(2,2,1)
plot2d(t,PrExt, logflag='nl')
xlabel('Função da probabilidade acumulada. Escala logarítmica','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de
quase extinção')

deff('y=FF(x)','y=a*exp(-b*exp(-c*x))')
X=[];Y=[];
x=[1:1:50];
Y=PrExt;X=[X,x];
Z=[Y';X'];
deff('e=G(p,z)','a=p(1),b=p(2),c=p(3),y=z(1),x=z(2),e=y-FF(x)')
[p,err]=datafit(G,Z,[0.9;0.5;0.6]);
disp(p)
R=Y(1)/p(1)
err=0;z=[];
t=1:1:50;
z=p(1)*exp(-p(2)*exp(-p(3)*t));
e=(abs(z'-Y)./Y)*100;
err=err+e;
eapm=mean(err)
//xset('window',1)
//clf
subplot(2,2,2)
plot(x,Y,'*b')
plot2d(x,z,5)
xlabel('Ajustamento da equação de Gompertz','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')
disp(['yf=',+string(p(1)),'R=',+string(exp(-p(2))), 'c=',+string(p(3))])

//mediana do tempo de extinção
R=exp(-p(2));
to5=log(log(R)/log(1/(2*p(1))))/p(3);

if p(1)>0.5 then disp(['t0.5=',+string(to5)]);
end

```

15 Conservação das Populações

Caixa 15.3. Conclusão

```
if p(1)>0.85 then disp('**** Probabilidade de extinção elevada ****')
end
disp('Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos')

disp(p(1)*exp(-p(2))^exp(-p(3)*50))

t=[0:1:100]';

trv=[p(3)*log(R)*exp(-p(3)*t)];

subplot(2,2,4)
plot2d(t,[ -p(1)*R^exp(-p(3)*t).*trv])
xgrid(2)
xtitle('Função da densidade da probabilidade','Anos no futuro','Densidade da probabilidade')
```

A saída do simulador é a seguinte:

0.5730354
1.2850394
0.4521832

lyf= 0.5730354 R= 0.2766397 c= 0.4521832 !

lt0.5= 4.9612578 !

Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos

0.5730354

a que se juntam os gráficos da figura 15.14.

15 Conservação das Populações

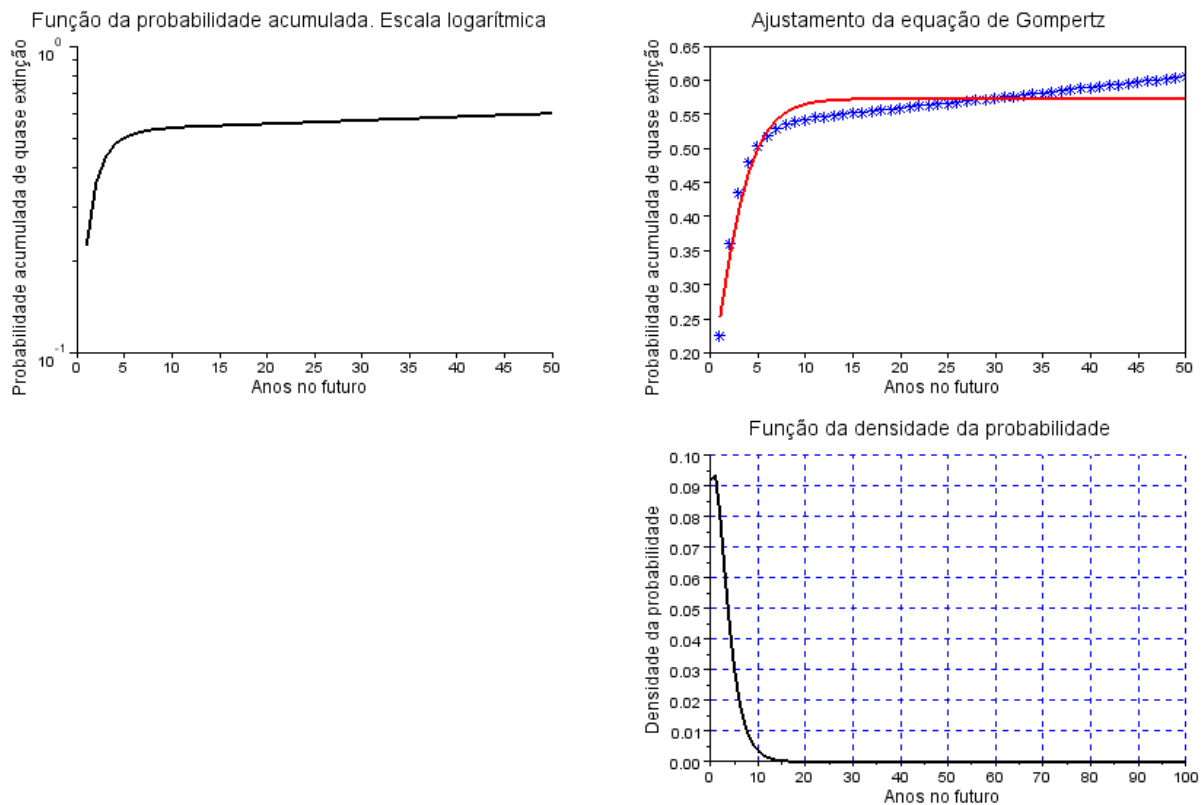


Figura 15.14. Saída do simulador DensiGPZ

Apresentemos agora o simulador homólogo **DensiRick**, na caixa 15.4. Este simulador exibe a simulação da ocorrência de anos extremamente favoráveis (**benesses**) em que a capacidade de sustentação pode subir de 56 para 75 ou 90. A ocorrência destas benesses tem uma probabilidade muito baixa de se verificar. Do mesmo modo, pode-se simular a ocorrência de anos catastróficos para a população, em que o seu tamanho seja drasticamente reduzido ou tenha um crescimento anormalmente baixo.

15 Conservação das Populações

Caixa 15.4. Simulador DensiRick

```
//Simulador DensiRick
//(© L. S. Barreto, 2013
//Probabilidade de quase extinção de uma
//população hipotética usando a equação de Ricker
//Variâncias obtidas pelo método de Akçakaya e
//parâmetros da equação de Ricker no R

clear
Nx=20;
k=56;c=0.19;

PrExt=zeros(50,1);
//variâncias das estocacidades
sig2a=0.0228367;sig2d=0.0031284;
for j=1:5000
    n=50;wov=1;
    for t=1:1:50
        //variância e desvio padrão globais
        sig2=sqrt(sig2a+sig2d/n);
        //variável aleatória, ruído vermelho
        s=grand(1,"nor",0,sig2);
        wv=0.8*wov+s*(1-(0.8)^2)^0.5;

        //benesse;
        a=rand(678);
        if a<0.011 then k=90;
            elseif a>0.01 & a<0.0251 then k=75;
                else k=55
        end

        //modelo discreto estocástico de Ricker
        n=n*(exp(c*(1-n/k))+rand(1,'normal')*wv);
        if n<=Nx then
            PrExt(t)=PrExt(t)+1;
            break;
        end
        wov=wv;
    end
end
PrExt=cumsum(PrExt/5000);

//plot([PrExt])
clf
t=[1:1:50];
subplot(2,2,1)
plot2d(t,PrExt, logflag='nl')
```

Caixa 15.4. Conclusão

```

xtitle('Função da probabilidade acumulada. Escala logarítmica','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de
quase extinção')

deff('y=FF(x)','y=a*exp(-b*exp(-c*x))')
X=[];Y=[];
x=[1:1:50];
Y=PrExt;X=[X,x];
Z=[Y';X];
deff('e=G(p,z)','a=p(1),b=p(2),c=p(3),y=z(1),x=z(2),e=y-FF(x)')
[p,err]=datafit(G,Z,[0.9;0.5;0.6]);
disp(p)
R=Y(1)/p(1)
err=0;z=[];
t=1:1:50;
z=p(1)*exp(-p(2)*exp(-p(3)*t));
e=(abs(z'-Y)./Y)*100;
err=err+e;
eapm=mean(err)
//xset('window',1)
//clf
subplot(2,2,2)
plot(x,Y,'*b')
plot2d(x,z,5)
xtitle('Ajustamento da equação de Gompertz','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')

disp(['yf=',+string(p(1)), 'R=',+string(exp(-p(2))), 'c=',+string(p(3))])

//mediana do tempo de extinção
R=exp(-p(2));
to5=log(log(R)/log(1/(2*p(1))))/p(3);

if p(1)>0.5 then disp(['t0.5=',+string(to5)]);
end
if p(1)>0.85 then disp('**** Probabilidade de extinção elevada ****');
end

disp('Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos')
disp(p(1)*exp(-p(2))^exp(-p(3)*50))

t=[0:1:100]';
trv=[p(3)*log(R)*exp(-p(3)*t)];

subplot(2,2,4)
plot2d(t,[-p(1)*R^exp(-p(3)*t).*trv])
xgrid(2)
xtitle('Função da densidade da probabilidade','Anos no futuro','Densidade da probabilidade')

```

15 Conservação das Populações

A saída escrita do simulador é a seguinte:

0.6100637
1.3359263
0.4131438

lyf= 0.6100637 R= 0.2629145 c= 0.4131438 !

lt0.5= 4.6092906 !

Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos

0.6100637

Os gráficos que a acompanham são os da figura 15.15.

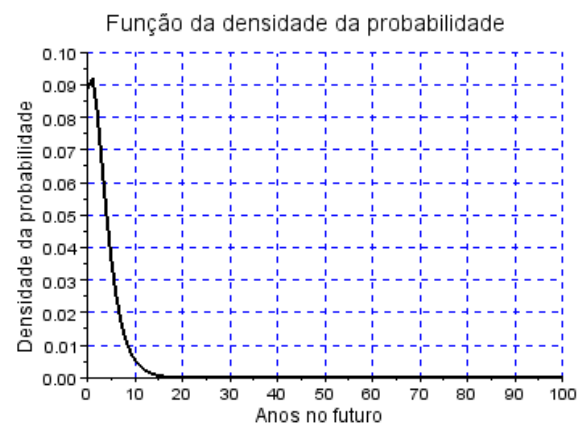
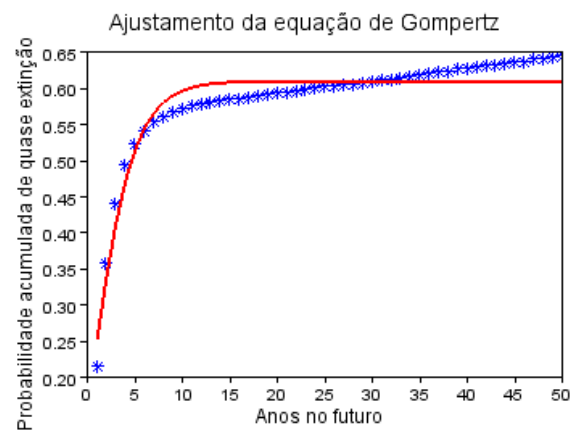
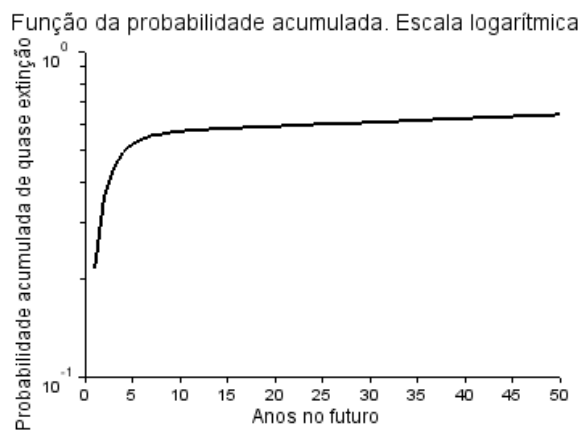


Figura 15.15. Saída do simulador DensiRick

A probabilidade de quase extinção proporcionada pelo modelo de Riccker (**0.6100637**) é

15 Conservação das Populações

superior à dada pela EGZ (**0.5730354**). Como o simulador DensiRick inclui o efeito da benesse, convém esclarecer melhor este assunto. Para isso fizemos 100 aplicações de cada um dos simuladores, ambos sem efeito de benesse, e obtivemos os histogramas da figura 15.16.

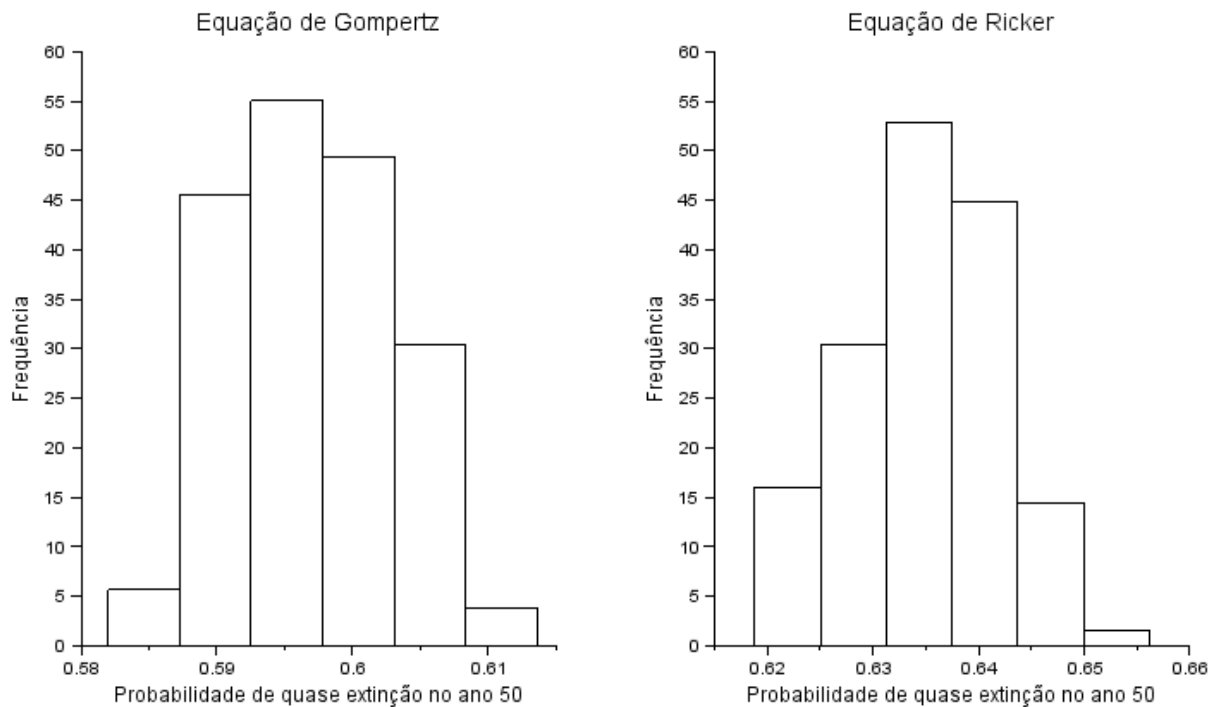


Figura 15.16. Histogramas de cem probabilidades de extinção no ano 50 obtidas tanto com o simulador DensiGPZ como com o simulador DensiRick

Este exercício foi repetido mais vezes e verificámos que as médias, das probabilidades de quase extinção no ano 50, das 100 realizações com o modelo Ricker são 0,03 a 0,04 superiores às médias obtidas com o simulador DensiEGZ. Do ponto de vista prático da gestão da população, esta diferença é irrelevante.

Um dos impactes negativos do homem na natureza é degradar os habitats. Isto tem como consequência diminuir as suas capacidades de sustentação, para as espécies que neles vivem, e as populações tornarem-se mais pequenas, correndo o risco de atingirem tamanhos em que a possibilidade de se extinguirem não pode ser ignorada. Nas áreas sob gestão ambiental, isto pode ser combatido com intervenções que atenuem a degradação (recuperação de ecossistemas) e assim aumentem as capacidades de sustentação locais. Importa aqui saber qual o efeito de vários níveis da capacidade de sustentação no risco de quase extinção. Esta informação pode ser obtida recorrendo à simulação.

Suponhamos a situação de uma população caracterizada pelos seguintes parâmetros:

Tamanho atual: 35 indivíduos

Nível de quase extinção, N_x : 20 indivíduos

Capacidade de sustentação: 50 indivíduos

Variância ambiental: 0,1

Variância demográfica: 0,01

15 Conservação das Populações

Ruído vermelho

Padrão gompertziano de crescimento

Caixa 15.5. Simulador ProbextKapas

```
//Simulador ProbextKapas
//© L. S. Barreto, 2013
//CDF de quase extinção para vários níveis
//da capacidade de sustentação
clear
results=[];
Prob50=[];
clf
//limite de quase extinção
Nx=20;
//variâncias das estocacidades
sig2a=0.1;sig2d=0.01;
for k=50:100:450
    PrExt=zeros(50,1);
    for j=1:5000
        n=35;wov=1;
        for t=1:1:50
            //variância e desvio padrão globais
            sig2=sqrt(sig2a+sig2d/n);
            //variável aleatória com ruído vermelho
            s=grand(1,"nor",0,sig2);
            wv=0.8*wov+s*(1-(0.8)^2)^0.5;
            //modelo discreto estocástico de Gompertz
            n=n*(exp(0.4*log(k)-0.4*log(n))+rand(1,'normal')*wv);
            //verificar se ocorreu a quase extinção
            if n<=Nx
                PrExt(t)=PrExt(t)+1;
                break;
            end
            wov=wv;
        end
    end
    PrExt=cumsum(PrExt/5000);
    results=[results PrExt];
    Prob50=[Prob50 PrExt(50)];
end
subplot(1,2,1)
plot([results])
xlabel("Probabilidades de quase extinção","Anos no futuro","Probabilidade acumulada de extinção");
xgrid();
legend(['K=50';'K=150';'K=250';'K=350';'K=450'],4)
subplot(1,2,2)
ks=[50 150 250 350 450];
plot2d(ks,Prob50)
xlabel("Probabilidades de quase extinção no ano 50","Capacidade de sustentação","Probabilidade acumulada de extinção");
xgrid();
```


15 Conservação das Populações

```
disp('Probabilidades acumuladas de quase extinção no ano 50')
disp([Prob50])
```

Construímos o simulador **ProbextKapas** (caixa 15.5) que estima as probabilidades de quase extinção para as capacidades de sustentação de 50, 150, 250, 350 e 450 indivíduos, nos 50 futuros anos.

Obtemos o resumo seguinte das probabilidades de quase extinção no futuro ano 50 e para as capacidades de sustentação consideradas:

Probabilidades acumuladas de quase extinção no ano 50

0.9004 0.5478 0.4576 0.402 0.3808

O maior ganho de diminuição de risco de quase extinção obtém-se no primeiro aumento da capacidade de sustentação, de 50 para 150 (de 0,9004 para 0,5478). O nível a escolher, como meta atingir com a intervenção que se faça, depende dos meios ao dispor do gestor e da necessidade da sua eventual alocação por outras espécies que estejam em situação semelhante.

O simulador dá-nos também os gráficos da figura 15.17.

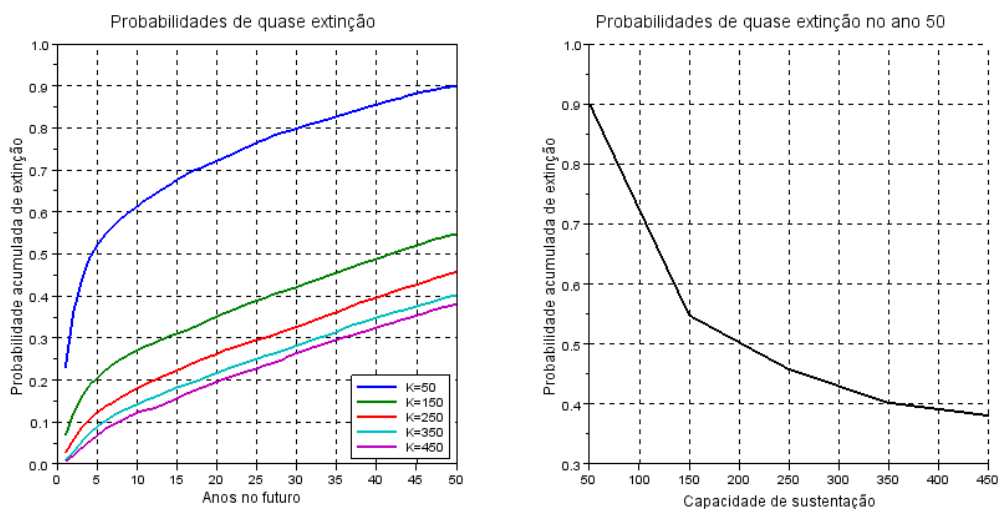


Figura 15.17. Efeitos da capacidade de sustentação no risco de quase extinção

Antes de prosseguirmos, convém deixar claro o seguinte :

- A introdução da estocacidade nos modelos simulatórios pode ser feita de várias maneiras, e o efeito dela na dinâmica da população depende da forma como o fazemos.
- Os modelos da PVA que assumam o ruído branco (secção 8.11), se ele for na realidade vermelho, fornecem resultados pouco precisos
- Em geral, o ruído vermelho tende a aumentar o risco de extinção, mas podem ocorrer situações em que se verifique o contrário (Morris e Doak, 2002:135-136).

15 Conservação das Populações

15.5 PVA de Populações Estruturadas

Do mesmo modo que o recurso a um modelo estruturado de uma população (capítulos 8 e 9) permite abordar de maneira mais detalhada a modelação do aproveitamento dessa população e por isso tomar melhores decisões a seu respeito (secção 14.9), estes mesmos modelos permitem melhores PVA que as obtidas na secção anterior e, similarmente, tomar decisões melhor fundamentadas e mais pormenorizadas sobre a conservação da população.

Os modelos estruturados requerem colheitas de dados mais diversificadas e demoradas, por isso são mais exigentes em tempo, qualificação do pessoal e recursos financeiros. No entanto, proporcionam as seguintes vantagens, agora desagregadas:

- A análise da sensibilidade de λ_1 (secção 8.10) permite detetar as vulnerabilidades da persistência da espécie, concentrar nelas esforços de aferição, de melhoria e de análise na perspectiva da conservação.
- Torna mais fácil promover a conciliação da exploração com a conservação.
- No caso de espécies de grande longevidade, permitem melhores previsões da futura dinâmica das suas populações.

As PVA de populações estruturadas podem ser feitas utilizando três procedimentos diferentes:

1. Ao nível da matriz de projecção. Aqui temos ainda duas possibilidades:
 - 1.1. Usando a matriz na projecção
 - 1.2. Usando um equivalente estocástico λ_s de λ_1
2. Ao nível das taxas vitais ou elementos da matriz de projecção
3. Utilizando um modelo de difusão

Começamos pela utilização global da matriz de Leslie. O leitor deve rememorar as secções 8.7 a 8.9.

15.5.1 PVA Usando as Matrizes de Projecção e λ_s

Usando a matriz. Vamos utilizar a matriz que estabelecemos para o lince ibérico, apresentada na figura 8.16, que deve ser revisitada. A matriz inserida na figura foi estabelecida analiticamente usando o procedimento descrito na secção 9.3. Suponhamos agora que durante vários anos foram colhidos dados sobre uma população de lince ibérico e a estocacidade anual da dinâmica da população levou à obtenção das seguintes quatro matrizes referentes a anos diferentes:

$$\begin{array}{cc}
 \mathbf{a1} & \mathbf{a2} \\
 \left(\begin{array}{cccc} 0 & 0 & 0,87 & 0 \\ 0,4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0,8104 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0861 & 0,2466 \end{array} \right) & \left(\begin{array}{cccc} 0 & 0 & 0,85 & 0 \\ 0,3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,6 & 0,8 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0841 & 0,2366 \end{array} \right) \\
 \\
 \mathbf{a3} & \mathbf{a4} \\
 \left(\begin{array}{cccc} 0 & 0 & 0,7 & 0 \\ 0,2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,9 & 0,87 & 0 \\ 0 & 0 & 0,061 & 0,1 \end{array} \right) & \left(\begin{array}{cccc} 0 & 0 & 0,9 & 0 \\ 0,6 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,8 & 0,84 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0891 & 0,3 \end{array} \right)
 \end{array}$$

15 Conservação das Populações

Admitimos que estas quatro matrizes correspondem aos quatro estados do ambiente mais frequentes e de maior impacto na população e têm igual probabilidade de ocorrer. A nossa estratégia de simulação é gerar números aleatórios, independentes uns dos outros (ruído branco) e conforme o valor obtido utilizar uma das matrizes para a projeção anual da população. Fazemos 1000 simulações de 50 anos de projeção e traçamos o histograma dos tamanhos da população. Isto é realizado pelo simulador **Lmatrizes**, inserido na Caixa 15.6.

Caixa 15.6. Simulador Lmatrizes

```
//Simulador Lmatrizes
//(c) L. S. Barreto, 2013
//Introduzir as quatro matrizes
a1=[0 0 0.87 0;0.4 0 0 0 ;0 0.7 0.8104 0;...
0 0 0.0861 0.2466];
a2=[0 0 0.85 0;0.3 0 0 0 ;0 0.6 0.8 0;...
0 0 0.0841 0.2366];
a3=[0 0 0.7 0;0.2 0 0 0 ;0 0.9 0.87 0;...
0 0 0.061 0.1];
a4=[0 0 0.9 0;0.6 0 0 0 ;0 0.8 0.84 0;...
0 0 0.0891 0.3];
mats=[a1(:) a2(:) a3(:) a4(:)];
//probabilidades iguais de ocorrência de cada matriz
penv=[0.25 0.25 0.25 0.25];
//tamanho inicial da população
n0=[30;0;0;0];
//número de estádios
s=4;
//soma das probabilidades
cumdist=cumsum(penv);
//vetor auxiliar para receber dados a criar
nfin=[];
//Fazer mil projeções de 50 anos
for i=1:1000
    n=n0;
    for t=1:50
        x=sum(rand(555)>=cumdist)+1;
        A=matrix(mats(:,x),s,s);
        n=A*n;
    end
    nfin=[nfin sum(n)];
end
nfin=gsort(nfin);
//fazer um histograma dos tamanhos finais da população
histplot(50, [nfin])
xtitle(' ','Tamanho da população em t=50','Número de ocorrências')
media=mean(nfin);mediana=median(nfin);dp=st_deviation(nfin);
disp(['média=',string(media),' mediana=',string(mediana),'desvio padrão=',string(dp)])
```

Obtém-se o histograma da figura 15.18 e a seguinte saída:

15 Conservação das Populações

!média= 107.02615 mediana= 81.107033 !

!desvio padrão= 79.333205 !

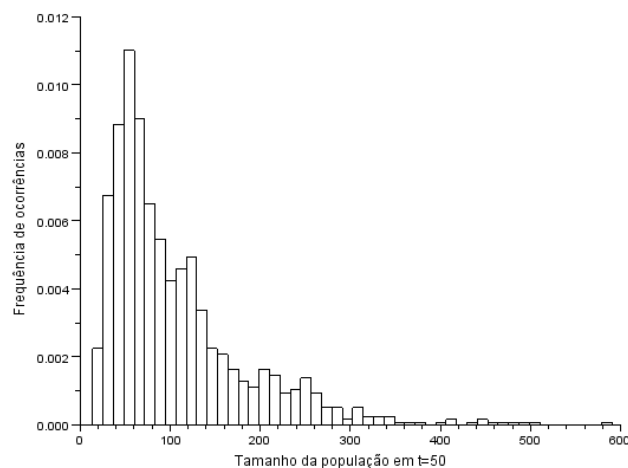


Figura 15.18. Histograma dos tamanhos de 1000 populações simuladas com o programa Lmatrizes. O tamanho inicial da população foi sempre igual a 30 indivíduos na classe I (nascidos ou recrutamento)

Esta população de lince ibérico, nas condições em que existe, não corre elevado risco de extinção. Começou com trinta nascidos e 50 anos depois, em média, tem três vezes mais indivíduos (107).

Os tamanhos da população têm uma distribuição lognormal, como se comprova no R, utilizando as bibliotecas *popbio* (simulação) e *fitdistrplus* (ajustamento da distribuição lognormal). A figura 15.19 não deixa dúvidas sobre a distribuição do número total de lincos das populações simuladas. A figura 6.3A, do Apêndice II, do capítulo 6, deve ser comparada com esta.

Caixa 15.7. Ajustamento da lognormal a 1000 projeções estocásticas de populações de lince ibérico usando quatro matrizes

```
#matrizes do LI
rm()
matr1<-matrix(c(0, 0, 0.87, 0, 0.4, 0, 0, 0, 0, 0.7, 0.8104, 0, 0, 0, 0.0861, 0.2466),4,4,nrow=4)
matr2<-matrix(c(0, 0, 0.85, 0, 0.3, 0, 0, 0, 0, 0.6, 0.8, 0, 0, 0, 0.0841, 0.2366),4,4,nrow=4)
matr3<-matrix(c(0, 0, 0.7, 0, 0.2, 0, 0, 0, 0, 0.9, 0.87, 0, 0, 0, 0.61, 0.1),4,4,nrow=4)
matr4<-matrix(c(0, 0, 0.9, 0, 0.6, 0, 0, 0, 0, 0.8, 0.84, 0, 0, 0, 0.0891, 0.3),4,4,nrow=4)
rownames(matr1)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr1)<-c('nasc','jov','adul','senil')
rownames(matr2)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr2)<-c('nasc','jov','adul','senil')
rownames(matr3)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr3)<-c('nasc','jov','adul','senil')
```

Caixa 15.7. Conclusão

```

rownames(matr4)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr4)<-c('nasc','jov','adul','senil')
matris<-list(matr1,matr2,matr3,matr4)

n<-c(30,0,0,0)
names(n)<-c("nasc", "jov", "adul", "senil")
library(popbio)
x.eq<-stoch.projection(matris, n, nreps=1000)

x.uneq<-stoch.projection(matris, n, nreps=1000, prob=c(.2,.2,.2,.4))
hist(apply(x.eq, 1, sum), xlim=c(0,1000), ylim=c(0,700), col="green",
breaks=seq(0,5000, 100), xlab="Final population size at t=50", main=' ')
par(new=TRUE)

y<-apply(x.eq, 1, sum)
library(fitdistrplus)
fitg <- fitdist(y, "lnorm")
summary(fitg)
#plot(fitg)
split.screen(fig=c(2,2))
screen(1)
cdfcomp(fitg, addlegend=FALSE,main="Função da probabilidade acumulada empírica e
teórica",xlab="Dados",ylab="FPA")
screen(2)
denscomp(fitg, addlegend=FALSE,main="Histograma e densidades teóricas",xlab="Dados",ylab="Densidade")
screen(3)
ppcomp(fitg, addlegend=FALSE,main="Gráfico P-P", xlab="Probabilidade teórica",ylab="Probabilidade empírica")
screen(4)
qqcomp(fitg, addlegend=FALSE, main="Gráfico Q-Q", xlab="Quantil teórico",ylab="Quantil empírico")

```

Comparando os dois gráficos, compreende-se porque o ajustamento da Apêndice II é pouco convincente, por a amostrada de dados ser curta. Com mil valores, as dúvidas dissipam-se. As FPA empírica e teórica são coincidentes.

O sumário do ajustamento é o seguinte:

Fitting of the distribution 'lnorm' by maximum likelihood

Parameters :

	estimate	Std. Error
meanlog	4.5162618	0.02067743
sdlog	0.6538777	0.01462100

Loglikelihood: -5510.365 AIC: 11024.73 BIC: 11034.55

Correlation matrix:

	meanlog	sdlog
meanlog	1	0
sdlog	0	1

Como se pode ver pela listagem inserida na caixa 15.7, a biblioteca *popbio* permite considerar probabilidades de ocorrência desiguais para as matrizes.

15 Conservação das Populações

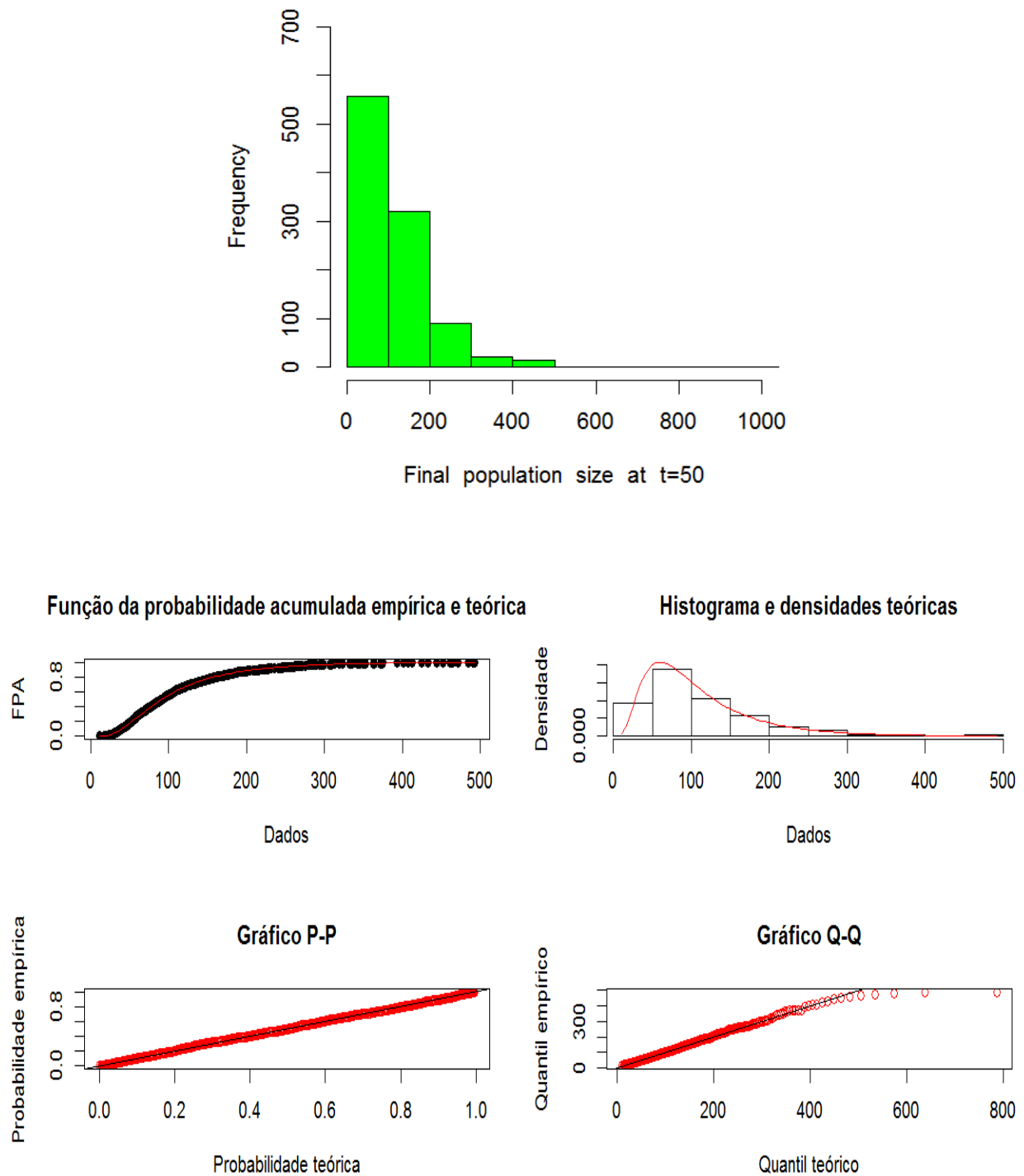


Figura 15.19. Histograma de simulações idênticas às realizadas com a listagem da caixa 15.6, mas feitas no R, com a

15 Conservação das Populações

listagem da caixa 15.7 e ajustamento da distribuição lognormal aos dados obtidos. População inicial usada idêntica à da figura 15.18

Usando λ_s . A distribuição lognormal do número total de indivíduos de uma população estruturada repete um padrão que encontramos nas populações não estruturadas e permitia a aplicação do modelo de difusão (subsecção 15.4.1). A aplicação do modelo de difusão pressupõe a existência de um valor $\mu = \ln(\lambda_G)$. Por analogia, nós admitimos que será possível obter um valor λ_s homólogo de λ_G , o que depois também permitirá obter valores homólogos de μ e σ^2 para a população estruturada. São homólogos porque permitem obter projeções da população estruturada, como o fizemos com λ_G , μ e σ^2 com as populações não estruturadas.

A notação λ_s é a mais utilizada na literatura e por isso foi adotada. O **s** vem de *structured*, estruturado/a em inglês.

λ_s pode ser calculado quer por via **analítica** quer por via **simulatória**. Nomeemos o tamanho total de uma população estruturada no instante t por N_t .

A aplicação do simulador Lmatrizes (caixa 15.6), pelo menos 10000 vezes, permite obter uma longa série de valores $\ln(N_{t+1}/N_t)$. A sua média aritmética dá-nos uma estimativa de λ_s , obtida por simulação.

Admitindo que os elementos das matrizes de projeção não variam muito de ano para ano, Tuljapurkar (1982) deduziu a seguinte expressão para λ_s :

$$\ln \lambda_s = \ln \lambda_{1m} - \frac{1}{2} \left(\frac{\tau^2}{\lambda_{1m}^2} \right) \quad (15.13)$$

em que

$$\tau^2 = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s \sum_{k=1}^s \sum_{l=1}^s \text{Cov}(a_{ij}, a_{kl}) S_{ijm} S_{klm} \quad (15.14)$$

Para se obter os elementos das equações (15.13) e (15.14) começamos por achar a média aritmética de cada elemento das matrizes disponíveis. Por exemplo, no caso simulado do lince fazíamos a matriz média $a_m = 1/4(a_1 + a_2 + a_3 + a_4)$. À matriz média corresponde um valor próprio dominante λ_{1m} , cuja matriz das suas sensibilidades aos elementos de a_m é S_m . **s** é o número de classes ou estádios da matriz de projeção (no caso do lince 4). $\text{Cov}(a_{ij}, a_{kl})$ é a covariância entre os elementos matriciais dentro dos parenteses. Quando $i=k$ e $j=l$ os elementos pertencem à mesma matriz anual. Se $i \neq k$ ou $j \neq l$ os elementos pertencem a matrizes diferentes e a covariância mede a associação que há entre elementos de anos diferentes.

As covariâncias estimam tanto associações intra anuais como inter anuais de parâmetros da população, que tanto podem ser positivas como negativas. Como anos favoráveis tanto devem promover a natalidade como a sobrevivência é natural que estes parâmetros possam ter uma associação positiva. Do mesmo modo, a associação entre a mortalidade e a sobrevivência é negativa.

Temos assim uma forma de estimar $\ln \lambda_s$ que corresponde a μ (população não estruturada). O termo τ^2 / λ_{1m}^2 é uma estimativa da variância de $\ln \lambda_s$, correspondendo a σ^2 .

Na caixa 15.8, inserimos a listagem, para o Scilab, do programa **Lambdas**, que calcula os valores de λ_s pelos dois métodos mencionados, para as mesmas quatro matrizes de lince ibérico.

15 Conservação das Populações

Caixa 15.8. Listagem do programa Lambdas

```
//Programa Lambdas
a1=[0 0 0.87 0;0.4 0 0 0 ;0 0.7 0.8104 0;...
    0 0 0.0861 0.2466];
a2=[0 0 0.85 0;0.3 0 0 0 ;0 0.6 0.8 0;...
    0 0 0.0841 0.2366];
a3=[0 0 0.7 0;0.2 0 0 0 ;0 0.9 0.87 0;...
    0 0 0.061 0.1];
a4=[0 0 0.9 0;0.6 0 0 0 ;0 0.8 0.84 0;...
    0 0 0.0891 0.3];

matrices=[a1(:) a2(:) a3(:) a4(:)];
penv=[.25 .25 .25 .25];
// número de simulações
maxt=50000;
//*****

s=sqrt(size(matrices,1)); // s=número of classes
numenvts=size(matrices,2);
cumdist=cumsum(penv); // FPA dos estados ambientais

//Calcular a matriz média ponderada
amed=zeros(s^2,1);
E=zeros(s^4,1);
for i=1:numenvts
    A=matrices(:,i);
    E=E+penv(i)*kron(A,A);
    amed=amed+penv(i)*A;
end
C=(E-kron(amed,amed))*numenvts/(numenvts-1);
C=matrix(C,s^2,s^2);
amed=1/4*(a1+a2+a3+a4);
[z]=spec(amed);
lambmed=max(abs(z));
[ab,x,bs]=bdiag(amed,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:))';
S=w1*v1';
n=w1/sum(w1);
Svec=S(:);
tau2=Svec'*C*Svec;
loglams=log(lambmed)-tau2/(2*lambmed^2)
lams=exp(loglams) ;
disp(['Lambda Tuljapurkar=',string(lams)])
```


Caixa 15.8. Conclusão

```
//Método simulatório
for i=1:50000
z=sum(rand(555)>=cumdist)+1;
A=matrix(matrices(:,z),s,s);
n=A*n;
N=sum(n);
r(i)=log(N);
n=n/N;
end
loglsim=mean(r)
var=(st_deviation(r))^2;
errpad=1.96*var/50000;
intloglamb=[loglsim-errpad loglsim+errpad];
disp("Intervalo de confiança de logaritmo de lambda simulado")
disp(intloglamb)
lamsim=exp(loglsim);
disp(['Lambda simulado=',string(lamsim)])
intlamb=exp(intloglamb);
disp("Intervalo de confiança de lambda simulado")
disp(intlamb)
```

A saída do programa é a seguinte:

!Lambda Tuljapurkar= 1.0406673 !

Intervalo de confiança de logaritmo de lambda simulado

0.0409858 0.0409866

!Lambda simulado= 1.0418377 !

Intervalo de confiança de lambda simulado

1.0418373 1.0418382

Os valores de $\lambda_s > 1$ confirmam que a população não caminha para a extinção, como concluímos anteriormente.

É possível também obter estimativas de λ_s , no R, recorrendo à biblioteca *popbio*, e utilizando a função *stoch.growth.rate*, como se ilustra na caixa 15.9.

15 Conservação das Populações

Caixa 15.9. Listagem para obter λ_s , no R, recorrendo à biblioteca popbio

```
#matrizes do LI
rm()
matr1<-matrix(c(0, 0, 0.87, 0, 0.4, 0, 0, 0, 0, 0.7, 0.8104, 0, 0, 0, 0.0861, 0.2466),4,4,nrow=4)
matr2<-matrix(c(0, 0, 0.85, 0, 0.3, 0, 0, 0, 0, 0.6, 0.8, 0, 0, 0, 0.0841, 0.2366),4,4,nrow=4)
matr3<-matrix(c(0, 0, 0.7, 0, 0.2, 0, 0, 0, 0, 0.9, 0.87, 0, 0, 0, 0.61, 0.1),4,4,nrow=4)
matr4<-matrix(c(0, 0, 0.9, 0, 0.6, 0, 0, 0, 0, 0.8, 0.84, 0, 0, 0, 0.0891, 0.3),4,4,nrow=4)
rownames(matr1)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr1)<-c('nasc','jov','adul','senil')
rownames(matr2)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr2)<-c('nasc','jov','adul','senil')
rownames(matr3)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr3)<-c('nasc','jov','adul','senil')
rownames(matr4)<-c('nasc','jov','adul','senil')
colnames(matr4)<-c('nasc','jov','adul','senil')

matris<-list(matr1,matr2,matr3,matr4)

n<-c(30,0,0,0)
names(n)<-c("nasc", "jov", "adul", "senil")
library(popbio)
stoch.growth.rate(matris, prob = NULL, maxt = 50000, verbose=TRUE)
```

A saída obtida é a seguinte, e reporta-se aos logaritmos de λ_s :

\$approx	
[1] 0.03986215	Tuljapurkar
\$sim	
[1] 0.04082068	Simulação
\$sim.CI	
[1] 0.04006847 0.04157288	Intervalo de confiança do valor obtido por simulação

Os valores são virtualmente iguais aos obtidos no Scilab, e confirma-se a persistência da população.

15.5.2 PVA Usando as Taxas Vitais

As matrizes de Leslie são um artefacto de cálculo e análise, como vimos nos capítulos 8 e 9. A realidade biológica reside nas taxas vitais. Por isso, com estas taxas, construímos outro modelo formulado sob a forma de um sistema de EDO (secção 9.4). Vamos agora abordar a PVA na perspetiva da variação individual das taxas vitais, ou dos elementos da matriz de Leslie.

15 Conservação das Populações

Certamente que temos de ter cuidado ao fazer variar as taxas vitais:

- Elas têm que assumir valores que respeitem os limites da sua variação na natureza;
- Devem respeitar o padrão dessa variação (frequências da ocorrência dos valores);
- Não podem violar as relações entre as variações de cada uma delas (correlação).
- A soma das frações da mortalidade, transição e permanência de uma classe devem somar 1.

Como dissemos na secção 8.11, existem várias maneiras de introduzir estocacidade na simulação de um modelo. Nessa secção, recorreremos a uma matriz de Leslie que estabelecemos para o lince ibérico e assentámos a escolha do procedimento na sensibilidade de λ_1 , fazendo variar estocasticamente, de modo arbitrário, a taxa vital relativamente à qual λ_1 tinha maior sensibilidade (ver figuras 8.22 e 8.23). *Esta variação dos elementos da matriz, a que a taxa de crescimento da população é mais sensível, pode ser feita de uma maneira sistemática (e.g., Barreto, 2009:quadros 3 e 4) com o fim de obter indicações para o ordenamento da população, úteis ao gestor, no seu esforço para evitar a sua extinção.*

Podemos basear-nos nos padrões detetados de variação individual de cada taxa vital, e não incluir explicitamente as variâncias ambiental e demográfica no modelo. Temos, aqui, de estimar, para cada taxa vital, a sua *média, variância e correlações* com as outras taxas vitais. Criamos valores coerentes destas taxas, que respeitem estes três estatísticos, e procedemos a simulações da dinâmica da população. A distribuição mais frequentemente usada para as fecundidades (*elementos da primeira linha da matriz de Leslie*), que variam de zero até qualquer outro valor positivo é a *distribuição lognormal*. Para as taxas de *permanência e transição*, que só assumem valores positivos entre zero e um, a eleita por muitos investigadores é a *distribuição beta*. Um procedimento para obter valores aleatórios destas duas distribuições que obedeçam a correlações existentes entre as taxas vitais envolvidas é descrito em Morris e Doak (2002:282-299).

Outra alternativa é utilizar explicitamente a variância ambiental e a demográfica para introduzir a estocacidade na geração da aleatoriedade que vai determinar o valor da taxa que ocorre e deve ser utilizado no modelo da população.

Em qualquer dos casos, podemos escolher um tipo de ruído branco ou não (secção 8.11). É também possível assumir que a resposta da população ao meio é mediada por um mecanismo de amortecimento (ou homeostasia) que depende do estado da população. Modelei e apliquei um destes mecanismos em Barreto (2006).

Para uma dada espécie, a correlação entre as taxas vitais de uma população de estádios, em meu entender, não deve ser encarada como uma característica que se aplica a todas as suas populações locais. Anos favoráveis para todos os estádios, nalgumas situações reais, pela abundância de presas que criam, podem atrair mais predadores e aumentar a mortalidade dos estádios mais vulneráveis, geralmente aqueles de menor idade, enquanto os estádios de maior idade vêm a sua sobrevivência melhorada. As populações dos predadores, por seu lado, podem variar de tamanho e variedade, de local para local.

Apresento um simulador, em Scilab, que gera valores aleatórios da fecundidade recorrendo a uma distribuição lognormal e das taxas de transição e permanência utilizando distribuições beta. Ignorei correlações entre as taxas e assumi que não existe limitação de territórios nem de machos, a refrear o crescimento da população. A matriz utilizada é a do lince ibérico. Considerei duas situações: a) a de ruído branco (condições ambientais anuais independentes umas das outras); b) ruído vermelho (as condições ambientais anuais dependem das ocorridas no ano anterior). Considero a influência da estocacidade ambiental e da

15 Conservação das Populações

demográfica. Para melhor referência, chamo ao simulador **Libraver**.

A saída escrita do programa é a seguinte:

0.9604598 2.110393 0.1145280 lyf= 0.9604598 R= 0.1211903 c= 0.1145280 ! lt0.5= 10.245116 ! **** Probabilidade de extinção elevada **** Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos 0.9538771		Ruído branco
0.9921934 1.284493 0.5283957 lyf= 0.9921934 R= 0.2767909 c= 0.5283957 ! lt0.5= 1.188973 ! **** Probabilidade de extinção elevada **** Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos 0.9921934		

Comparando a saída escrita e a gráfica é conspícuo que a sobreposição do ruído vermelho aumenta o risco de extinção da população. Aumentou-se a variância e ela não é independente de um ano para o seguinte. Logo no primeiro ano, na situação de ruído vermelho, atinge-se a probabilidade de extinção de 50%, o que na sua ausência só ocorre aos dez anos. A probabilidade de quase extinção igual a 85% é atingida no futuro quarto ano com o ruído vermelho, enquanto na população sujeita só a ruído branco isso verifica-se no futuro ano 25.

15 Conservação das Populações

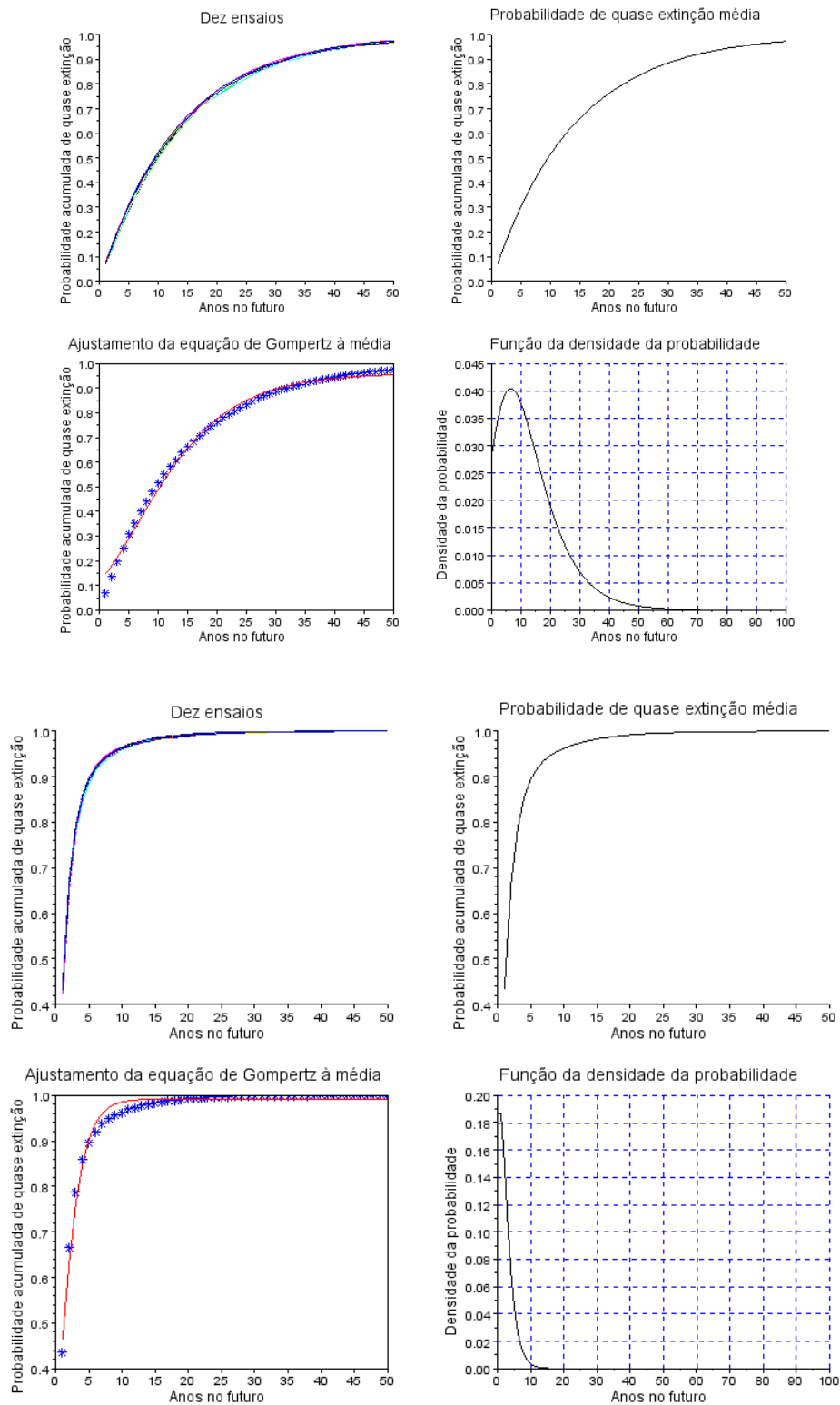


Figura 15.20. PVA de uma população de lince ibérico, com o programa Libraver. Os quatro primeiros gráficos correspondem à situação só com ruído branco. Os quatro gráficos inferiores com ruído vermelho

15 Conservação das Populações

Caixa 15.10. Simulador Llibraver

```
//Simulador Llibraver
//(c) L. S. Barreto, 2013
//Taxas vitais estocástica
//Ausência e presença de ruído vermelho

clear
S=zeros(50,1);C=zeros(50,1);
n0=[100;20;30;20];
//a1=[0 0 0.87 0;0.4 0 0 0 ;0 0.7 0.8104 0;...
//0 0 0.0861 0.2466];
Nx=85;
results=[];
jmax=5000;
nmax=10;
for i=1:nmax
    PrExt=zeros(50,1);
    //variâncias
    va=0.0228367;vd=0.0031284;
    for j=1:jmax
        n=n0;
        for t=1:50
            v=sqrt(va+vd/sum(n));
            a13=exp(grand(1,1,'nor',-0.1392621,0.005));
            a21=grand(1,1,"bet",3.2,5);
            a32=grand(1,1,"bet",10.5,6) ;
            a33=grand(1,1,"bet",13.7768,3);
            a43= grand(1,1,"bet",1.8942,22);
            a44=grand(1,1,"bet",7.1514,25);

            if a43+a33>1 then a43=0.90-a33;
            end

            A=[0 0 a13 0;a21 0 0 0 ;0 a32 a33 0;0 0 a43 a44];
            N=A*n;

            if sum(N)<Nx
                PrExt(t)=PrExt(t)+1;
                break;
            end
        end
    end
    PrExt=cumsum(PrExt/jmax);
    S=[S PrExt];
    results=[results PrExt];
end
t=1:1:50;
```

Caixa 15.10. Continuação

```

clf
subplot(2,2,1)
for i=1:nmax
    plot2d(t,[results(:,i)],i)
end
xlabel('Dez ensaios','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')
for i=1:50
    C(i,1)=C(i,1)+sum(S(i,:));
end

M=1/nmax*C;
subplot(2,2,2)
plot2d(t,M')
xlabel('Probabilidade de quase extinção média','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')

deff('y=FF(x)','y=a*exp(-b*exp(-c*x))')
X=[];Y=[];
x=[1:1:50];
Y=M;X=[X,x];
Z=[Y';X];
deff('e=G(p,z)','a=p(1),b=p(2),c=p(3),y=z(1),x=z(2),e=y-FF(x)')
[p,err]=datafit(G,Z,[0.9;0.5;0.6]);
disp(p)
R=Y(1)/p(1)
err=0;z=[];
t=1:1:50;
z=p(1)*exp(-p(2)*exp(-p(3)*t));
e=(abs(z'-Y)/Y)*100;
err=err+e;
eapm=mean(err)
//xset('window',1)
//clf
subplot(2,2,3)
plot(x,Y,'*b')
plot2d(x,z,5)
xlabel('Ajustamento da equação de Gompertz à média','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')

disp(['yf=',+string(p(1)),'R=',+string(exp(-p(2))), 'c=',+string(p(3))])

//mediana do tempo de extinção

R=exp(-p(2));
to5=log(log(R)/log(1/(2*p(1))))/p(3);

if p(1)>0.5 then disp(['t0.5=',+string(to5)]);
end

```

15 Conservação das Populações

Caixa 15.10. Continuação

```
if p(1)>0.85 then disp('**** Probabilidade de extinção elevada ****')
end

disp('Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos')
disp(p(1)*exp(-p(2))^exp(-p(3)*50))

t=[0:1:100]';
trv=[p(3)*log(R)*exp(-p(3)*t)];

subplot(2,2,4)
plot2d(t,[ -p(1)*R^exp(-p(3)*t).*trv])
xgrid(2)
xtitle('Função da densidade da probabilidade','Anos no futuro','Densidade da probabilidade')

//***** Ruído vermelho

clear
S=zeros(50,1);C=zeros(50,1);
n0=[100;20;30;20];
//a1=[0 0 0.87 0;0.4 0 0 0 ;0 0.7 0.8104 0;...
//0 0 0.0861 0.2466];
Nx=85;
results=[];
jmax=5000;
nmax=10;
for i=1:nmax
    PrExt=zeros(50,1);
    //variâncias
    va=0.0228367;vd=0.0031284;
    for j=1:jmax
        n=n0;wov=1;
        for t=1:50
            v=sqrt(va+vd/sum(n));
            //variável aleatória
            s=grand(1,"nor",0,v);
            wv=0.8*wov+s*(1-(0.8)^2)^0.5;

            a13=exp(grand(1,1,'nor',-0.1392621,0.005));
            a21=grand(1,1,"bet",3.2,5);
            a32=grand(1,1,"bet",10.5,6) ;
            a33=grand(1,1,"bet",13.7768,3);
            a43= grand(1,1,"bet",1.8942,22);
            a44=grand(1,1,"bet",7.1514,25);
            //introduzir ruído vermelho
            a13=a13+rand(1,'normal')*wv;
            a21=a21+rand(1,'normal')*wv;
```


Caixa 15.10. Continuação

```

a32=a32+rand(1,'normal')*wv;
a33=a33+rand(1,'normal')*wv;
aA43=a43+rand(1,'normal')*wv;
//Forçar soma =1 para as taxas vitais das adultas
if a43+a33>1 then a43=0.90-a33;
end
a44=a44+rand(1,'normal')*wv;

A=[0 0 a13 0;a21 0 0 0 ;0 a32 a33 0;0 0 a43 a44];
N=A*n;

if sum(N)<Nx
    PrExt(t)=PrExt(t)+1;
    break;
end
wov=wv;
end
end
PrExt=cumsum(PrExt/jmax);
S=[S PrExt];
results=[results PrExt];
end
t=1:1:50;
xset('window',1)
clf
subplot(2,2,1)
for i=1:nmax
    plot2d(t,[results(:,i)]',i)
end
xlabel('Dez ensaios','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')
for i=1:50
    C(i,1)=C(i,1)+sum(S(i,:));
end

M=1/nmax*C;
subplot(2,2,2)
plot2d(t,M')
xlabel('Probabilidade de quase extinção média','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')

deff('y=FF(x)','y=a*exp(-b*exp(-c*x))')
X=[];Y=[];
x=[1:1:50];
Y=M;X=[X,x];
Z=[Y';X];
deff('e=G(p,z)','a=p(1),b=p(2),c=p(3),y=z(1),x=z(2),e=y-FF(x)')
[p,err]=datafit(G,Z,[0.9;0.5;0.6]);

```

15 Conservação das Populações

Caixa 15.10. Conclusão

```

disp(p)
R=Y(1)/p(1)
err=0;z=[];
t=1:1:50;
z=p(1)*exp(-p(2)*exp(-p(3)*t));
e=(abs(z'-Y)./Y)*100;
err=err+e;
eapm=mean(err)
//xset('window',1)
//clf
subplot(2,2,3)
plot(x,Y,'*b')
plot2d(x,z,5)
xtitle('Ajustamento da equação de Gompertz à média','Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase
extinção')

disp(['yf=',+string(p(1)), 'R=',+string(exp(-p(2))), 'c=',+string(p(3))])

//mediana do tempo de extinção

R=exp(-p(2));
to5=log(log(R)/log(1/(2*p(1))))/p(3);

if p(1)>0.5 then disp(['t0.5=',+string(to5)]);
end

if p(1)>0.85 then disp('**** Probabilidade de extinção elevada ****')
end

disp('Probabilidade de quase extinção daqui a 50 anos')
disp(p(1)*exp(-p(2))^exp(-p(3)*50))

t=[0:1:100]';
trv=[p(3)*log(R)*exp(-p(3)*t)];

subplot(2,2,4)
plot2d(t,[-p(1)*R^exp(-p(3)*t).*trv])
xgrid(2)
xtitle('Função da densidade da probabilidade','Anos no futuro','Densidade da probabilidade')

```

Vamos fazer uma inquirição simulatória, mantendo o mesmo tipo de estocacidade, sobre a influência tanto do número crítico de indivíduos que define o limiar de quase extinção (N_x), como do número de territórios. Para isso dividimos a classe 3, em duas: a das fêmeas que têm território e procriam e a das fêmeas que não ocupam território. O gráfico da figura 8.16 é substituído pelo da figura 15.21.

Na figura 15.22, inserimos um gráfico em que se esclarecem os efeitos de N_x e do número

15 Conservação das Populações

de territórios, obtido aplicando duas vezes o simulador **PrExtKNx**, inserido na caixa 15.11, com $N_x=5$ e 2.

O número de fêmeas com território varia de um ano para o outro (**nb** na listagem) é igual ao mínimo de dois valores: número de territórios desocupados ($k-nn(4)$) e número de fêmeas adultas sem território ($nn(3)$). Se existirem livres três territórios e só uma fêmea sem território, o número de territórios ocupados (e por isso de fêmeas a procriar) aumenta só de uma unidade. A mortalidade média das classes 3 e 4 é 10%, por isso a soma das frações da classe 3 que sobrevive e transita não pode ultrapassar 0,9. O simulador só considera a desocupação de territórios por as fêmeas que os retêm transitarem para a classe 5.

Vejamos a figura 15.22. Seja **k** o número de territórios. Quando $N_x=k=2$, o risco de extinção anula-se virtualmente ($=0,001$). Quando $N_x=5$, o risco de extinção torna-se inferior a 10% a partir de $k=5$. O risco de extinção é condicionado pela diferença entre N_x e o número de territórios existentes, e as variâncias demográfica e ambiental a que a população está sujeita. A variação de N_x pode ter assim um efeito bem vincado na probabilidade acumulada de quase extinção. Para outros pormenores consultar a listagem da caixa 15.11.

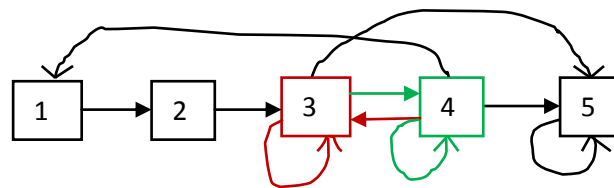


Figura 15.21. Representação diagramática de uma população de lince ibérico distinguindo as fêmeas adultas dispondo de território (classe 4) das que não dispõem dele (classe 3). As classes 1 e 2 continuam a ser de nascidas e jovens, respetivamente, e a classe 5 é agora a de adultos senis

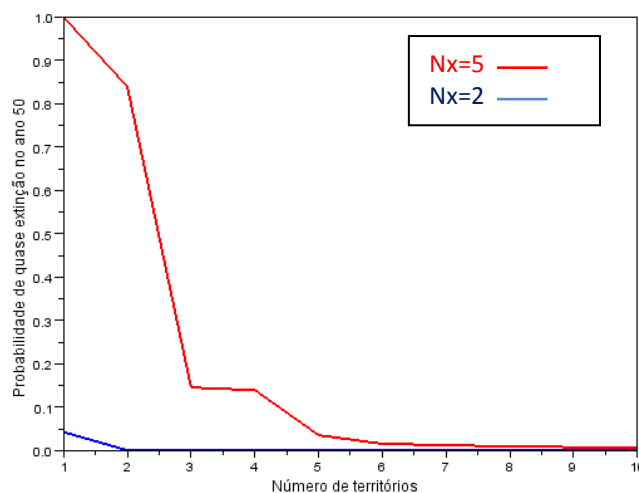


Figura 15.22. Simulação dos efeitos do número de territórios disponíveis para as fêmeas e do limiar crítico de quase extinção, com o programa da caixa 15.11, sobre a probabilidade acumulada de quase extinção. Caixa de legendas

15 Conservação das Populações

introduzida no processador de texto

Caixa 15.11. Simulador PrExtKNx

```
//Simulador PrExtKNx
//(c) L. S. Barreto, 2013

ks=[1 2 3 4 5 6 8 10];//números de territórios a ensaiar
a=size(ks);imax=a(2);//número de valores no vetor ks
n0=[4 2 4 3 2];//população inicial
Nx=2;//limite crítico de quase extinção
tmax=50;//horizonte temporal mais afastado
numreps=1000;//número de repetições
//fixar uma sequência de números aleatórios
grand("setgen","kiss");
e = [1 2 3 4];
grand("setsd",e(1),e(2),e(3),e(4));
grand("getsd")
//
for i=1:imax
    k=ks(i);Ns=[];

    for rep=1:numreps
        n=n0;
        for t=1:tmax
            //valores aleatórios das taxas vitais
            a13=exp(grand(1,1,'nor',-0.1392621,0.005));
            a21=grand(1,1,"bet",3.2,5);
            a32=grand(1,1,"bet",10.5,6) ;
            a33=grand(1,1,"bet",13.7768,3);
            a43= grand(1,1,"bet",1.8942,22);
            a44=grand(1,1,"bet",7.1514,25);
            //controlar os valores das taxas da classe 3
            if a43+a33>1 then a43=0.90-a33;
            end

            //projetar um período
            //vetor auxiliar para receber os novos valores
            nn(2)=a21*n(1);
            nn(3)=a32*n(2)+a33*n(3);
            nn(4)=a33*n(4);
            nn(5)=a43*(n(3)+n(4))+a44*n(5);
            n(1)=round(a13*n(4));
            nb=min([nn(3) k-nn(4)]);
            n(3)=nn(3)-nb;
            n(4)=nn(4)+nb;
            n(5)=nn(5);n(2)=nn(2);
            N=sum(n);
            N=sum(n);
            //verificar se o valor crítico Nx foi atingido
            if N<Nx then break;
            end
        end
    end
end
```

Caixa 15.11. Conclusão

```

Ns=[Ns N];
end
probext(i)=sum(Ns<Nx)/numreps;
end
plot(ks, [probext])
xtitle(' ','Número de territórios','Probabilidade de quase extinção no ano 50')

```

15.5.3 PVA Usando um Modelo de Difusão

É possível aplicar o modelo da difusão (subsecção 15.4.1) a populações estruturadas, quando certas condições são satisfeitas, como Lande e Orzack (1988) mostraram. Para isso, temos que encontrar valores equivalentes a μ e σ^2 , obtidos no contexto da formulação estruturada da população. Isto alcança-se do seguinte modo:

- Substituímos λ_G pelo valor da estimativa de Tuljapurkar λ_s na relação $\mu = \ln(\lambda_G)$, passando-se a ter $\mu = \ln(\lambda_s)$.
- Como já se afirmou, τ^2 / λ_{1m}^2 estima a variância de $\ln \lambda_s$, pelo que virá $\sigma^2 = \tau^2 / \lambda_{1m}^2$. Estamos agora em condições de poder aplicar a equação (15.4).

Numa perspetiva prudencial, sugiro que a aplicação do modelo de difusão à PVA de populações estruturadas, com o propósito de obter diagnósticos com nível de predição aceitável, se faça quando se verifique o seguinte:

- A variação ambiental não seja elevada;
- A correlação entre valores de $\ln \lambda_{s,t}$ e $\ln \lambda_{s,t-1}$ seja inferior, em valor absoluto, a 0,45;
- A correlação entre valores de $\ln \lambda_{s,t}$ e $\ln \lambda_{s,t-i}$, $i > 1$, seja inferior, em valor absoluto, a 0,15.

Vou ilustrar a aplicação do modelo da difusão, recorrendo às quatro matrizes de lince ibérico introduzidas na subsecção 15.5.1.

Na caixa 15.12, insiro o programa **LIDifEstr** que realiza uma PVA, em que se aplica o modelo de difusão, a partir da informação das quatro matrizes referidas.

A saída do programa insere-se na figura 15.23. Confirma-se o baixo risco de extinção da população, detetado anteriormente nas saídas das caixas 15.6 e 15.8.

15 Conservação das Populações

Caixa 15.12. Programa LIDifEstr

```

//Programa LIDifEstr
//(c) L. S. Barreto, 2013
//Aplica o modelo de difusão a uma população estruturada
clear
//Introduzir as matrizes
a1=[0 0 0.87 0;0.4 0 0 0 ;0 0.7 0.8104 0;...
    0 0 0.0861 0.2466];
a2=[0 0 0.85 0;0.3 0 0 0 ;0 0.6 0.8 0;...
    0 0 0.0841 0.2366];
a3=[0 0 0.7 0;0.2 0 0 0 ;0 0.9 0.87 0;...
    0 0 0.061 0.1];
a4=[0 0 0.9 0;0.6 0 0 0 ;0 0.8 0.84 0;...
    0 0 0.0891 0.3];

matrices=[a1(:) a2(:) a3(:) a4(:)];
//ponderação das matrizes
pesos=[.25 .25 .25 .25];

//*****

s=sqrt(size(matrices,1)); // s=número de classes
numenvts=size(matrices,2);
cumdist=cumsum(pesos); // fpa para os estados do ambiente

//Calcula a matriz média e a matrix de covariâncias C
//usa a ponderação estabelecida
//assume Cov(x,y)=E(x*y)-E(x)E(y),

//Extrair os valores equivalentes a mu e sigma2
amed=zeros(s^2,1);
E=zeros(s^4,1);
for i=1:numenvts
    A=matrices(:,i);
    E=E+pesos(i)*kron(A,A);
    amed=amed+pesos(i)*A;
end
C=(E-kron(amed,amed))*numenvts/(numenvts-1);
C=matrix(C,s^2,s^2);
amed=1/4*(a1+a2+a3+a4);
//cálculo dos lambdas
[z]=spec(amed);
lambdamed=max(abs(z));
[ab,x,bs]=bdiag(amed,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:))';

```

Caixa 15.12. Conclusão

```

S=w1*v1';
n=w1/sum(w1);
Svec=S(:);
tau2=Svec'*C*Svec;
loglams=log(lambdamed)-tau2/(2*lambdamed^2);
lams=exp(loglams);
//valor de sigma2
sigma2=tau2/lams^2;

//Criar uma função para calcular a equação (15.4)
function G=extcdf(mu, sigma2, d, tmax);
//Calcula a eq. (15.4)
for t=1:tmax
    x=(-d-mu*t)/sqrt(sigma2*t);
    [P,Q]=cdfnrm("PQ",x,0,1);
    p1=P;
    x=(-d+mu*t)/sqrt(sigma2*t);
    [P,Q]=cdfnrm("PQ",x,0,1);
    G(t)=p1 +exp(-2*mu*d/sigma2)*P;
end
endfunction

//Aplicar o modelo de difusão à na PVA
loglams=log(lams)-0.5*sigma2; //equivalente a mu
Nc=[20; 16; 25; 5]; // população atual
Nx=20; // valor mínimo crítico
tmax=50; // ano mais distante
d=log(sum(Nc)/Nx); // logaritmo da distância ao valor mínimo crítico
fpa=extcdf(loglams,sigma2,d,tmax); // usa a função para calcular o FPA
plot(fpa) // faz o gráfico de FPA
xlabel('Anos no futuro','Probabilidade acumulada de quase extinção')

```

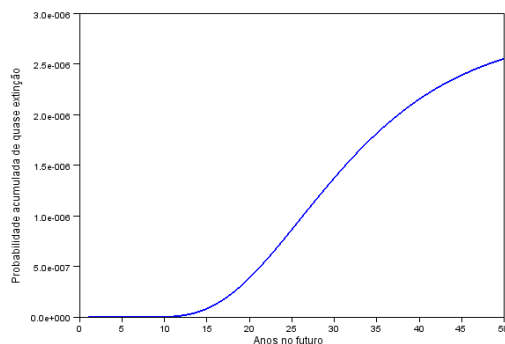


Figura 15.23. Probabilidade acumulada de quase extinção obtida com a aplicação do modelo de difusão, sustentado pela informação das quatro matrizes de lince ibérico

15.6 Uma Abordagem Expedita Usando Formulação em Espaço de Estados

Um ramo da estatística muito utilizado na investigação ecológica é a **análise de séries temporais de dados (AST)**. Exemplos de séries temporais de dados são as contagens das ursos do Parque de Yellowstone e das borboletas californianas, introduzidas na subsecção 15.4.1.

Sucintamente, podemos dizer que AST é aplicada em ecologia com os propósitos seguintes:

- Descrever de forma sintética a dinâmica da população a que os dados dizem respeito;
- Discernir os fatores responsáveis pela dinâmica que se verifica;
- Predizer o tamanho da população em tempo futuro.

São inúmeros os artigos de investigação ecológica que utilizam os instrumentos proporcionados pela a AST, para escrutinar séries de contagens de indivíduos de populações biológicas. Este tipo de análise é mesmo o esteio de livros como os de Turchin (2003) e de Ranta e Lundberg (2006), onde se podem encontrar várias referências bibliográficas que confirmam a afirmação anterior. Nestes livros encontram-se compiladas introduções à AST, na perspectiva da dinâmica das populações biológicas. Um livro que aborda a AST no âmbito da biologia, senso lato, é o de Dingle (1990).

Como seria de esperar, sobre o assunto, em várias línguas, é possível aceder a material de estudo de dificuldade variável, na internet, incluindo na Wikipedia. Se o/a leitor/a não está familiarizado/a com a AST, sugiro-lhe que faça uma breve exploração sobre o tema, na internet. Não ignore os métodos de predição, particularmente o designado por **alisamento ou suavização exponencial** (*exponential smoothing*). Na tida como a “bíblia” da linguagem R (Crawley, 2007), o capítulo 22 é dedicado à AST, existindo várias bibliotecas para lidar com séries temporais de dados. Um pequeno livro, sobre a AST em R, pode ser encontrado em <https://media.readthedocs.org/pdf/a-little-book-of-r-for-time-series/latest/a-little-book-of-r-for-time-series.pdf>.

Introduzamos uma caracterização mínima das séries temporais que lançará luz sobre o algoritmo que vamos usar. Uma série temporal pode ser decomposta em:

- **Erro** ou aleatoriedade (**error** em inglês). Os erros podem ter uma distribuição conhecida, como por exemplo a normal.
- **Tendência** (**trend** em inglês). A tendência pode ser crescente, estacionária ou decrescente.
- **Sazonalidade** ou periodicidade (**seasonality** em inglês). Reflete a maneira com certos valores se repetem com intervalos de tempo constantes.
- Numa série temporal, estas três componentes podem relacionar-se de uma maneira aditiva **e+t+s** ou multiplicativa **e*t*s**.

Criemos uma série temporal artificial, no R, em que o erro, a tendência e a sazonalidade são aditivas:

```
y <- ts(rnorm(120,0,3) + 120:1 + 15*sin(2*pi*(1:120)/12), frequency=12)
      erro          tendência          sazonalidade
                        decrescente
```

O comando **ts** transforma o vetor num objeto do tipo série temporal.

15 Conservação das Populações

Decompomos agora a série e fazemos um gráfico da série e das suas componentes (figura 15.24):

```
d<-decompose(y)
plot(d)
```

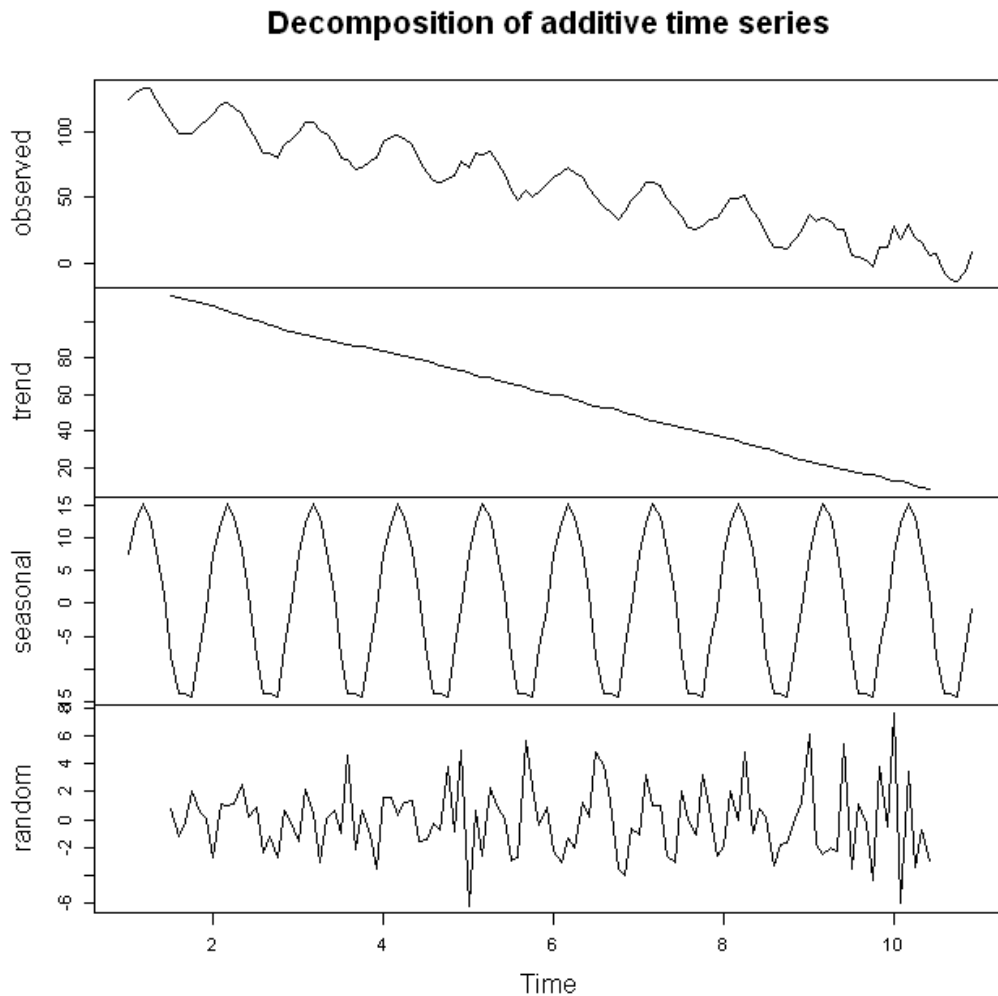


Figura 15.24. Gráfico da série temporal aditiva criada (*observed*) e das suas três componentes: tendência (*trend*), sazonalidade (*seasonal*) e aleatoriedade (*random*)

O livro de Morris e Doak é de 2002 e, como estes autores anotam na página 180, da sua obra, despontavam nessa altura a utilização dos modelos formulados em **espaço de estados** (*state-space models*; e.g., Brockwell e Davis, 2002:capítulo 8) em PVA. Estes modelos não requerem a informação explícita da variância dos erros de observação. São formados por dois sub-modelos:

- Um modelo que descreve a dinâmica “verdadeira”, mas não observável, num meio estocástico e
- Os valores observados e medidos da população.

Desta conceptualização é possível expurgar a estocacidade e obter predições mais seguras

15 Conservação das Populações

do futuro da população, usando vários procedimentos. Ver, por exemplo, Dennis *et al.* (2006).

Existe disponível uma biblioteca, para o R, chamada **forecast** (Hyndman e Khandarkar, 2008a), cujo nome em português se traduz por predição, que numa das suas funções (**ets**) aplica esta metodologia à predição de valores de séries temporais de dados, inserida no algoritmo de predição designado **alisamento exponencial**. Entre os 30 modelos possíveis de aplicação do método de predição, o algoritmo empregue utiliza o estatístico AIC para escolher o melhor e aplica-o à série em questão. A forma específica de cada um destes modelos encontra-se em Hyndman *et al.* (2008b). Os modelos são diferenciados pelas combinações possíveis da maneira como **e**, **t** e **s** se inserem nas suas equações.

Vamos ilustrar a predição do futuro da população das ursos do Parque de Yellowstone e das borboletas da Califórnia, utilizando a função **ets**.

O que vamos agora obter não são probabilidades acumuladas de extinção, mas futuros tamanhos médios prováveis e os seus intervalos de confiança de 80% e 95%.

Começamos pelas ursos, com as seguintes instruções:

```
rm(list=ls(all=TRUE))

library(forecast)

x<-c(44, 47, 46, 44, 46, 45, 46, 40, 39, 39,
42, 39, 41, 40, 33, 36, 34, 39, 35, 34,
38, 36, 37, 41, 39, 51, 47, 57, 48, 60,
65, 74, 69, 65, 57, 70, 81, 99, 99)
x<-ts(x) ← transformar o vetor x num objeto do tipo série temporal

ajust<-ets(x)
pred <- forecast(ajust)
pred
plot(pred, xlab='Anos', ylab='Número') #fazer o gráfico
```

A saída escrita é a seguinte:

Point	Forecast	Lo 80	Hi 80	Lo 95	Hi 95
40	105.5939	90.61820	120.0574	82.85930	128.0586
41	113.3099	94.84183	132.3946	86.45294	143.9371
42	121.5896	98.18682	146.6002	88.38628	162.6944
43	130.4743	101.74039	162.6659	88.22649	182.0061
44	140.0083	105.80670	181.1176	89.88002	208.1234
45	150.2389	108.63806	200.8507	90.74774	237.2688
46	161.2171	112.51669	224.3129	92.06441	270.3424
47	172.9975	115.15631	253.7177	92.45449	311.6453
48	185.6387	117.57886	281.6277	92.15582	362.7608
49	199.2036	120.34032	315.8664	92.80581	408.6151

Estes valores são grafados na figura 15.25.

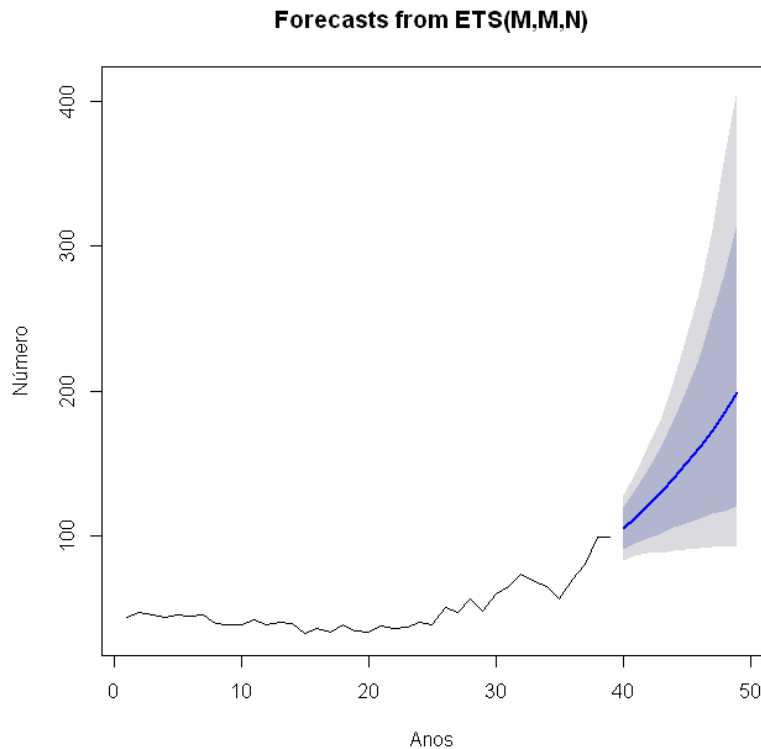


Figura 15.25. Dados das contagens das ursos do Parque de Yellowstone e sua projeção para os 10 anos futuros. Gráfico criado pela biblioteca **forecast** do R. No título do gráfico, (M,M,N) diz que o erro é multiplicativo (M), a tendência multiplicativa (M) e o N (*none*) significa que não existe periodicidade. Assinalam-se no gráfico os intervalos de confiança de 80% e 95% com duas cores diferentes

A predição é ocorrer o futuro crescimento da população, depois do último censo. Como já dissemos (subsecção 15.4.1), é isso que se está a verificar. **Qualitativamente, pelo menos, a predição está correta.**

Se quiséssemos predições para futuros 50 anos escrevia-se:

```
pred <- forecast(ajust, h=50)
```

Vejamos a população das borboletas californianas. Eis a respetiva listagem:

```
rm(list=ls(all=TRUE))
```

```
library(forecast)
```

```
x<-c(90, 175, 40, 45, 175, 200, 425, 425, 800, 256, 713,  
198, 1819, 575, 567, 1819, 7227, 852, 216, 244, 267,  
1753, 999, 1788, 143, 79)
```

```
x<-ts(x)
```

```
ajust<-ets(x)
```

```
pred <- forecast(ajust)
```

```
pred
```

```
plot(pred, xlab='Anos', ylab='Número') #fazer o gráfico
```

15 Conservação das Populações

A saída numérica é:

Point	Forecast	Lo 80	Hi 80	Lo 95	Hi 95
27	-341.6680	-868.5232	185.1872	-1147.424	464.0875
28	-732.7003	-1916.3894	450.9887	-2542.997	1077.5959
29	-1123.7327	-3079.0421	831.5767	-4114.120	1866.6549
30	-1514.7651	-4411.9654	1382.4353	-5945.651	2916.1206
31	-1905.7974	-5983.4223	2171.8275	-8141.987	4330.3918
32	-2296.8298	-7876.6260	3282.9665	-10830.392	6236.7322
33	-2687.8621	-10193.9566	4818.2324	-14167.443	8791.7188
34	-3078.8945	-13063.2963	6905.5074	-18348.719	12190.9304
35	-3469.9268	-16646.6184	9706.7647	-23621.938	16682.0839
36	-3860.9592	-21151.1108	13429.1924	-30303.964	22582.0458

acompanhada do gráfico da figura 15.26.

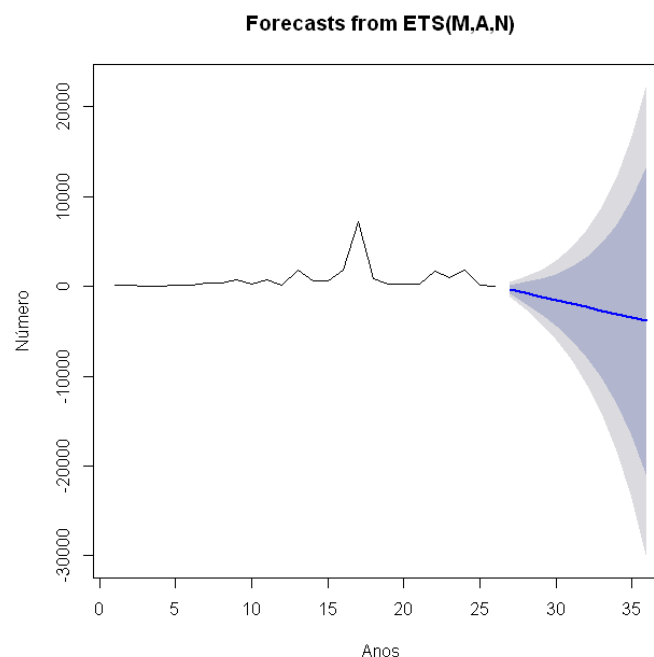


Figura 15.26. Dados das contagens das borboletas da Califórnia e sua projeção para os 10 anos futuros. Gráfico criado pela biblioteca **forecast** do R. No título do gráfico, (M,A,N) diz que o erro é multiplicativo (M), a tendência aditiva (A) e o N indica a inexistência de periodicidade. Isto pode parecer contraditório, mas tem a ver como as componentes se inserem nas equações que fazem parte do modelo

A predição é a extinção da população, depois do último censo. Como já dissemos (subsecção 15.4.1), foi isso que aconteceu. [A predição volta a ser confirmada pelos factos.](#)

Podemos anotar que as séries temporais das ursos e das borboletas diferem no tipo de tendência: na primeira é multiplicativa, na segunda aditiva.

É possível estender a aplicação da função **ets**. Por exemplo, usando a matriz do lince ibérico, estabelecemos o seguinte procedimento:

- Chamar a biblioteca **popobio** e fazer uma projeção estocástica;

15 Conservação das Populações

- Chamar a biblioteca **forecast** e aplicar a função **ets** aos **tamanhos totais** das populações. Um exemplo de um exercício destes, usando uma população de tamanho estacionário ($\lambda_1=1$), insere-se na caixa 15.13.

Caixa 15.13. Programa para predizer o tamanho total de uma população estruturada de lince ibérico

```
rm(list=ls(all=TRUE))
# prediz o tamanho total de uma população estruturada de lince ibérico
library(popbio)

#lambda dominante=1

estadios <- c("recrutamento", "juvenil", "reprodutivo", "senil")
A <- matrix(c(0, 0, 0.87, 0, 0.4, 0, 0, 0, 0, 0.7, 0.7564, 0, 0, 0,
  0.0861, 0.2466), nrow = 4, byrow = TRUE, dimnames = list(estadios,
  estadios))
n <- c(15, 15, 15, 15)
p <- pop.projection(A, n, 100)

#estimar o valor próprio dominante
ev <- eigen(A)
lamax<-max(Re(ev$values))

#matriz dos tamanhos das classes
#n<-t(p$stage.vectors)
#vector da população total
m<-p$pop.sizes
#valor equilíbrio total 46.7
#simular valores estocásticos da população total como série temporal de medições
x<-m+rlnorm(50,1.1,0.9)

library(forecast)

x<-ts(x)

ajust<-ets(x)
pred <- forecast(ajust,h=20)
pred #imprimir os valores das predições
lamax #imprimir o valor próprio dominante
plot(pred, xlab='Anos', ylab='Número total') #fazer o gráfico
```

A saída escrita do programa é a seguinte:

Point	Forecast	Lo 80	Hi 80	Lo 95	Hi 95
101	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
102	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
103	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
104	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
105	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
106	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
107	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351
108	51.21713	46.55745	55.87682	44.09076	58.34351

15 Conservação das Populações

```

109  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
110  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
111  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
112  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
113  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
114  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
115  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
116  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
117  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
118  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
119  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351
120  51.21713 46.55745 55.87682 44.09076 58.34351

```

```
> lamax #imprimir o valor próprio dominante
```

```
[1] 1
```

Também se obtém o gráfico da figura 15.27.

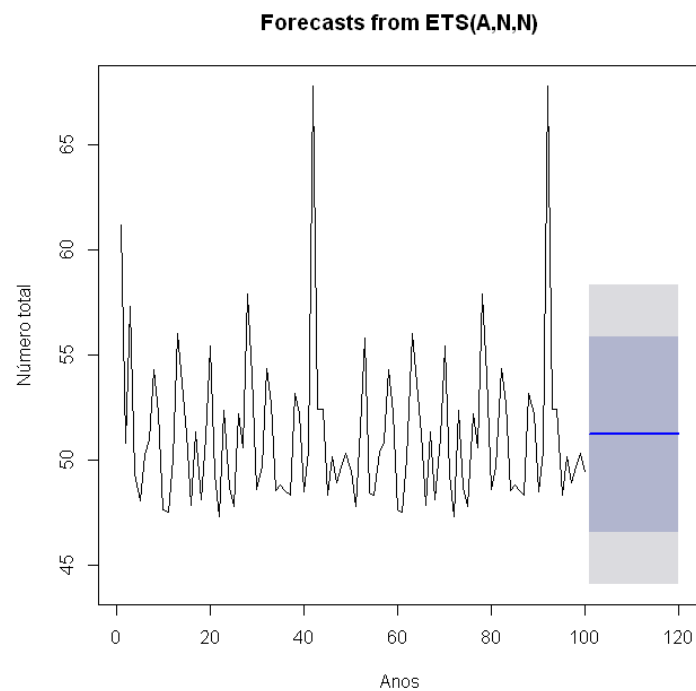


Figura 15.27. Simulação e previsão do tamanho total de uma população estruturada de lince ibérico. Gráfico criado pela biblioteca **forecast** do R

A previsão obtida é coerente com a estacionaridade determinística do modelo ($\lambda_1=1$).

Um livro de acesso livre, sobre previsão apoiada no R, em que um dos autores (R. J. Hyndman) é coautor da biblioteca **forecast**, pode ser encontrado em <https://www.otexts.org/fpp>.

15.7 Uma Simples Utilização da Biblioteca MARSS

Os modelos de espaço de estados estão a ter uma utilização crescente em ecologia. Para o R, existem várias bibliotecas que aplicam estes modelos a séries temporais. Uma biblioteca vocacionada para séries do foro ecológico é a MARSS. Um dos textos da documentação atinente a esta biblioteca (Holmes, Ward e Scheuerel, 2012) contém ilustrações detalhadas da sua aplicação às seguintes situações:

- PVA
- Combinação de dados de vários locais para discernir tendências regionais de crescimento de uma meta-população
- Identificação da estrutura espacial de uma meta-população e das covariâncias entre as dinâmicas dos vários locais
- Análise fatorial dinâmica, para explicar a variação de um conjunto de séries temporais
- Análise de dados, obtidos telemetricamente, da movimentação de animais
- Avaliação da intensidade das interações entre espécies
- Combinação de dados de séries temporais múltiplas

Nós, obviamente, vamos somente ilustrar a aplicação da biblioteca à PVA, baseando-nos na exposição de Holmes, Ward e Scheuerel (2012: capítulo 9).

A PVA recorrendo a modelos de estado de espaços alicerça-se em Dennis *et al.* (2006). O modelo de dinâmica real das populações que se utiliza é a linearização da EGZ introduzida na equação 6.1A, apresentada no apêndice I, do capítulo 6.

As duas equações do modelo são

$$x_t = x_{t-1} + u + w_t \quad (15.15)$$

$$y_t = x_t + v_t \quad (15.16)$$

onde:

$w_t \sim N(0, Q)$ (variável aleatória com distribuição normal de média zero e variância Q)

$v_t \sim N(0, R)$ (variável aleatória com distribuição normal de média zero e variância R)

y_t é o logaritmo natural do tamanho medido da população no instante t

x_t é o estado não observado no instante t

u é a taxa de crescimento

Q é a variância da dinâmica da população

R é a variância dos erros de observação

A equação (15.15) é a chamada equação do **processo de estado**, não observado.

A equação (15.16) é dos valores medidos (a série temporal que temos).

A equação (15.15) diz que o valor de x_t depende de x_{t-1} . Isto é, o modelo é **autorregressivo** de um só período. Abreviadamente, este modelo identifica-se por **AR(1)**. Se contiver mais de uma variável será **multivariado** e identificado por **MAR(1)**. Se utilizar métodos de modelos de espaço de estados (**state-space models**) será designado por **MARSS**, deixando cair "(1)". Está esclarecido o acrónimo da biblioteca.

Recorrendo a um algoritmo recursivo adequado obtêm-se os valores de Q (variância do processo), R (variância dos erros de medição), u e a **série temporal expurgada de erros de medição**. Em populações de vertebrados, os valores mais frequentes de Q situam-se entre 0,002 a 0,02 e os de R entre 0,005 e 0,1.

15 Conservação das Populações

Voltemos a utilizar a série temporal das ursos e vejamos como isto se obtém no MARSS. A listagem é a seguinte:

```
rm(list=ls(all=TRUE))

library(MARSS)

x<-c(44, 47, 46, 44, 46, 45, 46, 40, 39, 39,
     42, 39, 41, 40, 33, 36, 34, 39, 35, 34,
     38, 36, 37, 41, 39, 51, 47, 57, 48, 60,
     65, 74, 69, 65, 57, 70, 81, 99, 99)
y<-log(x)

kem = MARSS(y)

kem.with.CIs.from.hessian = MARSSparamCIs(kem)

kem.with.CIs.from.hessian
```

Contagens da população de ursos

estimar u, R e Q e tamanho da população sem erros de observação

Calcular os intervalos de confiança de 95%

A saída que se obtém é a seguinte :

```
MARSS fit is
Estimation method: kem
Convergence test: conv.test.slope.tol = 0.5, abstol = 0.001
Estimation converged in 24 iterations.
Log-likelihood: 31.55192
AIC: -55.10384 AICc: -53.92737
```

	ML.Est	Std.Err	low.CI	up.CI
R.R	0.00270	0.00177	-0.000768	0.00616
U.U	0.02097	0.01362	-0.005731	0.04767
Q.Q	0.00693	0.00289	0.001263	0.01260
x0.x0	3.77060	0.09657	3.581319	3.95988

Coluna **ML.Est**: valores médios. **Std.Err**: erros padrão. **low.CI**: limite inferior do intervalo de confiança de 95%. **up.CI**: limite superior do mesmo intervalo. **x0.x0**: logaritmo do tamanho inicial da população sem erro de observação

CIs calculated at alpha = 0.05 via method=hessian

O cabeçalho de coluna **ML.Est** indica que o algoritmo empregue utiliza o método de máxima verossimilhança.

Podemos agora fazer um gráfico da série temporal, com e sem erros de medição, e expô-lo na figura 15.28:

```
rm(list=ls(all=TRUE))

library(MARSS)

x<-c(44, 47, 46, 44, 46, 45, 46, 40, 39, 39,
     42, 39, 41, 40, 33, 36, 34, 39, 35, 34,
     38, 36, 37, 41, 39, 51, 47, 57, 48, 60,
     65, 74, 69, 65, 57, 70, 81, 99, 99)
y<-log(x)

kem = MARSS(y) # estimar u, R e Q e tamanho da população sem erros de observação
```


15 Conservação das Populações

```

kem.with.CIs.from.hessian = MARSSparamCIs(kem)

z<-kem$states[,]
z<-exp(z)
M<-rbind(x,z)
M<-t(M)

matplot(M, type="l", xlab="Anos de observação",
ylab="Medições com e sem erros de observação")
legend("bottomright",c("Com erro","Sem erro"),
col=c(1,2),lty=c(1,1),lwd=c(1,1),bty='n')

```

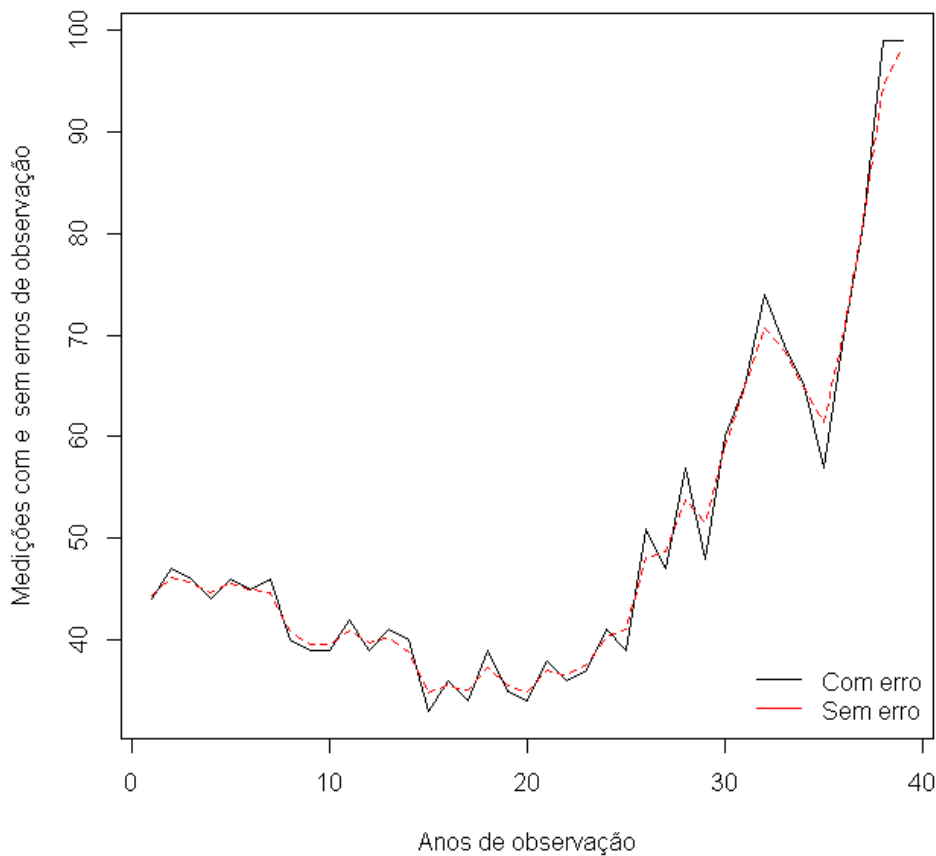


Figura 15.28. Tamanhos da população das ursos de Yellowstone com e sem erro de medição. Confirma-se a boa qualidade das observações

Agora, vamos estimar o risco de extinção usando o modelo de difusão (equação (15.4)). O limite inferior crítico da população (N_x) é estimado como uma fração p_d da população inicial, sendo usado $p_d=0,1$, pelo que (subsecção 15.4.1) $d=\log(N_c/N_x)=\log(N_c/(N_c \cdot p_d))=-\log(p_d)$. A listagem que nos dá a figura 15.29, na continuidade da anterior, é a seguinte:

```
param<- coef(kem,type="vector")
```

15 Conservação das Populações

```

sim.u = param[2] # taxa de crescimento
sim.Q = param[3] # variância ambiental
sim.R = param[1]# variância de erros de observação
nYr= 50 # número de anos de projeção
init = param[4] # logaritmo da população inicial

N<-matrix()
for (n in 1:1000)
{

#Gerar dados a partir da equação (6.1A)
x[1]=init
for(t in 2:nYr){
x[t] = x[t-1]+ sim.u + rnorm(1,mean=0,sd=sqrt(sim.Q)) }

#Adicionar os erros de observação

for(t in 1:nYr){
y[t]= x[t] + rnorm(1,mean=0,sd=sqrt(sim.R))
}

u<-sim.u
Q<-sim.Q
Pi<-c()
pd = 0.1 #90% de declínio
tyrs = 1:100
xd = -log(pd)
p.ever = ifelse(u<=0,1,exp(-2*u*xd/Q)) #Q=sigma2
for (i in 1:50){
Pi[i] = p.ever * pnorm((-xd+abs(u)*tyrs[i])/sqrt(Q*tyrs[i]))+
exp(2*xd*abs(u)/Q)*pnorm((-xd-abs(u)*tyrs[i])/sqrt(Q*tyrs[i]))
}

Pi<-matrix(Pi,nrow=50,ncol=1)
N=rbind(N,Pi)
}

N<-N[-1]
X<-matrix(N,nrow=50,ncol=1000)
Y<-rowMeans(X)

plot(Y, type='l', ,xlab="Anos no futuro, T",
ylab="Probabilidade acumulada de extinção antes do ano T", col='red')

```

A figura 15.29 confirma o baixo risco de extinção das ursos. O valor grafado é a média de 1000 séries. Como o estimador é centrado, a curva exibida é praticamente coincidente com os valores reais.

15 Conservação das Populações

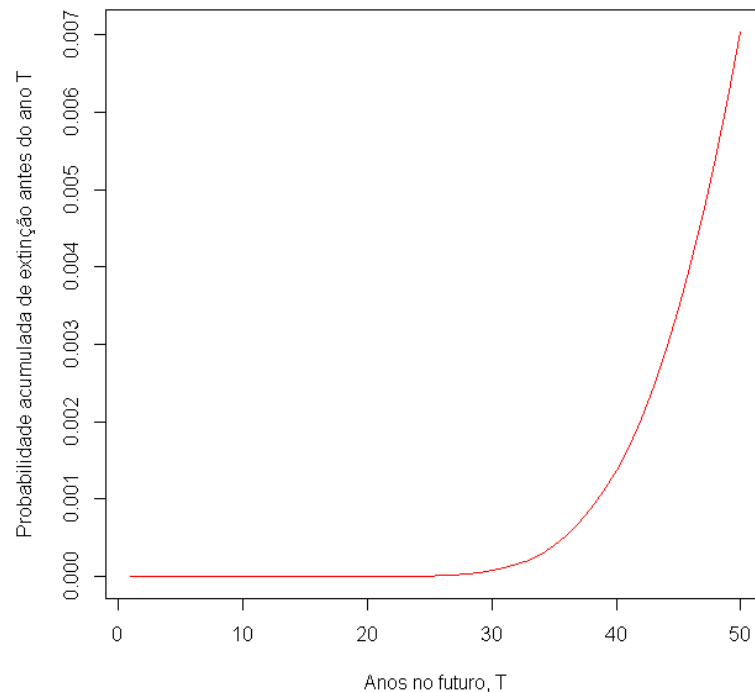


Figura 15.29. Risco de extinção das ursos de Yellowstone estimado com a biblioteca MARSS. Para mais pormenores ver o texto

Na figura 15.30, apresentamos 8 simulações diferentes de uma única curva da FPA de extinção e da sua média. Como vemos, as estimativas individuais podem estar perto, longe ou coincidir com os valores verdadeiros. Mesmo que tivéssemos juntado o intervalo de confiança de 95%, o gráfico não nos dizia nada sobre a certeza ou incerteza associada às estimativas do risco de extinção. Por exemplo, em nenhuma das simulações a extinção é atingida antes dos 40 anos; na simulação seis a extinção é virtualmente atingida aos 60 anos, e nas simulações 2, 3 e 7 não ocorre. A incerteza depende do **período futuro** que considerarmos, da razão $d (= \log(\text{tamanho inicial}, N_0 / \text{tamanho crítico}, N_e))$, u (taxa de crescimento) e de Q (variância ambiental). Avaliemos a incerteza como a extensão do intervalo 0-1 que o intervalo de confiança de 95% cobre. Para a nossa análise da viabilidade da população de ursos, na sequência das listagens anteriores a incerteza das estimativas da FPA de extinção é obtida com o seguinte comando:

```
CSEgtmfigure(N = 39, u = param[2], s2p = param[3])
```

Nesta função tem-se N =número de registos na série de dados e $s2p=Q$. Esta função tem outras opções que podem ser consultadas no manual da biblioteca. Com ela obtém-se o gráfico da figura 15.31. Antes de comentar o gráfico vejamos o significado da legenda que se insere no espaço dos seus eixos. Ei-los então:

highly uncertain (incerteza elevada). Não se sabe se a probabilidade de extinção estará de facto perto de zero ou um

high certainty $P < 0.05$ (altamente certa $P < 0,05$). Está-se altamente convencido que a probabilidade da extinção é inferior a 5%

high certainty $P > 0.95$ (altamente certa $P > 0,95$). Está-se altamente convencido que a

15 Conservação das Populações

probabilidade da extinção é superior a 95%

uncertain (incerteza mediana). Situação de incerteza entre os extremos anteriores

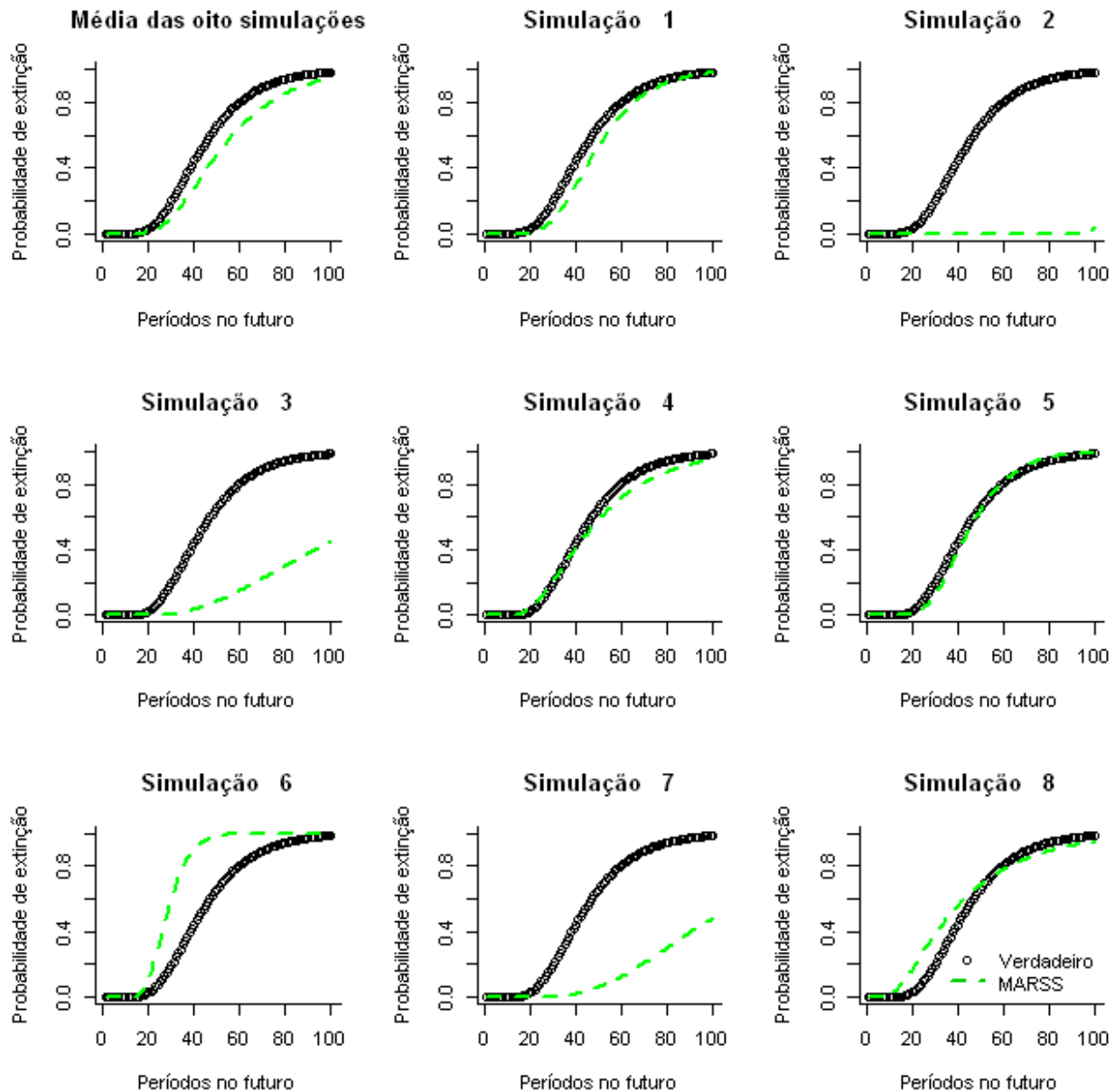


Figura 15.30. Simulação de oito estimativas do risco de extinção, adaptando código disponível na biblioteca MARSS

Na figura 15.31:

- Na maioria das situações estamos bem seguros que a população não se extingue (área branca extensa)
- Moderadamente incertos sobre a sua possibilidade de extinção para uma menor combinação de valores de d (no gráfico designado x_e) e de anos futuros
- Ocorre também uma pequena área de incerteza elevada, cuja extensão é melhor observada no gráfico inferior direito da figura 15.32

15 Conservação das Populações

- Não ocorre nenhuma área de elevada certeza de extinção
- A maior incerteza está associada a valores mais altos de d e anos mais longínquos no futuro

No eixo vertical da figura em análise, quando se fixa p_d em 0,1 quer dizer que se admite uma perda de 90% da população inicial. Por outro lado $\log_{10}(0,1) = -1$. Estes dois valores são coincidentes no eixo. Analogamente, para os outros valores da escala do eixo. No caso analisado ($p_d=0,1$), para o tempo futuro até aos 100 anos a linha desta ordenada está sempre na área sem coloração. Sentimo-nos bem seguros ao afirmar que a probabilidade de a população se extinguir nos próximos cem anos é inferior a 5%. Esta observação harmoniza-se com a dinâmica da população verificada depois da contagem que estamos a utilizar.

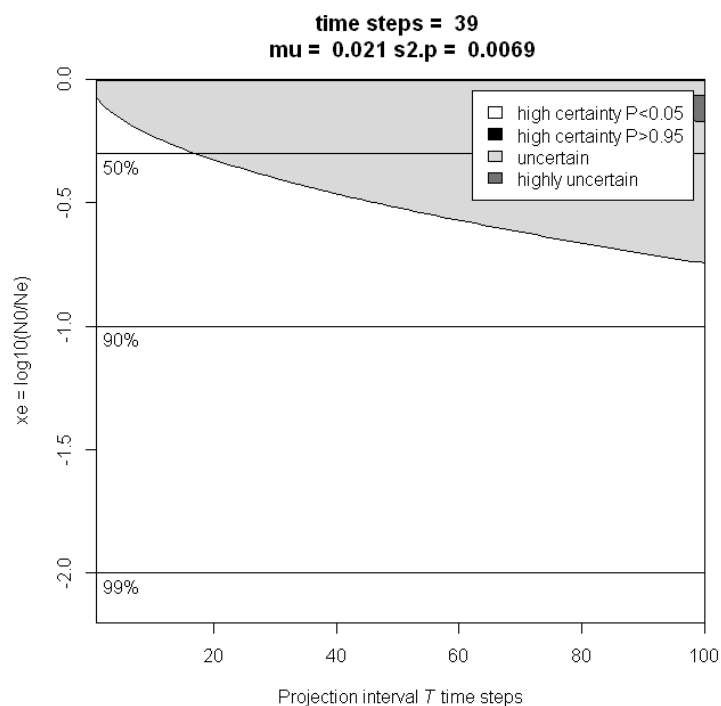


Figura 15.31. Áreas de incerteza associadas à avaliação do risco de extinção das ursos de Yellowstone estimado com a biblioteca MARSS

A biblioteca MARSS tem um comando que torna extremamente fácil obter a PVA. É o comando **CSEGriskfigure**, que proporciona informação relativa a várias métricas. Vamos ver a informação que ele nos proporciona sobre a PVA das ursos de Yellowstone. A listagem que utilizamos é a seguinte:

```
rm(list=ls(all=TRUE))

library(MARSS)
#Ursas de Yellowstone

X <- log(c(44, 47, 46, 44, 46, 45, 46, 40, 39, 39,
42, 39, 41, 40, 33, 36, 34, 39, 35, 34,
38, 36, 37, 41, 39, 51, 47, 57, 48, 60,
65, 74, 69, 65, 57, 70, 81, 99, 99))
```

15 Conservação das Populações

```
g<-c(1959:1997)
dat0<-matrix(c(g,X),39,2)

variables<-c('Anos','Ursas')
dimnames(dat0)<-list(NULL,variables)
dat<-data.frame(dat0)
attach(dat)

kem = CSEGriskfigure(dat, datalagged = TRUE)
```

Obtemos a janela de gráficos da figura 15.32. Foi utilizado o modelo de difusão da equação (15.4).

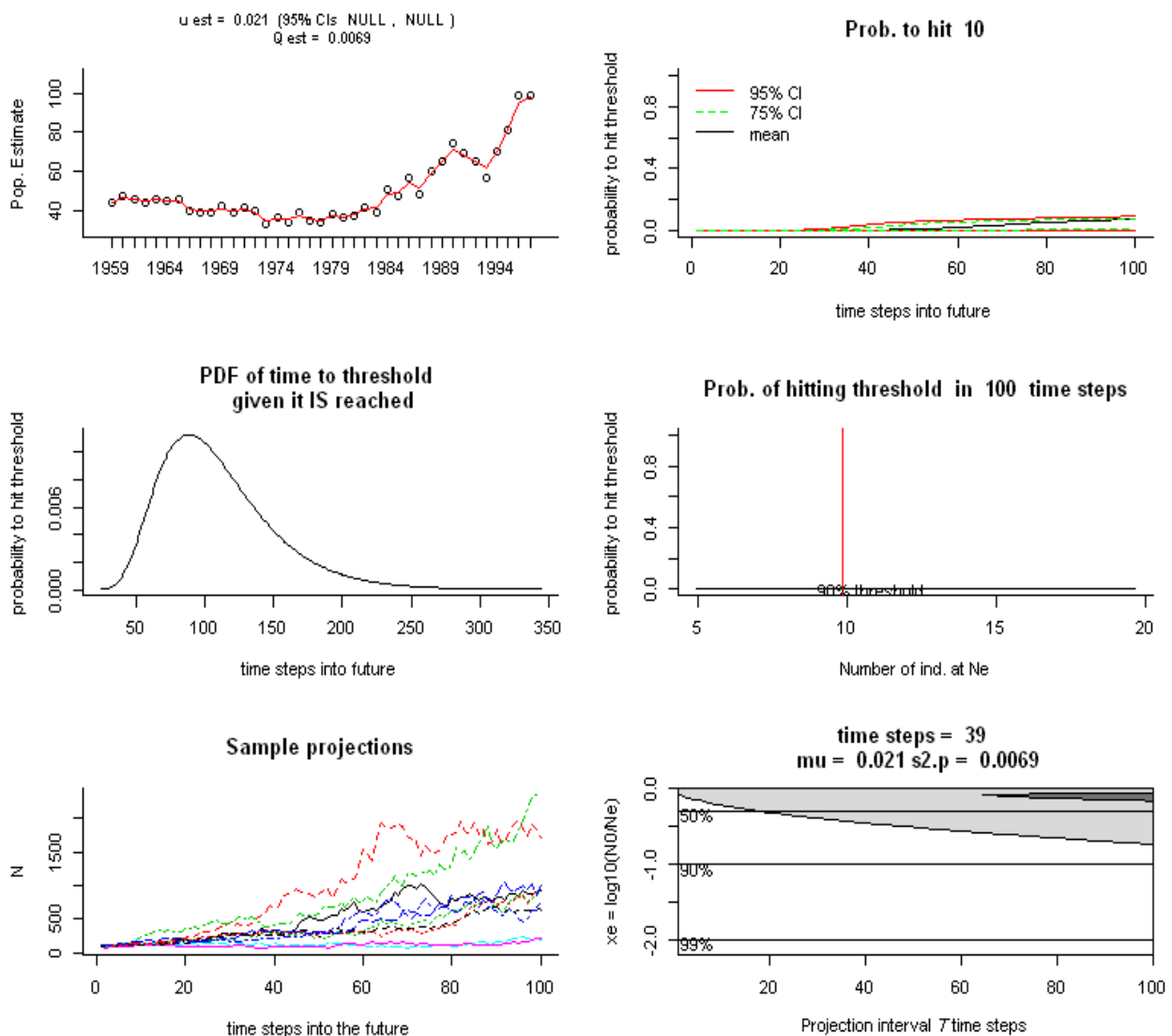


Figura 15.32. Análise da PVA das ursas de Yellowstone com o comando **CSEGriskfigure**. Para mais informação consultar o texto

15 Conservação das Populações

Analisemos a figura 15.32.

Na primeira linha de gráficos:

- O da esquerda é semelhante à figura 15.28
- O da direita é análogo ao da figura 15.29, com uma só estimativa e inscrição dos intervalos de confiança de 75% e 95%

Na segunda linha de gráficos:

- O gráfico da esquerda mostra as probabilidades de atingir o nível crítico nos futuros períodos de tempo
- O gráfico da direita indica a probabilidade de atingir vários níveis críticos no futuro tempo escolhido

Na terceira linha de gráficos:

- O gráfico da esquerda faz 10 projeções da população para 100 futuros períodos de tempo
- O gráfico da direita é semelhante á figura 15.31

A figura 15.32 ajusta-se ao crescimento que as ursos de Yellowstone têm tido, depois do censo que utilizámos.

Em contraste, também apresento, na figura 15.33, a PVA de uma população que se extinguiu e cujos dados estão disponíveis na biblioteca MARSS.

A espécie da população da figura 15.33 é *Lycaon pictus*, com os nomes vulgares de mabeco ou cão-caçador-africano, que é o carnívoro africano com mais elevado risco de extinção.

Sugiro que o/a leitor/a compare atentamente as figuras 15.32 e 15.33.

A nossa incursão pela biblioteca MARSS termina aqui. Propomos ao/à leitor/a que explore a documentação que lhe diz respeito, nomeadamente o capítulo 9 de Holmes, Ward e Scheuerel (2012).

15 Conservação das Populações

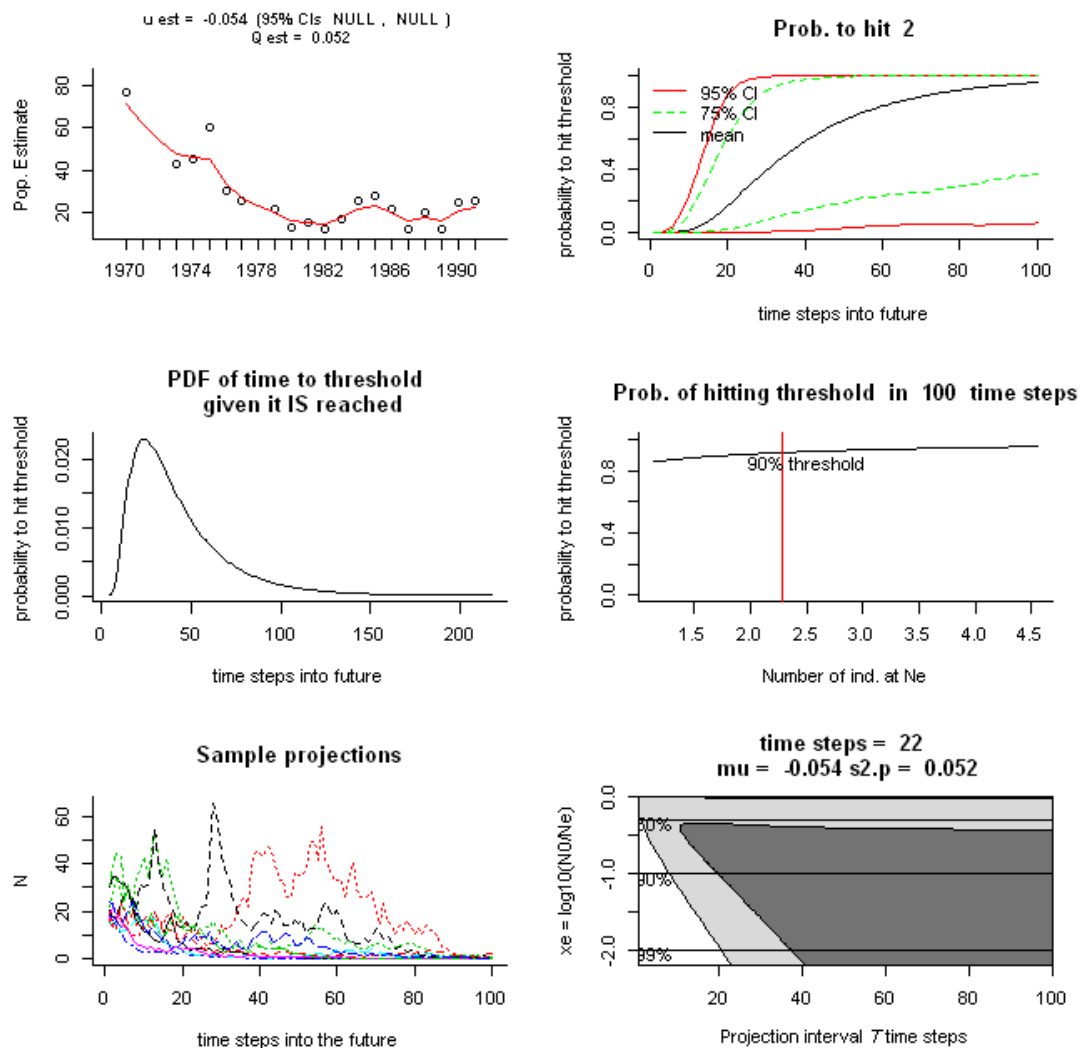


Figura 15.33. Análise da PVA de uma população de mabecos com o comando **CSEGriskfigure**. Para mais informação consultar o texto

15.8 Um Comentário Final sobre as PVA

O que apresentámos sobre as PVA foi uma brevíssima introdução ao assunto. Além do tratamento pouco expandido dos tópicos abordados, forçosamente, vários outros foram ignorados, como a sensibilidade e elasticidade de matrizes de Leslie estocásticas, PVA baseadas em informação colhida em mais de um local e PVA de meta-populações.

As metodologias da PVA avançam no sentido da utilização de instrumentos estatísticos cada vez mais avançados e refinados, com que a maioria dos ecologistas não esta familiarizada. É o caso ilustrado da biblioteca MARSS, do R.

Importa anotar que as PVA não têm aceitação generalizada, embora sejam, tanto quanto posso aferir, **o único meio disponível para quantificar o risco de extinção de uma população**.

A rejeição das PVA é sustentada com os seguintes argumentos (Morris e Doak, 2002:444-

15 Conservação das Populações

450):

- Os dados disponíveis sobre as espécies raras são insuficientes para permitir PVA credíveis;
- Os erros das observações fragilizam muito as séries temporais de dados, incluindo as mais longas;
- As PVA não incluem muitos fatores importantes que afetam as populações;
- Os modelos utilizados nas PVA não são sujeitos a nenhuma avaliação ou validação (secção 1.3, figura 1.3).

Uma linha de defesa para estes ataques pode ser encontrada em Morris e Doak (2002:capítulo 12).

Além dos modelos mais utilizados pela PVA, é possível encontrar na literatura vários outros modelos para incorporar quer só a estocacidade demográfica quer só a ambiental ou ambas. Em Barreto (2009), numa análise estrutura e dinâmica das populações de lince ibérico, em que utilizei dados de Gaona *et al.* (1998), illustrei a aplicação de vários deles, tornada possível pela simples caracterização da dinâmica da espécie, nos termos introduzidos nos capítulos 6 a 8. A articulação desses modelos com as características da dinâmica das espécies é ilustrada na figura 15.34. Se isso for do seu interesse, o leitor pode consultar o artigo, de acesso livre na internet (www.scielo.gpeari.mctes.pt), para obter as referências bibliográficas mencionadas na figura.

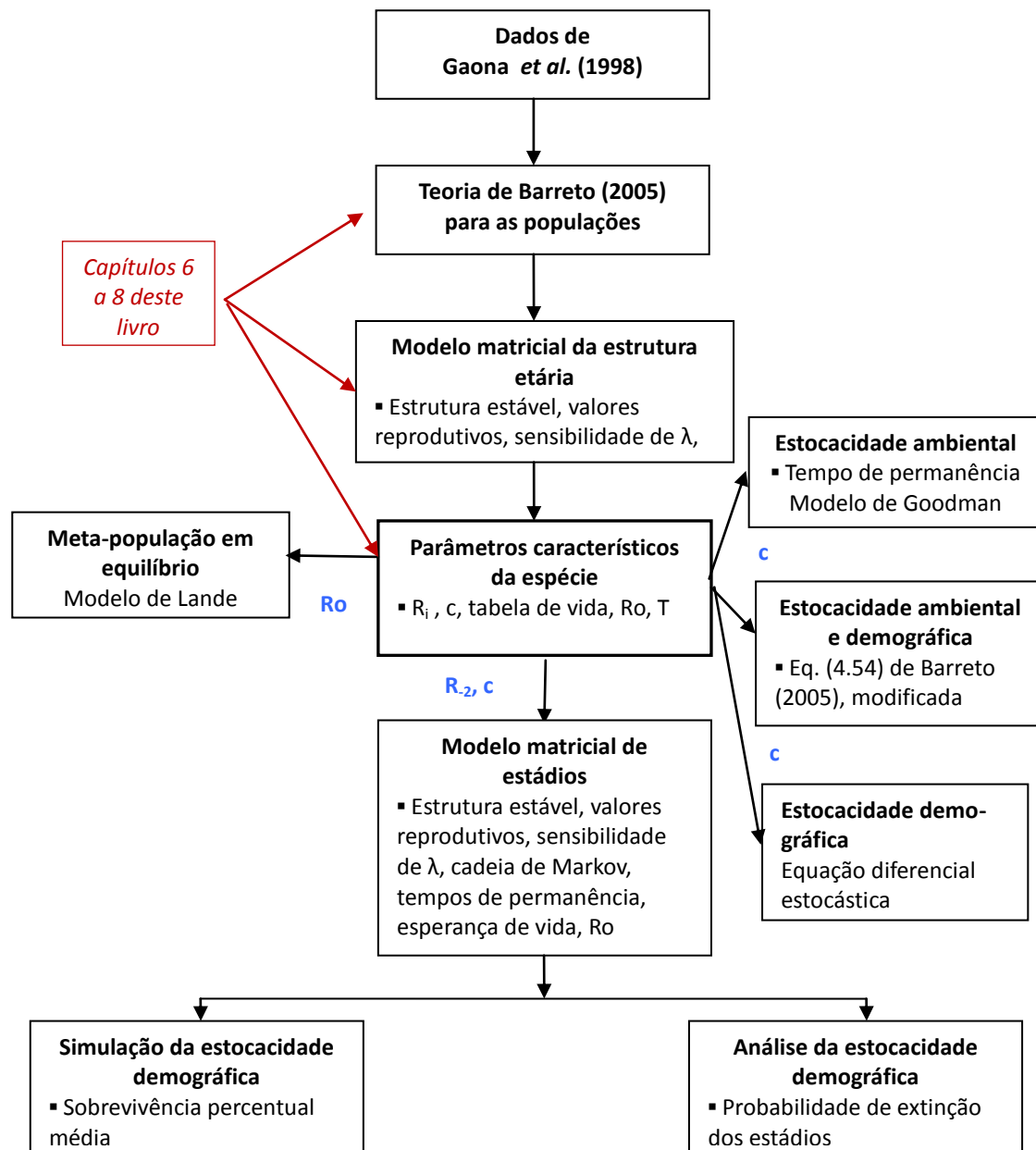


Figura 15.34. Ilustração da aplicação da teoria apresentada em Barreto (2005) ao escrutínio da estrutura e dinâmica das populações de lince ibérico. (A partir de Barreto, 2009)

15.9 A Seleção de Alternativas de Ocupação da Paisagem

Um dos instrumentos a que a conservação da natureza recorre, na procura de solução para problemas concretos de preservação e melhoria biológica e ecológica que se lhe deparam, são os **métodos de decisão para critérios e atributos múltiplos, da área da investigação operacional** (e.g.,

15 Conservação das Populações

Moffett e Sarkar, 2006; Huang, Keisler e Linkov, 2011). Ainda recentemente, Mustajoki e Marttunen (2013) apresentaram uma análise de software para tomada de decisões em situações de critérios múltiplos, na perspectiva dos impactos ambientais de projetos.

Isto decorre da complexidade das situações de gestão ambiental, em que a emergência de consequências de diversos tipos e amplitudes caracterizam correntemente as intervenções planeadas e sob apreciação. Um destes métodos de decisão foi introduzido no capítulo 11 e programado na caixa 11.1, aplicado à destriça de estratégias bionómicas de espécies arbóreas. Vamos ilustrar a aplicação do mesmo instrumento decisório na conservação biológica, mais particularmente, na avaliação da ocupação do espaço de uma paisagem de vocação florestal, determinada preponderantemente pelas suas características de solo, orografia e acessibilidade.

A criação de florestas extensas é uma das intervenções do homem na paisagem que pode ter impactos múltiplos e duradouros na ecologia e economia de uma região. Localmente, as espécies que ocorrerão por passarem a dispor do seu habitat (e as que desaparecerão por motivo contrário), o nível de erosão do solo, a regularização do ciclo hidrológico, a estética do espaço, o risco de fogo, a madeira comercializável produzida, as oportunidades de recreio e de cinegética criadas e outros serviços e bens que a floresta presta ao homem podem mudar profundamente a natureza e a economia regionais.

Não admira pois que os planos de reflorestamento, numa sociedade aberta, sejam objeto, salutarmente, de cuidadoso escrutínio e avaliação por diferentes grupos de pessoas, motivadas pela defesa dos seus interesses e valores.

O planeamento da florestação é uma actividade complexa, que passa por várias fases de elaboração, que certamente vamos ignorar, partindo da situação em que se dispõe de várias alternativas de florestação e se pretende escolher uma delas para execução.

A escolha dos critérios ou atributos para caracterizar os projetos de florestação podem também ser uma atividade trabalhosa, pois os grupos de pessoas que são diferentemente afetadas pela florestação fazem apreciações distintas sobre os seus impactos.

Estabelecida uma lista de critérios a utilizar, surge depois a tarefa de quantificar as preferências, isto é, de lhes conferir importância relativa ou ponderação (e.g., Barreto, 1986). Um industrial da serração de madeira e um observador de aves valorizam diferentemente as espécies florestais a utilizar na criação das florestas e assim as áreas protegidas, de exploração condicionada, e as de ordenamento florestal intensivo visando a produção de lenho. O mesmo se passa com qualquer destas pessoas e um caçador.

Mas vamos supor que tudo isto já foi realizado. Temos quatro alternativas de arborização, caracterizadas por atributos já definidos e ponderados. A possibilidade de se chegar a esta fase com um acervo de informação credível, só é possível porque se aplicou saber obtido em trabalho de investigação com êxito, nas diversas áreas do conhecimento envolvidas (ciências exatas, sociais e humanas).

A situação hipotética que vou introduzir beneficia de Barreto (1994:87-96b), e tem a dimensão contida numa ilustração para fins didáticos.

Os atributos que se consideram são os seguintes, estimados para quando a florestação tiver atingido a sua produção sustentada máxima:

Atributo a1. Madeira produzida para pasta (milhares de m³/ano)

Atributo a2. Madeira para obra (milhares de m³/ano)

Atributo a3. Água (precipitação-evapotranspiração; milhares de mm/ano)

Atributo a4. Sedimentos (milhares de Mg/ano)

Atributo a5. Capacidade cinegética (milhares de indivíduos)

15 Conservação das Populações

Atributo a6. Número de espécies de aves

Atributo a7. Valor de outros bens e serviços produzidos (milhões de euros/ano)

Atributo a8. Recreio (milhares de visitantes-dia/ano)

Destes atributos, o a4 é tanto melhor quanto menor for.

Não há ponderações absolutas dos atributos. Todas elas refletem o equilíbrio de forças dos interesses envolvidos, conseguido, geralmente, com a mediação, mais ou menos expressa, de uma entidade da administração pública. Vamos supor três ponderações diferentes e verificar o seu impacto na escolha da alternativa de florestação a executar.

- A ponderação **neutra** atribui o mesmo peso a todos atributos;
- A ponderação **economicista** valoriza mais os aspetos económicos do projeto;
- A ponderação **ambientalista** enfatiza a vertente ambiental da reflorestação.

No quadro 15.1, inserimos a caracterização das alternativas, arquétipos (economicista e ambientalista) e dos três sistemas de ponderação. Esforçámo-nos por estabelecer arquétipos equilibrados que não influenciassem decisivamente a classificação das alternativas.

No quadro 15.2, exibimos as proximidades das quatro alternativas aos arquétipos economicistas e ambientalista, condicionadas pela ponderação adotada, obtidas com o programa da caixa 11.1, introduzindo os dados desta análise (quadro 15.1).

Quadro 15.1. Caracterização dos planos alternativos de reflorestação e dos sistemas de ponderação

Alternativas de reflorestação	Atributos							
	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a7	a8
1	73	330	450	4,5	5,5	94	6	4
2	68	300	420	4	6	100	5,5	4,5
3	75	350	380	4,8	5,2	88	6,4	3,5
4	63	290	490	3,75	6,2	109	5,1	4,8
Ponderações	Pesos							
Economicista	0,1625	0,1625	0,0875	0,11875	0,1125	0,1	0,1375	0,11875
Neutra	0,125	0,125	0,125	0,125	0,125	0,125	0,125	0,125
Ambientalista	0,0875	0,0875	0,1625	0,13125	0,1375	0,15	0,1125	0,13125
Arquétipos	Atributos							
Economicista	80	400	300	5	5	80	7	3
Ambientalista	60	258	560	3,5	6,5	115	5	5

Quadro 15.2. Proximidades das alternativas de reflorestação aos arquétipos económico (PrE) e ambiental (PrA), segundo as três ponderações adotadas

Alternativas	Ponderações					
	Economicista		Neutra		Ambientalista	
	PrE	PrA	PrE	PrA	PrE	PrA
1	0,4921849	0,5078151	0,4747242	0,5252758	0,4600351	0,5399649
2	0,3197170	0,6802830	0,3350184	0,6649816	0,3510116	0,6489884
3	0,6916591	0,3083409	0,6814673	0,3185327	0,6718083	0,3281917
4	0,1687463	0,8312537	0,1721427	0,8278573	0,1784555	0,8215445

15 Conservação das Populações

Atentemos no quadro 15.2. A ponderação neutra permite-nos concluir que os planeadores foram sensíveis às questões ambientais e tiveram a preocupação de criar alternativas que se pudessem separar facilmente, pois não é difícil discernir o seguinte:

- A alternativa 3 privilegia a vertente económica, sem exagero;
- A alternativa 4 favorece claramente o aspeto ambiental;
- A alternativa 2 é moderadamente “ambientalista”;
- A alternativa 1 é a mais equilibrada por ter uma posição muito próxima da equidistância aos dois arquétipos.

Esta clara separação das características dos quatro projetos de reflorestação resiste às diferenças entre as ponderações economicista e ambiental que não alteram as suas posições relativas, de proximidade aos arquétipos, evitando a emergência de qualquer conflitualidade. Por outro lado, as duas ponderações mencionadas foram feitas equilibradamente, sem nenhum exagero tendencioso. Isto foi facilitado pelas características das alternativas construídas.

O quadro 15.2 fornece informação ao decisor, permitindo-lhe apoiar a escolha que fizer de maneira mais clara, mas a última decisão é dele, ponderando todos os outros aspetos económicos, sociais e ambientais da conjuntura em que o projeto se insere, não incluídos na análise. **Qualquer que seja a sua decisão, ela terá implicações para a biodiversidade da região.**

Uma alternativa ao estabelecimento de arquétipos é escolher os valores máximos ou mínimos, conforme a bondade do impacte, dos atributos das alternativas em análise.

Concluo aqui o primeiro volume desta obra. Logo que terminado, divulgo o segundo volume, onde abordarei interações entre populações, a comunidade e o ecossistema.

15.10 Bibliografia

- Akçakay, H. R., 2002. Estimating the Variance of Survival Rates and Fecundity. *Animal Conservation*, 333-336.
- Barreto, L. S., 1986. *Ponderação de Atributos*. Centro de Estudos Florestais, INIC, Lisboa.
- Barreto, L. S., 1994. *Alto Fuste Regular. Instrumentos para a sua Gestão*. Publicações Ciência e Vida, Lda., Lisboa.
- Barreto, L. S., 2006. The Stochastic Dynamics of Self-Thinned Pure Stands. A Simulative Quest. *Silva Lusitana* 14(2):227-238.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Beissinger, S. R. e D. R. McCullough, Compiladores, 2002. *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bradshaw, C. J. A. e Barry W. Brook, 2010. The conservation biologist's toolbox – principles for the design and analysis of conservation studies. Em Sodhi, N. S. e P. R. Ehrlich, Compiladores, *Conservation Biology for All*. Oxford University Press. Páginas 313-339.
- Brockwell, P. J. e R. A. Davies, 2002. *Introduction to Time Series and Forecasting*. Second edition. Springer, Berlin.
- Brook B. W. e C. J. A. Bradshaw, 2006. Strength of Evidence for Density Dependence in Abundance Time Series of 1198 Species. *Ecology*, 87(6): 1445–1451
- Caswell, H., M. Fujiwara e S. Brault, 1999. Declining Survival Probability Threatens the North Atlantic Right Whale. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96:3308-3313.
- Crawley, M. J., 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, England.
- Dennis, B., P. L. Munholland e J. M. Scott, 1991. Estimation of Growth and extinction parameters for Endangered Species. *Ecological Monographs*, 61:115-143.
- Dennis, B., J. M. Ponciano, S. R. Lele, M. L. Taper e D. F. Staples, 2006. Estimating Density Dependence, Process Noise, and Observation Error. *Ecological Monographs*, 76(3): 323–341.
- Dennis, B., e M. L. Taper, 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation

15 Conservação das Populações

and testing. *Ecological Monographs*, 64:205–224.

Dingle, P. J., 1990. *Time Series. A Biostatistical Introduction*. Oxford University Press, Oxford.

Eberhardt, L. L., J. M. Breiwick, 2010. Trend of the Yellowstone Grizzly Bear Population. *International Journal of Ecology*, Volume 2010 (2010), Article ID 924197, 5 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2010/924197>

Gaona, P., P. Ferreras e M. Delibes, 1998. Dynamics and Viability of a Metapopulation of the Endangered Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs* 68(3):249-370.

Harris, R. B., G. C. White, C. C. Schwartz e M. A. Haroldson, 2007. Population Growth of Yellowstone Grizzly Bears: Uncertainty and Future Monitoring. *Ursus*, 18(2):168-178.

Holmes, E., E. J. Ward e K. Wills, 2012. MARSS: Multivariate Auto-Regressive State-Space Models for Analyzing Time Series. *The R Journal*, 4(1):11-19.

Holmes, E., E. J. Ward e K. Wills, 2013. MARSS: Multivariate Autoregressive State-Space Modeling. R package version 3.4.

Holmes, E., E. J. Ward e M. D. Scheuerell, 2012. *Analysis of Multivariate Time Series Using MARSS Package*. Version 3.4. Northwest Fisheries Science Center, NOAA, Seattle, U. S. A.

Huang, I.B., J. Keisler, J., I. Linkov, 2011. "Multi-criteria decision analysis in environmental science: ten years of applications and trends". *Science of the Total Environment* 409: 3578–3594.

Hyndman, R. J. e Y. Khandarkar, 2008a. Automatic Time Series Forecasting: The forecast Package for R. *Journal of Statistical Software*, 27(3):1-22. <http://www.jstatsoft.org/>

Hyndman, R.J., Koehler, A.B., Ord, J.K. e Snyder, R.D. 2008b. *Forecasting with exponential smoothing: the state space approach*, Springer-Verlag. <http://www.exponentialsMOOTHING.net>.

Lacy, R.C., M. Borbat, and J.P. Pollak. 2005. *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process*. Version 9.50. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society. A versão 10 beta estava disponível, em Maio de 2013, na internet. <http://www.vortex9.org/vortex.html>

Lande, R. e S. H. Orzack, 1988. Extinction Dynamics of Age-structured Populations in a Fluctuating Environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 85:7418-7421.

Lande, R., S. Engen e B-E. Sæther, 2003. *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.

Moffet, A. e S. Sarkar, 2006. Incorporating Multiple Criteria into the Design of Conservation Area Networks: a Minireview with Recommendations. *Diversity Distrib.* 12:125-137.

Moilanen, A., K. A. Wilson e H. Possingham, Compiladores, 2009. *Spatial Conservation Prioritization. Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford.

Morris, W. et al., 1999. *A Practical Handbook for Population Viability Analysis*. The Nature Conservancy, Arlington, Virginia. www.nature.org/

Morris, W. F. e D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservation Biology. Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA.

Mustajoki, J. e M. Marttunen, 2013. *Comparison of Multi-Criteria Decision Analytical Software Searching for Ideas for Developing a New EIA-specific Multi-criteria Software*. Finnish Environment Institute. www.imperia.jyu.fi

National Park Service U.S. Department of the Interior, 2013. Recovery and Conservation of Grizzly Bears in Yellowstone National Park and the Greater Yellowstone Area. O ano refere-se à data em que li este texto. <http://www.nps.gov/yell/naturescience/bearrecovery.html>

Otto, S. P. e T. Day, 2007. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.

Ranta, E. e P. Lundberg, 2007. *Ecology of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.

Sarkar, S., 2009. "Conservation Biology", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2009 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <<http://plato.stanford.edu/archives/spr2009/entries/conservation-biology/>>.

Stacey, P. B. e Mark Taper, 1992. Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecological Applications*, 2(1):18-29.

Tuljapurkar, S., 1982. Population Dynamics in Variable Environments. III. Evolutionary Dynamics of r-selection. *Theoretical Population Biology*, 21:141-165.

Turchin, P., 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.

WWF International, 2012. *Living Planet Report 2012. Biodiversity, Biocapacity and Better Choices*. www.panda.org.