

UNIVERSIDADE DE ÉVORA  
Mestrado em Matemática Aplicada

**UTILIZAÇÃO DE MODELOS DISCRETOS  
ESTRUTURADOS NO ESTUDO DA DINÂMICA  
DE UMA POPULAÇÃO**

Dissertação apresentada na  
Universidade de Évora para a  
obtenção do grau de Mestre  
em Matemática Aplicada

Maria Helena Pascoal Reis

ÉVORA, 2000

UNIVERSIDADE DE ÉVORA  
Mestrado em Matemática Aplicada

**UTILIZAÇÃO DE MODELOS DISCRETOS  
ESTRUTURADOS NO ESTUDO DA DINÂMICA  
DE UMA POPULAÇÃO**

Dissertação apresentada na  
Universidade de Évora para a  
obtenção do grau de Mestre  
em Matemática Aplicada



Maria Helena Pascoal Reis

142 283

ÉVORA, 2000

*À minha filha Joana*

# ÍNDICE

<b>Agradecimentos</b>	<i>iii</i>
<b>Resumo</b>	<i>iv</i>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>2. DADOS DA POPULAÇÃO BIOLÓGICA EM ESTUDO</b>	<b>3</b>
2.1. A população biológica em estudo	3
2.2. Estimação da função de sobrevivência dos adultos	4
2.2.1. O estimador de Nelson e o estimador de Kaplan-Meier	4
2.2.2. Curvas de sobrevivência dos adultos	7
2.3. Comparação de duas funções de sobrevivência	9
2.3.1. Comparação gráfica de duas curvas de sobrevivência	9
2.3.2. Testes não paramétricos para duas amostras	16
2.4. Teste Qui-quadrado para testar a hipótese de a proporção de sexos ser de 1:1	19
2.5. Tabelas de vida e de oviposição	21
<b>3. MODELOS DISCRETOS DE ESTRUTURA ETÁRIA</b>	<b>24</b>
3.1. Introdução aos modelos estruturados	24
3.2. O modelo de Leslie	25
3.2.1. O modelo e a sua solução explícita	25
3.2.2. Comportamento assintótico	28
3.2.3. Comportamento transiente	35
3.2.4. Análise de sensibilidade	36
3.3. Modelo de estrutura etária com intervalo de projecção de um dia	39
3.3.1. Pressupostos do modelo e ciclo de vida	39
3.3.2. O modelo	40
3.3.3. Comportamento assintótico	44
3.3.4. Comportamento transiente	53
3.3.5. Análise de sensibilidade	53
3.3.6. Intervalos de confiança para os parâmetros do modelo	57
3.4. Modelo de estrutura etária com intervalo de projecção de uma semana	58
3.4.1. Ciclo de vida	60
3.4.2. O modelo	60
3.4.3. Comportamento assintótico	62
3.4.4. Comportamento transiente	63
3.4.5. Análise de sensibilidade	64

3.4.6. Intervalos de confiança para os parâmetros do modelo	66
3.5. Comparação dos dois modelos de estrutura etária	67
<b>4. MODELOS DISCRETOS ESTRUTURADOS POR ESTÁDIOS DE DESENVOLVIMENTO</b>	<b>69</b>
4.1. Introdução aos modelos estruturados por estádios de desenvolvimento	69
4.2. Modelo discreto estruturado por estádios de desenvolvimento	72
4.2.1. Ciclo de vida	72
4.2.2. O modelo	73
4.2.3. Estimação dos parâmetros	74
4.2.4. Comportamento assintótico	82
4.2.5. Comportamento transiente	82
4.2.6. Análise de sensibilidade	83
4.3. Modelo construído a partir da matriz infinitesimal de uma cadeia de Markov em tempo contínuo	84
4.3.1. Introdução	84
4.3.2. Cadeias de Markov em tempo contínuo com espaço de estados finito	86
4.3.3. A matriz infinitesimal da cadeia de Markov do modelo auxiliar	92
4.3.4. Estimação dos elementos da matriz infinitesimal da cadeia de Markov do modelo auxiliar	92
4.3.5. A matriz de probabilidades de transição da cadeia de Markov	97
4.3.6. O modelo	99
4.3.7. Estimação dos parâmetros do modelo	100
4.3.8. Estimadores MV e intervalos de confiança para os parâmetros do modelo	103
4.3.9. Comportamento assintótico	105
4.3.10. Comportamento transiente	106
4.3.11. Análise de sensibilidade	106
4.4. Comparação dos modelos estruturados por estádios de desenvolvimento	108
<b>5. DISCUSSÃO DE RESULTADOS E CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	<b>111</b>
5.1. Discussão de resultados	111
5.2. Considerações finais	116
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>118</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>124</b>
<b>Anexo I</b>	<b>125</b>

## AGRADECIMENTOS

Ao Professor Doutor Carlos Alberto dos Santos Braumann, meu orientador, por todo o apoio e disponibilidade demonstrada. Pela forma como sempre apoiou as minhas iniciativas e me orientou nos meus primeiros passos neste campo. Pelas suas muitas sugestões e contributos.

Ao Prof. Dr. Diogo Caeiro Figueiredo (Departamento de Biologia, Universidade de Évora), que gentilmente me cedeu os dados utilizados neste trabalho e pela sua disponibilidade em responder a todas as questões que lhe coloquei sobre os mesmos.

Ao Prof. Dr. Russell Alpizar-Jara (Departamento de Matemática, Universidade de Évora) pelas discussões e sugestões no âmbito da análise de sensibilidade e pela disponibilização de referências bibliográficas.

Ao Prof. Dr. Vítor Trindade (Departamento de Pedagogia, Universidade de Évora), ao Prof. Dr. Luiz C. Gazarini (Departamento de Biologia, Universidade de Évora) e ao Prof. Dr. Francisco Ramos (Departamento de Sociologia, Universidade de Évora), pela compreensão e apoio demonstrados numa fase crítica do trabalho.

À Dr.<sup>a</sup> Clara Carlota (Departamento de Matemática, Universidade de Évora), minha colega do curso de Mestrado, pelo seu apoio nas horas mais difíceis e pela sua ajuda na programação em Maple.

À Eng.<sup>a</sup> Mónica Lima (Departamento de Biologia, Universidade de Évora) pelo apoio e amizade demonstrados e pela sua sugestão quanto aos dados.

Ao Dr. Nuno Franco (Departamento de Matemática, Universidade de Évora), pelos esclarecimentos acerca do Maple V.

Ao Prof. Dr. Luís S. Dias (Departamento de Biologia, Universidade de Évora) pelo seu interesse neste trabalho e pelos esclarecimentos relativamente a algumas designações.

Ao Prof. Dr. Miguel Avillez, (Departamento de Matemática, Universidade de Évora) e Prof. Dr. Orlando Lopes (Universidade de Évora), pela sua amizade e apoio.

Ao Dr. Diogo Baptista pela ajuda em soluções gráficas.

Aos meus alunos dos últimos semestres pela menor disponibilidade no atendimento.

À Dr.<sup>a</sup> Luisa Correia, minha colega de Curso e amiga de todas as horas.

Ao meu pai porque sempre me apoiou e porque com ele, aprendi o gosto pela investigação.

E por fim, mas não por último, ao João, pelo apoio moral sem o qual este trabalho não teria sido possível e pela ajuda na revisão. Ao João e à Joana pelo amor e compreensão demonstrados, e por tudo o que não é possível pôr em palavras.

## RESUMO

O presente trabalho pretende ser um contributo para o desenvolvimento de metodologias de estudo da dinâmica de populações com o recurso aos modelos discretos estruturados do tipo matricial, numa perspectiva de gestão e controlo de populações.

Usamos modelos de estrutura etária e modelos estruturados por estádios de desenvolvimento para o estudo da dinâmica de uma população do insecto *Sesamia nonagrioides*. Analisamos e comparamos os dois tipos de modelos com o objectivo de avaliar a fiabilidade dos modelos estruturados por estádios de desenvolvimento e obter informação acerca das taxas vitais sobre as quais deverão eventualmente incidir os esforços para o controlo das populações desta espécie.

## 1. INTRODUÇÃO

O presente trabalho constitui a Dissertação Final do Curso de Mestrado em Matemática Aplicada, ministrado pelo Departamento de Matemática da Universidade de Évora. Pretende-se dar um contributo para o desenvolvimento de metodologias de estudo da dinâmica de populações, com o recurso aos modelos discretos estruturados do tipo matricial, numa perspectiva de gestão de recursos biológicos e controlo de populações.

Este trabalho insere-se na sequência dos estudos já efectuados por D. C. Figueiredo (e.g. FIGUEIREDO, 1993) acerca da espécie *Sesamia nonagrioides*. Os trabalhos desenvolvidos permitiram a recolha de dados sobre esta espécie, nomeadamente os que foram utilizados no âmbito deste estudo.

O presente trabalho tem como objectivos:

- A construção de modelos estruturados para uma população de *Sesamia nonagrioides*.
- A análise dos modelos baseada nas taxas assintóticas e instantânea de crescimento, nos vectores de estrutura etária da população, na taxa de convergência para a estrutura da população estável e na análise de sensibilidade da taxa assintótica de crescimento e do vector de estrutura etária estável a alterações das taxas vitais.
- A análise comparativa entre os dois tipos de modelos construídos para a população em estudo: modelos de estrutura etária e modelos estruturados por estádios de desenvolvimento.
- Obter informação, através da análise de sensibilidade dos modelos, acerca das taxas vitais sobre as quais deverão eventualmente incidir os esforços para o controlo das populações desta espécie.

O objectivo primeiro prende-se com a avaliação da fiabilidade do modelo estruturado por estádios de desenvolvimento.

A informação de base utilizada neste trabalho, deriva de dados provenientes da criação em laboratório da espécie em estudo no âmbito dos trabalhos supra-referidos.



Os modelos discretos estruturados do tipo matricial são abordados como uma metodologia para o estudo da dinâmica de populações. Esta abordagem permite descrever a população em termos das diferenças individuais mais importantes tais como a idade e/ou o estágio de desenvolvimento entre outras (tamanho, sexo, etc.), assim como um tratamento analítico baseado na álgebra de matrizes e uma simulação de simples realização.

A estrutura do presente trabalho é a seguinte:

O Capítulo 2 diz respeito aos dados de natureza biológica por nós utilizados. É estimada a função de sobrevivência dos adultos das várias amostras. São também aplicados aos dados testes de significância não paramétricos.

No Capítulo 3 construímos e analisamos dois modelos discretos de estrutura etária para a população em estudo e apresentamos os resultados. É ainda apresentada a comparação entre os dois modelos.

No Capítulo 4 construímos e analisamos dois modelos discretos estruturados por estágios de desenvolvimento para a mesma população e apresentamos os resultados. É também apresentada a comparação entre os dois modelos.

No Capítulo 5 os principais resultados são resumidos e discutidos, sendo ainda apresentadas algumas considerações finais.

## 2. DADOS DA POPULAÇÃO BIOLÓGICA EM ESTUDO

Este capítulo diz respeito aos dados de natureza biológica por nós utilizados neste trabalho. Na secção 2.1. caracterizamos o conjunto de dados utilizados. Na secção 2.2. estimamos a função de sobrevivência das várias amostras e apresentamos os gráficos das curvas de sobrevivência. Na secção 2.3. comparamos as curvas de sobrevivência, quer graficamente quer por aplicação aos dados de testes de significância não paramétricos para duas amostras: o teste Mantel-Haenszel e o teste de Kolmogorov-Smirnov. Na secção 2.4. utilizamos o teste Qui-quadrado para testar a proporção de sexos. Finalmente na secção 2.5. apresentamos as tabelas de vida e de oviposição da população por nós estudada no âmbito deste trabalho.

### 2.1. A População Biológica em Estudo

Os dados biológicos por nós utilizados no âmbito deste trabalho, são provenientes de uma população de *Sesamia nonagrioides* LEFEBVRE criada em laboratório, mantida em condições de temperatura ambiental constante (25°C) e cujos indivíduos foram alimentados com uma dieta de caules de milho. Os dados foram gentilmente cedidos pelo Prof. Diogo C. Figueiredo (Departamento de Biologia, Universidade de Évora).

A espécie *Sesamia nonagrioides* (Ordem Lepidoptera, Família Noctuidae) é um insecto fitófago tipicamente mediterrâneo (TAMS & BOWDEN, 1953 *in* FIGUEIREDO, 1993) e considerada como uma importante praga de gramíneas cultivadas, nomeadamente o milho (FIGUEIREDO, *op. cit.*).

Os dados que nos foram disponibilizados são formados por dois conjuntos que designaremos por **A** e **B**:

- O conjunto **A** compreende quatro experiências feitas com quatro amostras distintas de indivíduos, duas com uma alimentação de milho e outras duas com uma alimentação à base de uma dieta artificial. Em todas as amostras foi identificado e anotado o sexo dos indivíduos adultos, mas era desconhecido o número inicial de ovos com que se tinha dado origem às populações.

- O conjunto **B** compreende duas experiências feitas com duas amostras distintas de indivíduos, uma alimentada à base de milho e a outra alimentada à base de uma dieta artificial. Em ambas as experiências era conhecido o número de ovos com que se originaram as populações, mas desconhecia-se o sexo de cada indivíduo adulto. Sabe-se, no entanto, que a proporção de sexos ("sex-ratio") não difere significativamente de 1:1 (FIGUEIREDO, *op. cit.*).

Em ambos os conjuntos de dados **A** e **B**, a temperatura ambiental foi idêntica e mantida constante a 25°C, e os indivíduos foram seguidos individual e diariamente, sendo anotado para cada um o número de dias de cada estágio de desenvolvimento (Anexo I).

Sendo a dimensão das amostras reduzida para a estimação dos parâmetros populacionais, com um máximo de 65 indivíduos adultos, tentámos agrupar os dados a fim de obtermos uma amostra de maior dimensão, o que seria razoável se não houvesse diferenças significativas nas funções de sobrevivência. Nesse sentido, começámos por estimar a função de sobrevivência dos adultos utilizando o estimador de Kaplan-Meier, após o que utilizámos dois tipos de testes de significância não paramétricos para comparar as experiências duas a duas.

## 2.2. Estimação da Função de Sobrevivência dos Adultos

Nesta secção estimamos a função de sobrevivência dos adultos das várias amostras, utilizando o estimador de Nelson (FLEMING & HARRINGTON, 1991) e o estimador de Kaplan-Meier (FLEMING & HARRINGTON, 1991; COLLETT, 1994; PARMAR & MACHIN, 1995; ANDERSEN & KEIDING, 1996; KLEINBAUM, 1995; LE, 1997; LINDSEY, 1997).

### 2.2.1. O estimador de Nelson e o estimador de Kaplan-Meier

Seja  $F(t) = P\{T \leq t\}$  a função de distribuição (f.d.) do tempo de vida  $T$  de um indivíduo adulto.

Assumamos que  $T$  é uma variável aleatória absolutamente contínua, não negativa, com função densidade de probabilidade (f.d.p.)  $f(t) = \frac{dF(t)}{dt}$ .

Para estimar  $F(t)$  podemos basear-nos na função de sobrevivência  $S(t) = P\{T > t\}$  e na taxa de risco

$$\begin{aligned}\lambda(t) &= \lim_{\Delta t \rightarrow \infty} \frac{1}{\Delta t} P\{t \leq T < t + \Delta t \mid T \geq t\} \\ &= - \frac{dS(t)}{dt} / S(t) \\ &= f(t) / S(t) .\end{aligned}\tag{2.2.1}$$

A função  $\Lambda(t) = \int_0^t \lambda(u) du$  chama-se função cumulativa de risco para  $T$ . Tem-se

$$S(t) = \exp \{-\Lambda(t)\}\tag{2.2.2.}$$

e, portanto,

$$F(t) = 1 - \exp \{-\Lambda(t)\} .\tag{2.2.3}$$

Numa amostra de dimensão  $n$ , seja  $L \leq n$  o número de tempos de morte distintos observados. Sejam  $T_1^0 < T_2^0 < \dots < T_L^0$  os distintos tempos de morte observados e ordenados, e  $D_k$  o número de mortes em cada instante  $T_k^0$ ,  $k = 1, \dots, L$ . Suponhamos que  $0 = t_0 < t_1 < \dots < t_m = t$  é uma partição do intervalo  $[0, t]$  e sejam  $d_\ell$  e  $y_\ell$ , respectivamente, o número de mortes no intervalo  $[t_{\ell-1}, t_\ell[$  e o número de casos conhecidos que não morreram antes do instante  $t_{\ell-1}$ , i.e., o número de casos de risco no instante  $t_{\ell-1}$ .

Para  $\Delta t$  suficientemente pequeno, tem-se

$$\begin{aligned}\Lambda(t + \Delta t) - \Lambda(t) &\approx \lambda(t) \Delta t \\ &\approx P\{t \leq T < t + \Delta t \mid T \geq t\} .\end{aligned}\tag{2.2.4}$$

Então, quando  $y_\ell > 0$ ,  $\Lambda(t_\ell) - \Lambda(t_{\ell-1})$  pode ser estimado por  $d_\ell / y_\ell$  e

$$\hat{\Lambda}(t) = \sum_{\ell: t_{\ell} \leq t} d_{\ell} / y_{\ell} \quad (2.2.5)$$

estima  $\Lambda(t)$ , se somarmos apenas nos subintervalos  $[t_{\ell-1}, t_{\ell}[$  para os quais  $y_{\ell} > 0$ .

Suponhamos que  $m \rightarrow \infty$  e que  $\max_{1 \leq \ell \leq m} |t_{\ell} - t_{\ell-1}| \rightarrow 0$ . Como os intervalos se tornam infinitamente pequenos, cada intervalo contém no máximo um instante de morte distinto. Nos intervalos que não contêm estes pontos,  $d_{\ell} = 0$ .

No limite, temos que

$$\hat{\Lambda}(t) = \sum_{k: T_k^0 \leq t} D_k / Y_k, \quad (2.2.6)$$

onde  $Y_k$  é o número de casos de risco em  $T_k^0$ ,  $k = 1, \dots, L$ .

Atendendo a (2.2.2), temos que

$$\begin{aligned} \tilde{S}(t) &= \exp\{-\hat{\Lambda}(t)\} \\ &= \prod_{k: T_k^0 \leq t} \exp(-D_k / Y_k). \end{aligned} \quad (2.2.7)$$

$\tilde{S}(t)$  é o estimador de Nelson para a função de sobrevivência.

Quando os  $D_k / Y_k$  são pequenos, temos que

$$\tilde{S}(t) \approx \prod_{k: T_k^0 \leq t} (1 - D_k / Y_k). \quad (2.2.8)$$

O estimador

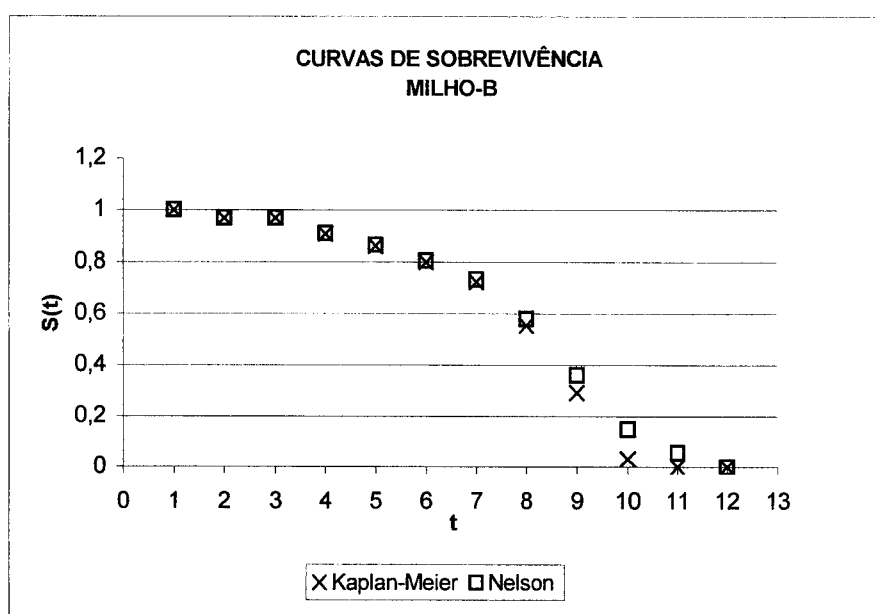
$$\hat{S}(t) = \prod_{k: T_k^0 \leq t} (1 - D_k / Y_k) \quad (2.2.9)$$

é o estimador de Kaplan-Meier para a função de sobrevivência. Verifica-se que este estimador é também o estimador de máxima verosimilhança quando a distribuição dos

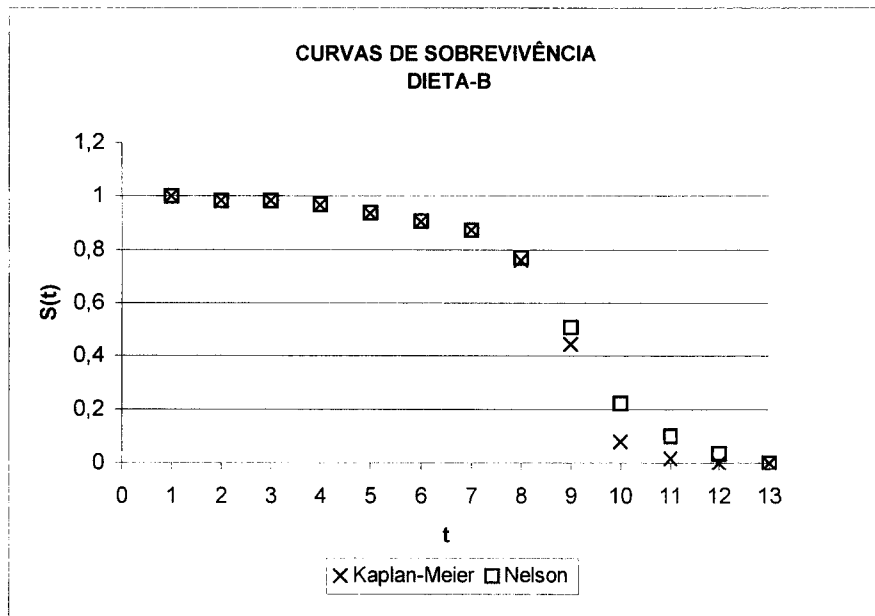
tempos de vida é exponencial (COLLETT, 1994; ANDERSEN & KEIDING, 1996; LE, 1997).

### 2.2.2. Intervalos e bandas de confiança para os valores da função de sobrevivência. Curvas de sobrevivência dos adultos

Os estimadores apresentados na secção anterior foram utilizados para estimar a função de sobrevivência dos adultos nas várias experiências. Os resultados obtidos mostram que não existem grandes diferenças entre as estimativas obtidas através do estimador de Nelson e as obtidas através do estimador de Kaplan-Meier. A título ilustrativo, apresentamos nas Figuras 2.1. e 2.2. as curvas de sobrevivência de Nelson e de Kaplan-Meier obtidas para o conjunto B.



**Figura 2.1.** - Curvas de sobrevivência dos adultos de Milho-B.  
t – dias de vida enquanto adulto.



**Figura 2.2.** - Curvas de sobrevivência dos adultos de Dieta-B.  
t – dias de vida enquanto adulto.

Para cada valor de cada uma das curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier foram obtidos intervalos de confiança (I.C.) e bandas de confiança (B.C.). Os intervalos de confiança a  $100(1-\alpha) \%$  foram calculados, assumindo a distribuição Normal para as estimativas  $\hat{S}(t)$  de Kaplan-Meier, através de

$$\hat{S}(t) \pm Z_{1-\alpha/2} \{S.E.[\hat{S}(t)]\}, \quad (2.2.10)$$

onde  $Z_{1-\alpha/2}$  é o quantil  $1-\alpha/2$  da distribuição Normal padronizada e  $S.E.[\hat{S}(t)]$  é o erro padrão de  $\hat{S}(t)$ . Para estimar  $S.E.[\hat{S}(t)]$  utilizámos o método fornecido em 1926 por Greenwood (e.g. COLLETT, 1994; PARMAR & MACHIN, 1995; LE, 1997) através da fórmula

$$S.E._{GR}[\hat{S}(t)] = \hat{S}(t) \left( \sum_{k: T_k^0 \leq t} D_k / \{Y_k(Y_k - D_k)\} \right)^{1/2}. \quad (2.2.11)$$

As bandas de confiança a  $100(1-\alpha) \%$  (FLEMING & HARRINGTON, 1991) foram calculadas através de

$$\hat{S}(t) \pm \Psi_{1-\alpha} \{S.E.[\hat{S}(t)]\}, \quad (2.2.12)$$

onde  $\Psi_{1-\alpha}$  é o quantil  $1-\alpha$  da distribuição de  $\sup_{0 \leq x \leq 1} |W(x)|$  tabelada em SCHUMACHER (1984), e  $W(x)$  denota um processo de Wiener-Lévy padronizado. Com efeito, prova-se que  $\hat{S}(t)$ , devidamente padronizada, converge em distribuição para o processo de Wiener-Lévy (GILLESPIE & FISHER, 1979; FLEMING & HARRINGTON, 1991).

Uma dificuldade surgida na obtenção dos intervalos e bandas de confiança por este processo prende-se com o facto de serem simétricos. Assim, quando o valor da função de sobrevivência estimado é próximo de zero ou de um, os limites de confiança podem não pertencer ao intervalo  $[0,1]$ . A solução que adoptámos foi a de substituir todos os limites superiores à unidade por 1 e todos os limites inferiores a zero por 0.

Apresentamos na Figura 2.3. as curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier para cada uma das experiências, com os respectivos intervalos e bandas de confiança a 95%.

## 2.3. Comparação de duas funções de sobrevivência

### 2.3.1. Comparação gráfica de duas curvas de sobrevivência

A forma mais simples de comparação do tempo de sobrevivência de duas amostras de indivíduos é a representação no mesmo referencial das correspondentes estimativas das duas funções de sobrevivência.

Para cada conjunto **A** e **B**, comparámos as curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier dos adultos referentes aos dois tipos de alimentação. No conjunto **A** foi ainda possível realizar a comparação entre as curvas de sobrevivência de machos e fêmeas para cada experiência e entre fêmeas [machos] das duas experiências. Na Figura 2.4. apresentamos os resultados das comparações efectuadas.



Figura 2.3. a) – Curvas de sobrevivência de Kaplan- Meier de machos e fêmeas adultos: Milho - A.

$t$  – tempo de vida adulta em dias; \* -  $S(t)$ ,  $\square$  - intervalo de confiança para  $S(t)$  e  $\cdot$  - banda de confiança para  $S(t)$ , ambos a 95%.

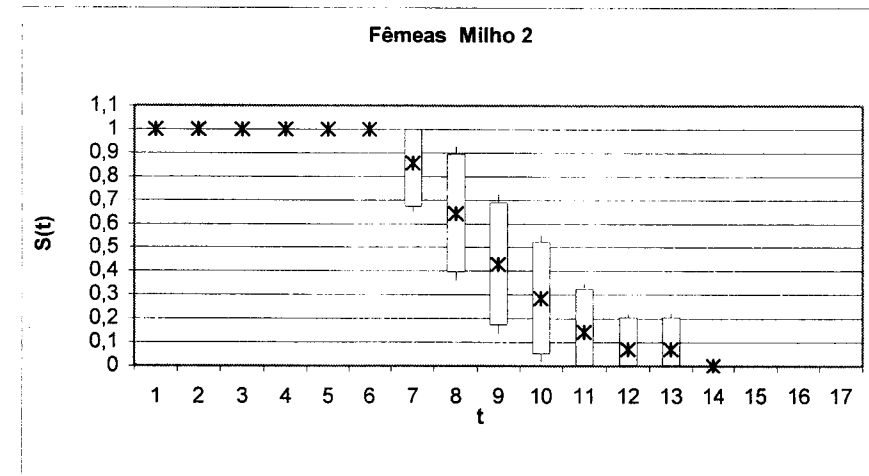
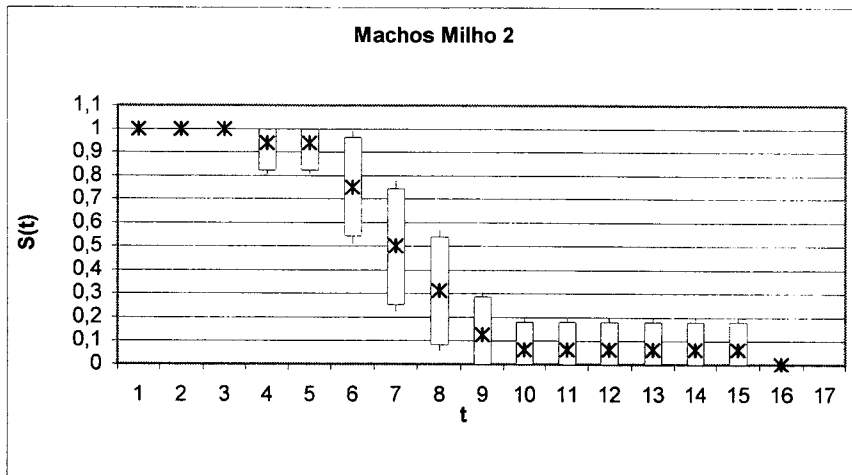
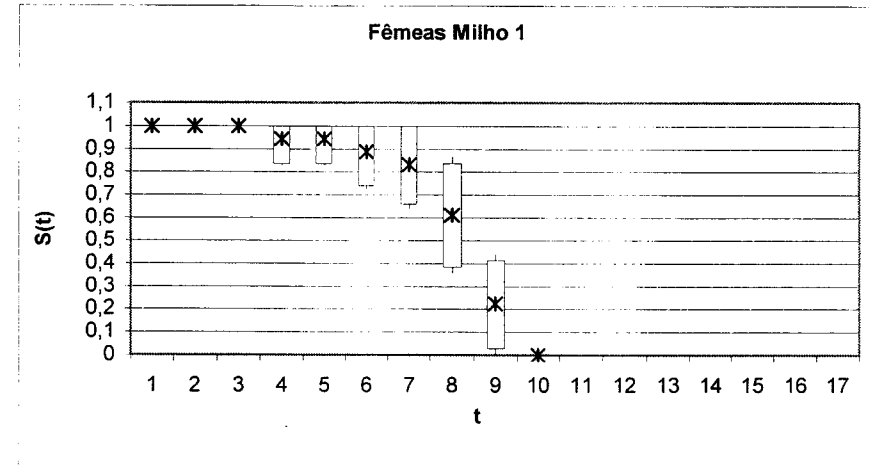
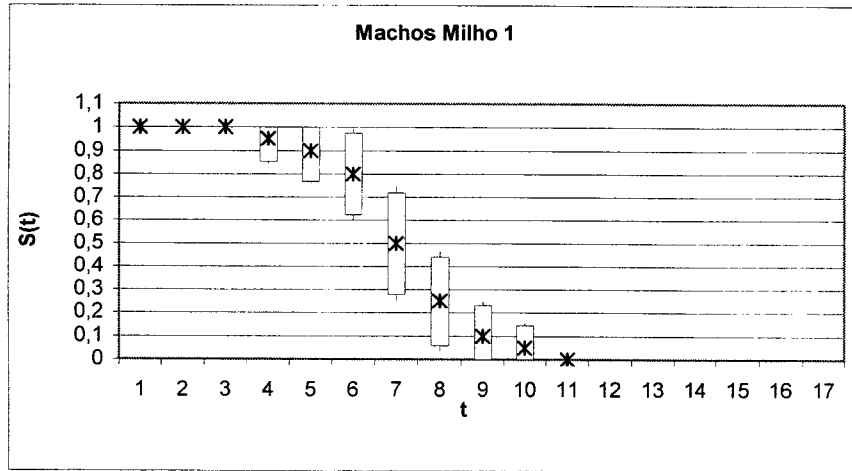
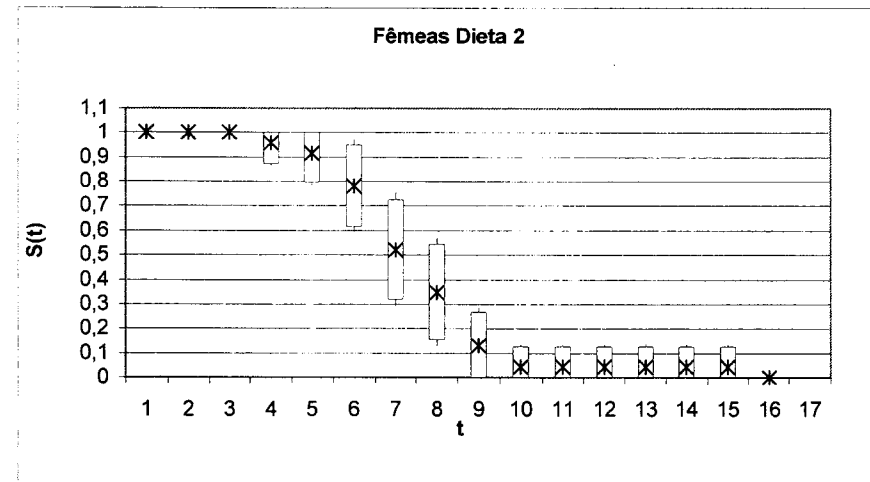
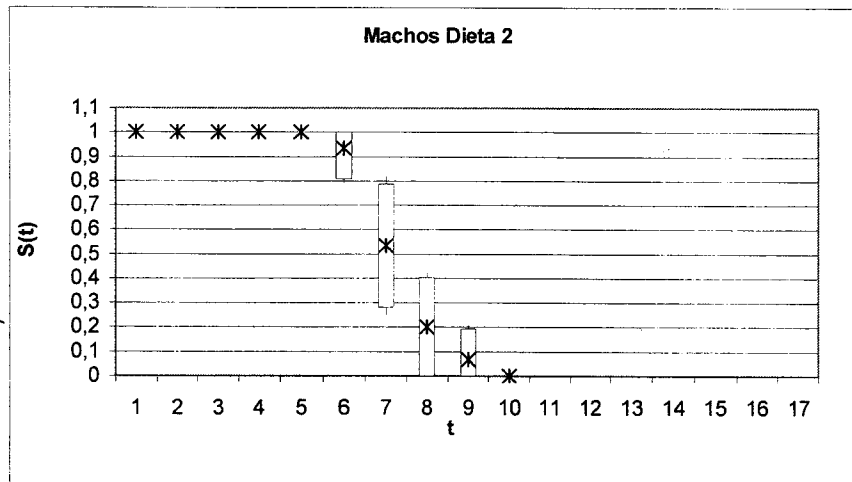
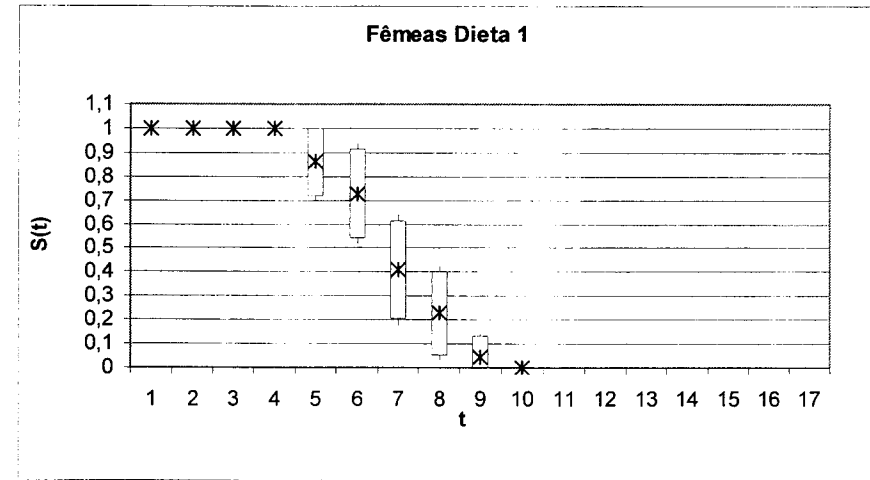
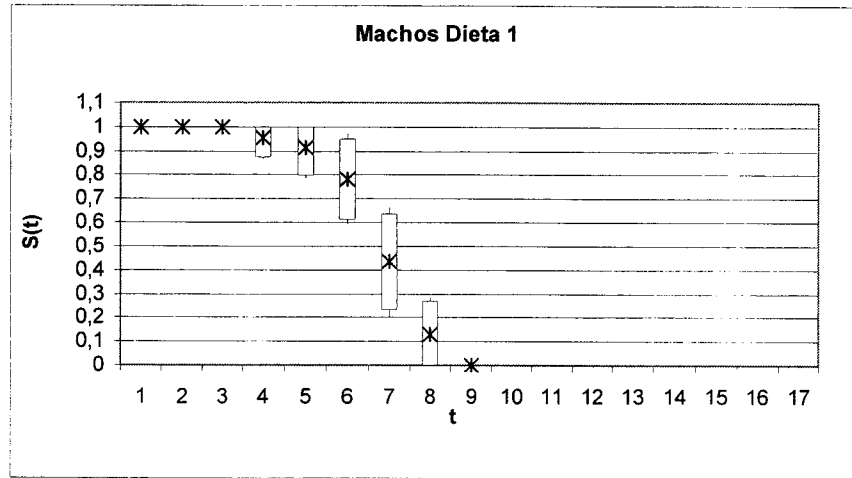


Figura 2.3. b) – Curvas de sobrevivência de Kaplan- Meier de machos e fêmeas adultos: Dieta - A.

t - tempo de vida adulta em dias; \* -  $S(t)$ , □ - intervalo de confiança para  $S(t)$  e ' - banda de confiança para  $S(t)$ , ambos a 95%.



**Figura 2.3. c)** – Curvas de sobrevivência de Kaplan- Meier dos adultos: Milho e Dieta - B.  
 t - tempo de vida adulta em dias; \* -  $S(t)$ ,  $\square$  - intervalo de confiança para  $S(t)$  e  $\cdot$  - banda de confiança para  $S(t)$ , ambos a 95%.

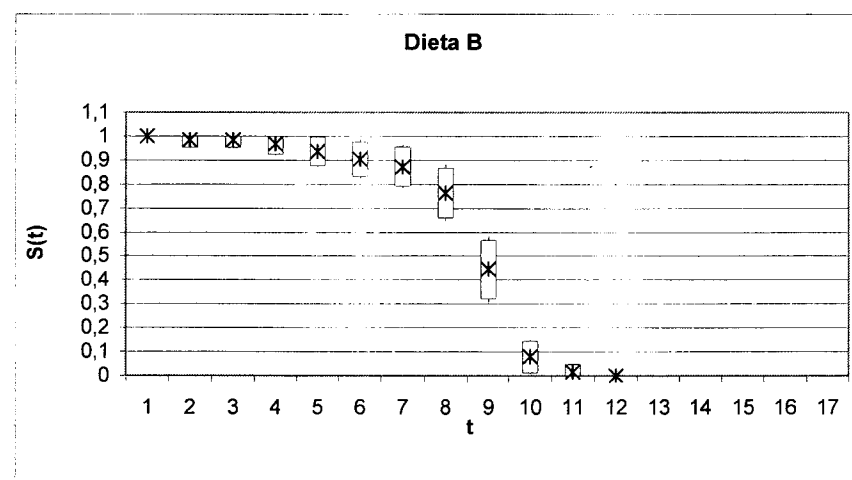
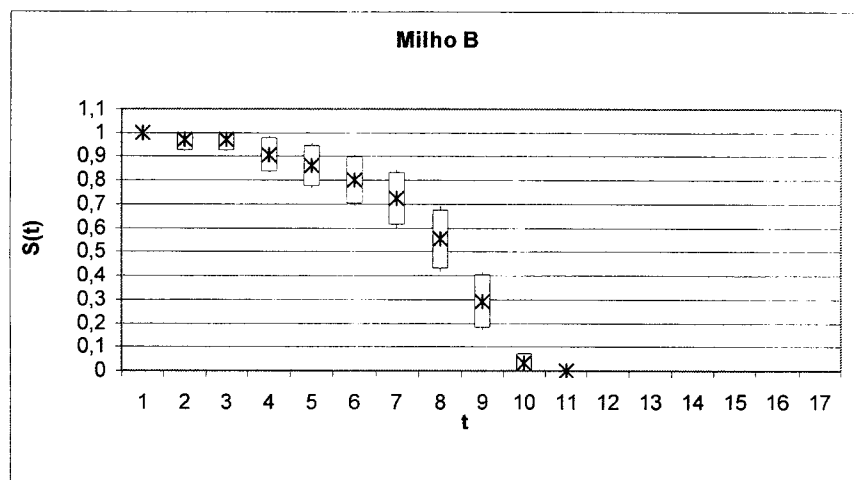


Figura 2.4 a) – Comparação de curvas de sobrevivência de Kaplan- Meier dos adultos; t – tempo de vida adulta em dias.

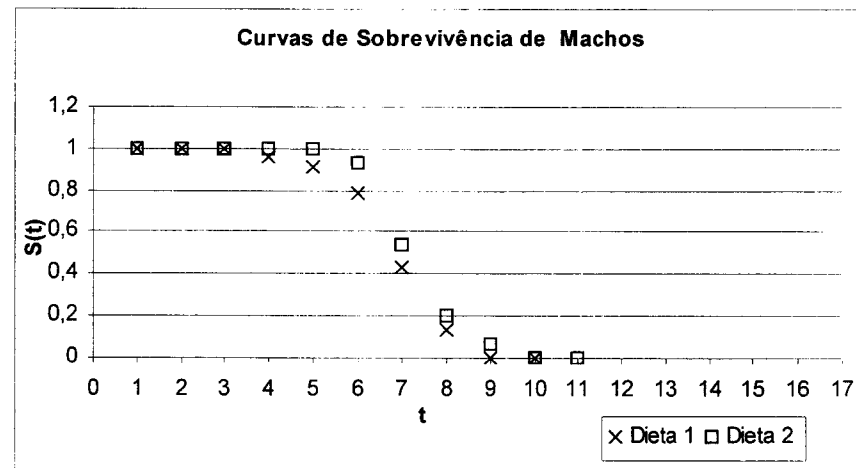
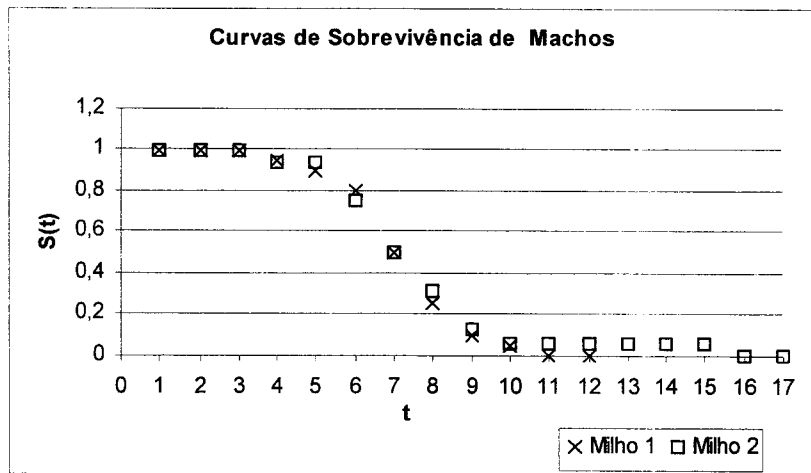
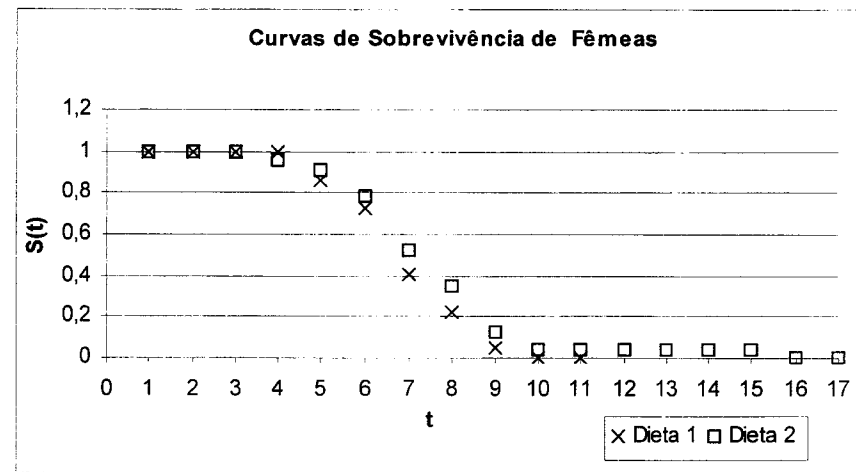
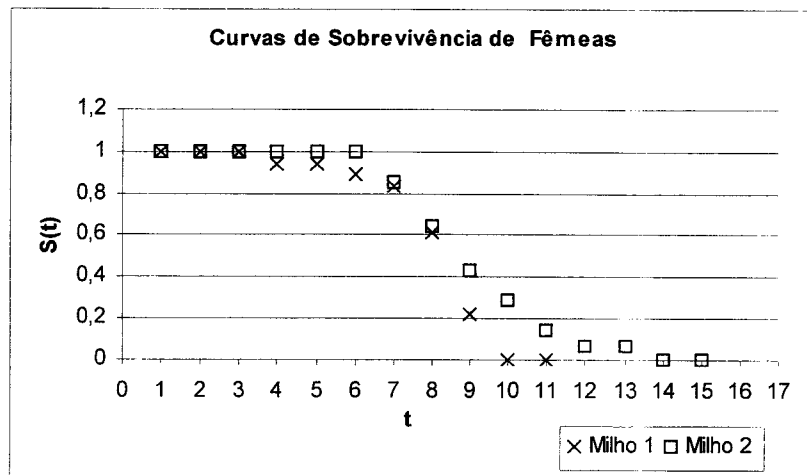


Figura 2.4. b) – Comparação de curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier dos adultos; t – tempo de vida adulta em dias.

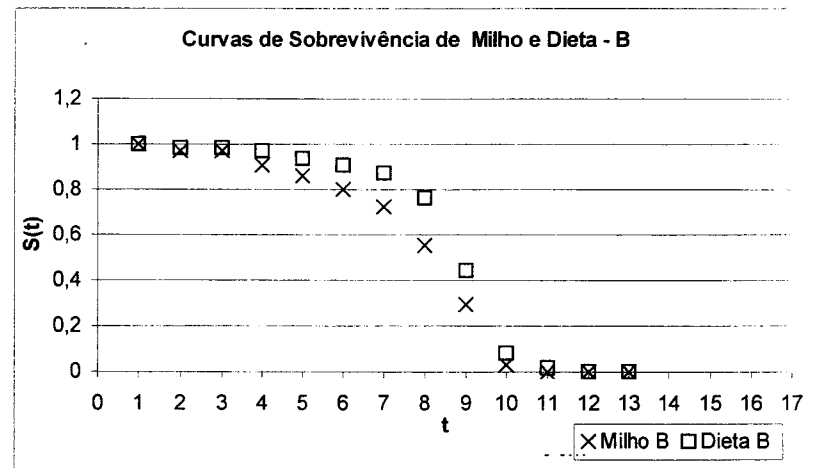
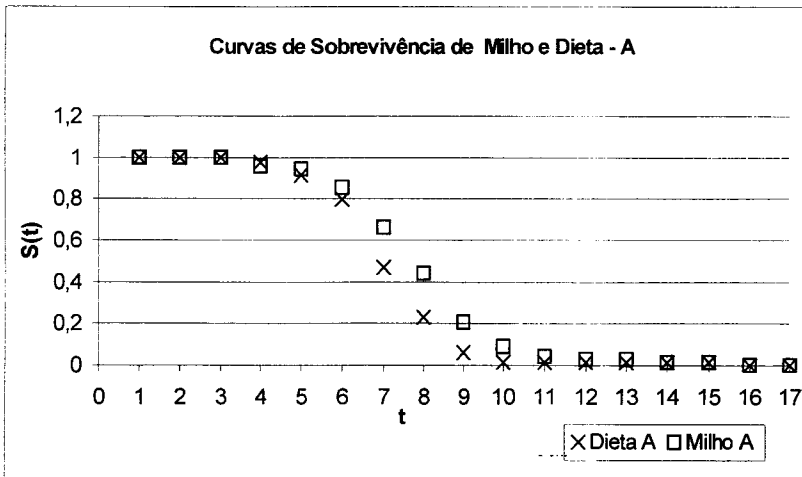
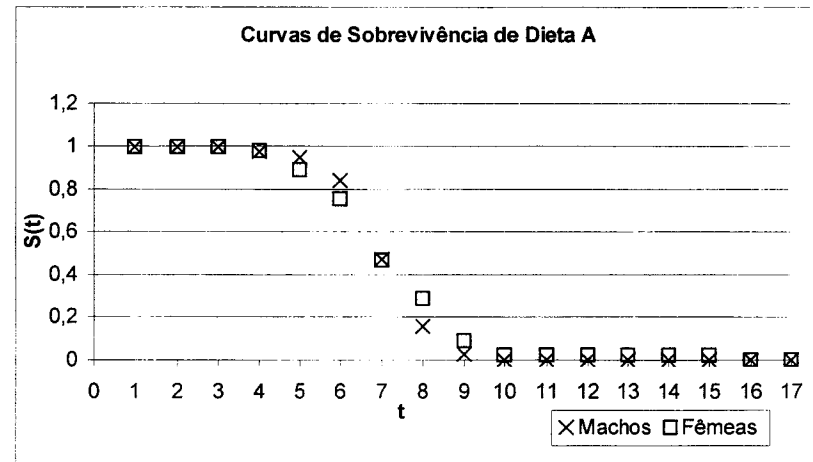
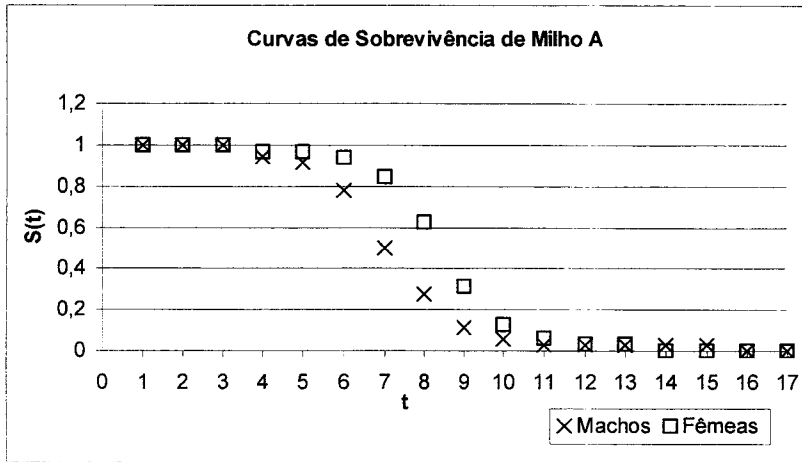
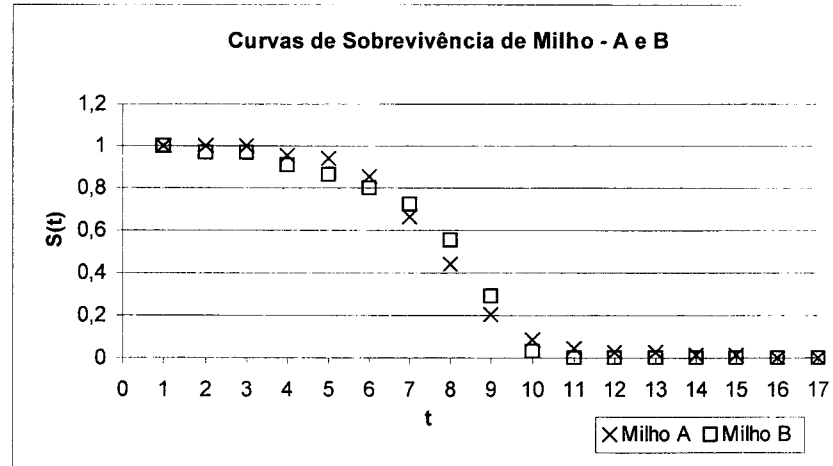
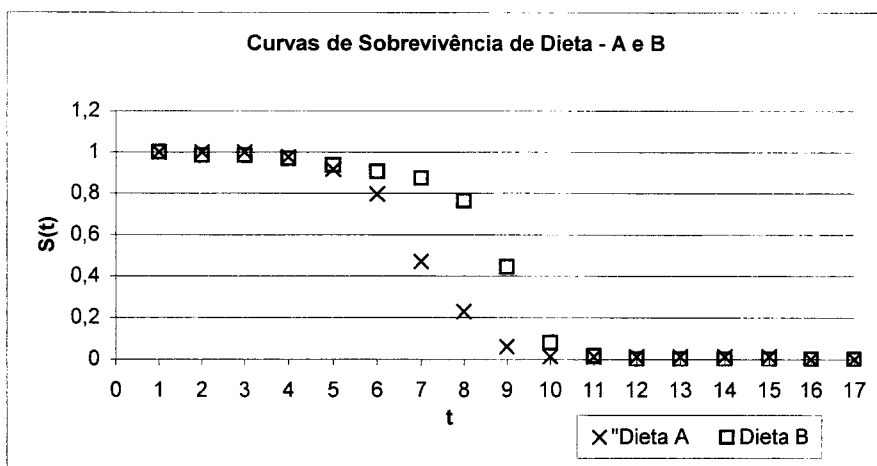
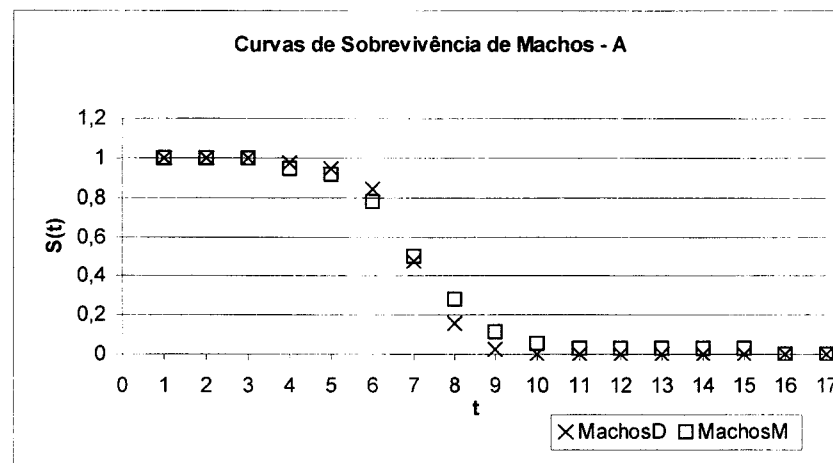
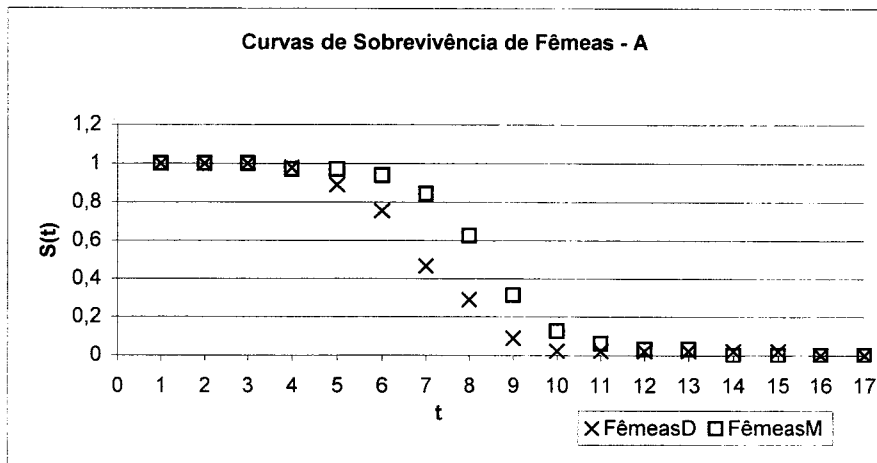


Figura 2.4. c) – Comparação de curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier dos adultos; t – tempo de vida adulta em dias; D – dieta; M – milho.



### 2.3.2. Testes não paramétricos para duas amostras

Tendo como objectivo agrupar os dados disponíveis de modo a obter uma amostra de maior dimensão, propusémo-nos verificar as diferenças observadas nas curvas de sobrevivência dos adultos nos dois conjuntos **A** e **B**. Para o efeito, aplicámos dois testes não paramétricos para testar as diferenças entre duas amostras: o teste de Mantel-Haenszel (e.g. FLEMING & HARRINGTON, 1991; COLLETT, 1994; KLEINBAUM, 1995; PARMAR & MACHIN, 1995; LE, 1997) e o teste de Kolmogorov-Smirnov (e.g. GIBBONS & CHAKRABORTI, 1992; SOKAL & ROLHF, 1995a).

#### *Teste de Mantel-Haenszel para duas amostras*

O teste de Mantel-Haenszel baseia-se na estatística  $Q$  – “log-rank statistic” - e avalia as diferenças entre duas curvas de sobrevivência. A designação “log-rank” deve-se ao facto de a estatística de teste ser deduzida a partir da ordenação dos tempos de sobrevivência nas duas amostras (COLLETT, 1994).

Sejam  $T_1^0 < \dots < T_L^0$  os distintos tempos de morte observados e ordenados na amostra formada combinando dois grupos de dados.

E sejam  $D_{ik}$  e  $Y_{ik}$ ,  $k = 1, \dots, L$ ,  $i = 1, 2$ , respectivamente o número de mortes observadas e o número de casos de risco na amostra  $i$  no instante  $T_k^0$ .

Sejam ainda  $D_k$  e  $Y_k$  os correspondentes valores na amostra combinada.

Admitamos verdadeira a hipótese nula de não haver diferenças significativas entre as funções de sobrevivência das duas amostras. Dados  $Y_{1k}$ ,  $Y_{2k}$  e  $D_k$ , a variável aleatória  $D_{1k}$  tem distribuição hipergeométrica com valor esperado  $E_{1k}$  e variância  $V_{1k}$  dados por

$$E_{1k} = D_k \frac{Y_{1k}}{Y_k} \quad (2.3.1)$$

$$V_{1k} = D_k \frac{Y_{1k} Y_{2k}}{Y_k^2} \frac{Y_k - D_k}{Y_k - 1} . \quad (2.3.2)$$

Note-se que  $D_{2k} = D_k - D_{1k}$ .

Assumindo que as diferenças  $D_{1k} - E_{1k}$ ,  $k = 1, \dots, L$ , são independentes, a estatística de teste

$$Q = \frac{\sum_{k=1}^L (D_{1k} - E_{1k})}{\left(\sum_{k=1}^L V_{1k}\right)^{\frac{1}{2}}} \quad (2.3.3)$$

segue aproximadamente uma distribuição normal padronizada.

Aplicámos este teste às várias amostras dos dois conjuntos de dados, tendo como hipótese nula ( $H_0$ ) a não existência de diferenças significativas entre as duas curvas de sobrevivência, e usando um nível de significância  $\alpha = 0,05$ .

A metodologia adoptada na comparação foi a seguinte: (1) comparação entre indivíduos do mesmo sexo e com o mesmo tipo de alimentação - conjunto **A**, i.e., comparação entre indivíduos do mesmo sexo de milho 1 [dieta 1] com milho 2 [dieta 2] do conjunto **A**; (2) comparação entre fêmeas e machos com o mesmo tipo de alimentação - conjunto **A**, i.e., comparação entre fêmeas e machos de milho [dieta] em amostras constituídas por indivíduos de ambas as experiências, milho 1 e milho 2 [dieta 1 e dieta 2], do conjunto **A**; (3) comparação entre os dois tipos de alimentação, i.e., entre milho e dieta, em amostras constituídas por indivíduos de ambos os sexos - conjunto **A** e conjunto **B**; (4) comparação entre o conjunto **A** e o conjunto **B**.

Em todos os testes efectuados não foi rejeitada  $H_0$ , i.e., a hipótese de não haver diferenças significativas entre as duas curvas de sobrevivência dos adultos, usando o tempo de vida enquanto adultos. Apresentamos na Tabela 2.I os resultados dos testes.



**Tabela 2.I** - Resultados do teste de Mantel-Haenszel para duas amostras.

n.s. – não significativo; \* - significativo ao nível  $\alpha = 5\%$ ; \*\* - significativo ao nível  $\alpha = 1\%$ .

Comparação	Dimensão das amostras	Estatística Q	Valor - p
♀ Milho 1 com ♀ Milho 2 – A	18; 14	0,50436 n.s.	0,6170
♂ Milho 1 com ♂ Milho 2 – A	20; 16	0,12109 n.s.	0,9044
♀ Dieta 1 com ♀ Dieta 2 – A	22; 23	0,27406 n.s.	0,7872
♂ Dieta 1 com ♂ Dieta 2 – A	23; 15	0,31939 n.s.	0,7490
♀ Milho (1 e 2) com ♂ Milho (1 e 2) - A	32; 36	-0,54697 n.s.	0,5824
♀ Dieta (1 e 2) com ♂ Dieta (1 e 2) - A	45; 38	-0,14078 n.s.	0,8886
Milho (1 e 2; ♀ e ♂) com Dieta (1 e 2; ♀ e ♂) – A	68; 83	-0,40236 n.s.	0,6892
Milho (♀ e ♂) com Dieta (♀ e ♂) – B	65; 63	0,33957 n.s.	0,7338
A (♀ e ♂; Milho (1 e 2) e Dieta (1 e 2)) com B (♀ e ♂; Milho e Dieta)	151; 128	0,47316 n.s.	0,6384

#### Teste de Kolmogorov-Smirnov para duas amostras

O teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) avalia se duas amostras aleatórias independentes provêm de duas populações idênticas, ou seja, se as funções de distribuição associadas às amostras **A** e **B** são idênticas (e.g. SOKAL & ROHLF, 1995a, 1995b).

A estatística de teste é

$$D = \max_x | \bar{F}_1(x) - \bar{F}_2(x) | , \quad (2.3.4)$$

onde  $\bar{F}_i(x)$  são as funções de distribuição empíricas (frequências relativas acumuladas) das duas amostras.  $\bar{F}_i(x)$  é o número de elementos da amostra  $i$  com idade menor ou igual a  $x$  dividido pelo número total de elementos  $n_i$  da amostra  $i$ .

Aplicámos este teste às várias amostras dos dois conjuntos de dados, tendo também como hipótese nula ( $H_0$ ), a não existência de diferenças significativas entre as funções de distribuição dos tempos de vida das respectivas populações de adultos e usando um nível de significância  $\alpha = 0,05$  (SOKAL & ROHLF, 1995b).

A metodologia adoptada na comparação foi semelhante à adoptada para o teste anterior, tendo todavia sido acrescentadas a comparação entre os dois tipos de dietas quer para fêmeas quer para machos do conjunto **A** e entre os dois conjuntos **A** e **B** por dietas. Além disso, o teste foi ainda aplicado aos indivíduos adultos usando a totalidade dos dias de vida, em vez dos dias de vida enquanto adulto, na comparação entre o conjunto **A** e o conjunto **B** para a dieta de milho e na comparação entre os dois tipos de dieta do conjunto **B** (Tabela 2.II).

$H_0$  foi rejeitada nos seguintes casos: (1) comparação entre fêmeas e machos alimentados com milho do conjunto **A**; (2) comparação entre os indivíduos do conjunto **A** e do conjunto **B** (milho e dieta; machos e fêmeas); (3) comparação entre fêmeas alimentadas a milho e alimentadas a dieta do conjunto **A**; (4) comparação entre os indivíduos do conjunto **A** e do conjunto **B** alimentados a dieta artificial (machos e fêmeas); (5) comparação entre as dietas do conjunto **B** para indivíduos adultos usando o total de dias de vida.

É conveniente salientar que a não rejeição de  $H_0$  na comparação entre os indivíduos alimentados a milho e a dieta no conjunto **A**, foi por uma margem muito reduzida.

Por último, aplicámos o teste K-S aos indivíduos do conjunto **B**, comparando os dois tipos de dietas para todos os estádios de desenvolvimento (de ovo a adulto e de larva a adulto).  $H_0$  foi também rejeitada nestes casos, pelo que não seria justificável o agrupamento de amostras. Por essa razão a análise terá de ser feita caso a caso. Optámos por utilizar no nosso trabalho uma única amostra (milho) do conjunto **B**, justamente o grupo de dados para os quais se conhecia a mortalidade dos ovos e a amostra para a qual dispúnhamos de uma tabela de oviposição.

#### **2.4. Teste Qui-quadrado para testar a hipótese de a proporção de sexos ser de 1:1**

Dado que no conjunto **B** não se conhecia o sexo dos indivíduos adultos, aplicámos às amostras do conjunto **A** um teste Qui-quadrado tendo como hipótese nula que a proporção de sexos era de 1:1, ao nível de significância  $\alpha = 0,05$ .

**Tabela 2.II** -Resultados do teste de Kolgomorov-Smirnov para duas amostras.n.s. - não significativo; \* - significativo ao nível  $\alpha = 5\%$ ; \*\* - significativo ao nível  $\alpha = 1\%$ .

Comparação	Dimensão das amostras	Estatística D		Valor de $D_{0,05}$	Valor de $D_{0,01}$
<b>Adultos – dias de vida enquanto adulto</b>					
♀ Milho 1 com ♀ Milho 2 –A	18; 14	0,28571	n.s.	0,48396	0,58000
♂ Milho 1 com ♂ Milho 2 –A	20; 16	0,06250	n.s.	0,45552	0,54592
♀ Dieta 1 com ♀ Dieta 2 – A	22; 23	0,12055	n.s.	0,40501	0,48538
♂ Dieta 1 com ♂ Dieta 2 – A	23; 15	0,15073	n.s.	0,45073	0,54018
♀ Milho (1 e 2) com ♂ Milho (1 e 2) - A	32; 36	0,34722	*	0,32996	0,39544
♀ Dieta (1 e 2) com ♂ Dieta (1 e 2) - A	45; 38	0,13099	n.s.	0,29921	0,35859
Milho (1 e 2; ♀ e ♂) com Dieta (1 e 2; ♀ e ♂) – A	68; 83	0,21226	n.s.	0,22214	0,26623
Milho (♀ e ♂) com Dieta (♀ e ♂) – B	65; 63	0,20806	n.s.	0,24011	0,28776
A (♀ e ♂; Milho (1 e 2) e Dieta (1 e 2)) com B (♀ e ♂; Milho e Dieta)	151; 128	0,33175	**	0,16317	0,19555
♀ Milho (1 e 2) com ♀ Dieta (1 e 2) – A	32; 45	0,37708	**	0,31405	0,37637
♂ Milho (1 e 2) com ♂ Dieta (1 e 2) – A	36; 38	0,11988	n.s.	0,31587	0,37855
Dieta (1 e 2; ♀ e ♂) - A com Dieta (♀ e ♂) - B	83; 63	0,53298	**	0,22693	0,27197
Milho (1 e 2; ♀ e ♂) - A com Milho (♀ e ♂) - B	68; 65	0,11267	n.s.	0,23559	0,28234
<b>Adultos – total de dias de vida</b>					
Milho (1 e 2; ♀ e ♂) - A com Milho (♀ e ♂) - B	68; 65	0,16358	n.s.	0,23559	0,28234
Milho (♀ e ♂) com Dieta (♀ e ♂) – B	65; 63	0,48547	**	0,24011	0,28776
<b>Larva a adulto – total de dias de vida</b>					
Milho (♀ e ♂) com Dieta (♀ e ♂) – B (larva a adulto)	69; 68	0,44523	**	0,23207	0,27812
Milho (♀ e ♂) com Dieta (♀ e ♂) – B (ovo a adulto)	87; 93	0,30849	**	0,20257	0,24277

$H_0$  foi aceite em todas as amostras do conjunto A, confirmando os resultados obtidos por (FIGUEIREDO, 1993).

## **2.5. Tabelas de vida e de oviposição**

A população de *Sesamia nonagrioides* por nós estudada no âmbito deste trabalho é constituída por uma coorte de indivíduos de ambos os sexos que foram alimentados a milho. Assumimos como pressuposto que a proporção de sexos é de 1:1.

A partir dos dados originais, construímos uma tabela de vida que foi a utilizada neste trabalho (Tabela 2.III). Com o objectivo de facilitar os cálculos necessários, construímos ainda uma outra tabela de vida que nos permitiu observar o desenvolvimento de todos os elementos que compõem a população, com a indicação da idade de cada indivíduo em cada estágio de desenvolvimento. Todavia, devido à sua extensão não a apresentamos neste trabalho. Na Tabela 2.IV apresentamos uma tabela de oviposição de 12 fêmeas desta população, adaptada de FIGUEIREDO (1993).

**Tabela 2.III** - Tabela de vida da população de *Sesamia nonagrioides*.

Os valores da tabela são número de indivíduos. No dia 64 todos os indivíduos estavam mortos.

Estádios	Dias		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
	ovos	vivos	87	87	87	87	87	87	87																													
mortos										18																												
larvas	vivos									69	69	69	69	68	68	68	68	67	67	67	66	66	66	66	66	66	66	66	66	65	65	65	65	64	61	54	47	
	mortos													1				1			1									1								
pupas	vivos																																		1	4	11	18
	mortos																																					
adultos	vivos																																					
	mortos																																					
Total/dia	vivos	87	87	87	87	87	87	87	87	69	69	69	69	68	68	68	68	67	67	67	66	66	66	66	66	66	66	66	66	65	65	65	65	65	65	65	65	
	mortos	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	

Estádios	Dias		35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63						
	ovos	vivos																																			
mortos																																					
larvas	vivos	33	25	14	7	3																															
	mortos																																				
pupas	vivos	32	40	51	58	62	65	65	65	65	64	63	60	53	45	34	28	19	12	7	3	1															
	mortos																																				
adultos	vivos										1	2	5	12	20	31	37	44	49	52	55	54	47	37	27	19	15	12	5	2	1						
	mortos																		2	2	2	1	3	8	10	10	8	4	3	7	3	1					
Total/dia	vivos	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	63	61	59	58	55	47	37	27	19	15	12	5	2	1						
	mortos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	3	8	10	10	8	4	3	7	3	1						

Tabela 2.IV - Tabela de oviposição (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

♀♀	Dias após a emergência (e acasalamento)									Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	120	71	56	50	50	25	28	0	400
2	87	105	82	68	66	0				408
3	0	112	81	75	42	41	15	0		366
4	0	134	97	84	55	52	0			422
5	0	87	95	71	70	32	11	0		366
6	87	70	71	66	9	0	0			303
7	0	132	78	61	54	31	0	0		356
8	101	127	52	68	39	25	0	0		412
9	0	95	90	81	78	52	0	0		396
10	0	97	73	56	50	34	27	0		337
11	68	89	78	44	45	0				324
12	0	107	75	68	52	42	37	0		381
<b>Média</b>	28,6 O <sub>1</sub>	106,3 O <sub>2</sub>	78,6 O <sub>3</sub>	66,5 O <sub>4</sub>	50,8 O <sub>5</sub>	29,9 O <sub>6</sub>	11,5 O <sub>7</sub>	3,5 O <sub>8</sub>	0 O <sub>9</sub>	372,6
<b>Desvio Padrão</b>	42,81	19,73	12,15	11,17	17,50	19,95	13,93	9,90	0	37,48

### 3. MODELOS DISCRETOS DE ESTRUTURA ETÁRIA

Este capítulo trata de modelos de estrutura etária em tempo discreto. Começamos por uma breve introdução aos modelos estruturados na secção 3.1. Na secção 3.2. estudamos em pormenor o modelo de Matriz de Leslie. Nas secções 3.3. e 3.4. construímos e analisamos dois modelos para a população de *Sesamia nonagrioides* em estudo, e na secção 3.5. comparamos os dois modelos de estrutura etária.

#### 3.1. Introdução aos Modelos Estruturados

Quando pensamos numa população biológica, consideramos um conjunto de indivíduos da mesma espécie que interagem entre si. Os indivíduos nascem, desenvolvem-se, reproduzem-se e morrem. As taxas segundo as quais estes processos ocorrem, determinam o comportamento da população em termos de crescimento, estabilidade e extinção. No entanto, para algumas populações as taxas de sobrevivência ou de reprodução variam com a idade, sexo, tamanho ou estágio de desenvolvimento dos indivíduos, o que justifica o uso de modelos que incluam tais diferenças - os modelos estruturados.

Os modelos estruturados descrevem a distribuição dos indivíduos na população através das diferentes classes ou categorias que os diferenciam individualmente. A classificação dos indivíduos pode basear-se, por exemplo, na idade cronológica, tamanho, fases do seu ciclo de vida, diferenças genéticas, localização espacial, designando-se estas categorias por variáveis de estado.

Basicamente, existem 3 tipos de modelos estruturados conforme o tipo de equações matemáticas utilizadas: modelos que utilizam equações diferenciais parciais com ambas as variáveis estado e tempo contínuas; modelos que utilizam equações diferenciais com atrasos, com variável estado discreta e variável tempo contínua; e modelos que utilizam matrizes com ambas as variáveis estado e tempo discretas.

Estes três tipos de modelos podem ser determinísticos ou estocásticos, apresentando em ambos os casos vantagens e desvantagens tanto do ponto de vista de simulação e análise como das características da população que se pretende estudar (CASWELL *et al.*, 1996; CUSHING, 1998).

Os modelos que usamos neste trabalho para estudar a população de *Sesamia nonagrioides* são Modelos Matriciais de População em tempo discreto com variável de estado discreta, pelo que iremos abordar no que se segue exclusivamente este tipo de modelos.

### 3.2. O Modelo de Leslie

Os modelos que utilizam matrizes para populações estruturadas foram introduzidos por P. H. Leslie nos anos quarenta (LESLIE, 1945, 1948) e independentemente por H. Bernardelli e E. G. Lewis (SMITH & KEYFITZ, 1977; HANSEN, 1989), e posteriormente retomados nos anos sessenta por ecologistas (*e.g.* LEFKOVITCH, 1965) e demógrafos (*e.g.* GOODMAN, 1969) (CHARLESWORTH, 1994; USHER, 1972).

#### 3.2.1. O modelo e a sua solução explícita

Começemos por desenvolver um modelo de crescimento para uma população que obedeça aos seguintes pressupostos:

- a população é fechada, *i.e.*, não há imigração nem emigração;
- apenas são contabilizadas as fêmeas;
- a mortalidade e a fecundidade são função da idade dos indivíduos mas independentes do tempo;
- não há aleatoriedade ambiental e há independência da densidade da população.

Suponhamos que na população existem  $m$  grupos etários distintos, todos com o mesmo tamanho, e que esse tamanho fornece a unidade de tempo.

Seja  $n_i(t)$  com  $i = 1, 2, \dots, m$ , onde  $m$  é a última classe etária considerada, o número de indivíduos do sexo feminino que pertencem à classe etária  $i$  no instante  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Seja  $p_i$  a fracção de indivíduos do grupo etário  $i$  no instante  $t$  que sobrevive até ao instante  $t+1$  e, por consequência, transita para a classe  $i+1$  com  $0 < p_i \leq 1$ ,  $i = 1, 2, \dots, m-1$  e  $p_m = 0$ .





Então

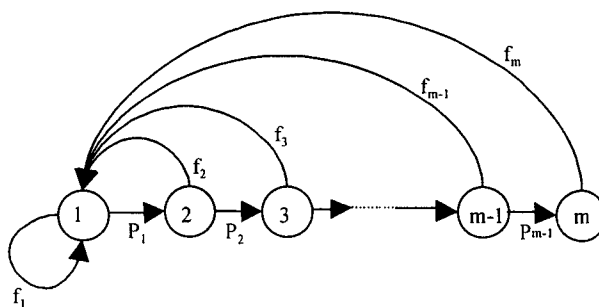
$$n_{i+1}(t+1) = p_i n_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, m-1; \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (3.2.1)$$

Seja ainda  $f_i$  o número médio de filhas por fêmea do grupo etário  $i$  por unidade de tempo, com  $f_i \geq 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, m$ .

Donde

$$\begin{aligned} n_1(t+1) &= f_1 n_1(t) + f_2 n_2(t) + \dots + f_m n_m(t) \\ &= \sum_{i=1}^m f_i n_i(t). \end{aligned} \quad (3.2.2)$$

Podemos representar o ciclo de vida da população como indicado na Figura 3.1. Cada classe etária é representada por um círculo e a ligação entre classes pode ser por setas rectilíneas ou em arco, conforme o contributo dos indivíduos duma classe para outra por unidade de tempo, se deva ao seu próprio desenvolvimento (linhas rectas) ou à reprodução (linhas curvas). O sentido das setas indica a direcção segundo a qual os indivíduos se movem (CASWELL, 1996).



**Figura 3.1-** Gráfico de ciclo de vida correspondente a um modelo de Leslie.  
 $f_i$  representa a fertilidade do grupo etário  $i$  e  $p_i$  a probabilidade de transição do grupo etário  $i$  para o grupo etário  $i+1$  (adaptado de CASWELL, 1989, 1996).

Do ponto de vista conceptual o modelo compõe-se de dois tipos de relações, uma para o processo de sobrevivência e outra para o processo de reprodução. Podemos exprimir estas relações na forma matricial pondo:

$$\mathbf{n}(t) = [n_1(t) \dots n_m(t)]^T \quad \text{e} \quad \mathbf{L} = [\ell_{ij}]_{i,j=1,\dots,m}$$

com

$$\ell_{ij} = \begin{cases} f_i, & i = 1, j = 1, 2, \dots, m \\ p_j & i = j + 1, j = 1, 2, \dots, m-1 \\ 0 & \text{nos restantes casos} \end{cases}$$

A matriz  $\mathbf{L}$  é assim a matriz

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_{m-1} & f_m \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_3 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{m-1} & 0 \end{bmatrix}.$$

As equações (3.2.1) e (3.2.2) podem agora escrever-se na forma matricial numa única equação

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{L} \mathbf{n}(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (3.2.3)$$

Supõe-se que  $\mathbf{n}(0)$  é conhecido.

A matriz de projecção  $\mathbf{L}$  é a conhecida Matriz de Leslie e o vector  $\mathbf{n}(t)$ , que contém o número de indivíduos de cada classe etária, chama-se vector de estrutura etária.

Por indução, chegamos à solução explícita para o modelo descrito em (3.2.3):

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{L}^t \mathbf{n}(0), \quad (3.2.4)$$

que fornece o vector de estrutura da população ao longo do tempo.

### 3.2.2. Comportamento assintótico

#### *Teorema de Perron-Frobenius*

Uma matriz  $\mathbf{M}$  diz-se não-negativa [positiva] se todos os seus elementos forem maiores ou iguais [maiores] a zero e escreve-se  $\mathbf{M} \geq 0$  [ $\mathbf{M} > 0$ ].

A matriz  $\mathbf{L}$  é uma matriz não-negativa. Uma matriz é redutível se uma permutação das suas linhas e correspondentes colunas resulta numa matriz por blocos triangular da forma  $\begin{bmatrix} \mathbf{P} & \mathbf{O} \\ \mathbf{Q} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$ . Se não existe uma tal permutação, a matriz é irredutível (CUSHING, 1998).

Uma matriz irredutível corresponde a um gráfico de ciclo de vida em que há um caminho, directo ou indirecto, no sentido das setas que liga qualquer classe a qualquer outra classe.

Uma matriz  $\mathbf{M}$  quadrada de ordem  $m$  não-negativa é irredutível sse  $(\mathbf{I} + \mathbf{M})^{m-1} > 0$  (CASWELL, 1989).

Numa matriz de Leslie, se  $f_m > 0$  então a matriz é irredutível (CUSHING, 1998). Ou, por outras palavras, uma matriz  $\mathbf{L}$  de Leslie é irredutível se  $|\mathbf{L}| \neq 0$  (FRAUENTHAL, 1986).

Uma matriz  $\mathbf{M}$  quadrada não negativa diz-se primitiva se existir uma potência natural da matriz com os elementos todos positivos, i.e.,  $\mathbf{M}^n > 0$  para algum  $n \in \mathbb{N}$  (CASWELL, 1989; CUSHING, 1998).

Toda a matriz primitiva é irredutível. Uma condição suficiente de primitividade para uma matriz irredutível de um modelo de classe-etária, é que existam dois grupos etários consecutivos férteis (SYKES, 1969; CASWELL, 1989; CUSHING, 1998).

Frequentemente a matriz de projecção tem pelo menos uma coluna nula, o que implica que a sua característica é diferente da ordem da matriz e, conseqüentemente, é redutível. É o caso de ciclos de vida com classes pós-reprodutivas.

A matriz  $\mathbf{L}$  pode, neste caso, ser seccionada em 4 blocos (FRAUENTHAL, 1986; CASWELL, 1989; CUSHING, 1998),

$$\mathbf{L} = \left[ \begin{array}{c|c} \mathbf{L}^* & \mathbf{O} \\ \hline - & - \\ \mathbf{Q} & \mathbf{R} \end{array} \right],$$

onde

$\mathbf{L}^*$   $k \times k$  tem o último elemento da primeira linha positivo e os restantes elementos da primeira linha maiores ou iguais a zero e todos os elementos da maior sub-diagonal positivos. Os restantes são todos nulos;

$\mathbf{O}_{k \times (m-k)}$  é uma matriz nula;

$\mathbf{Q}_{(m-k) \times k}$  tem todos os termos nulos excepto o termo do canto superior direito;

$\mathbf{R}_{(m-k) \times (m-k)}$  tem apenas termos não nulos ao longo da maior sub-diagonal.

Também  $\mathbf{n}(t)$  pode ser seccionada em

$$\mathbf{n}(t) = \begin{bmatrix} \mathbf{n}^*(t) \\ \mathbf{n}^+(t) \end{bmatrix},$$

onde

$\mathbf{n}^*(t)$   $k \times 1$  com componentes  $n_i(t)$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$ ;

$\mathbf{n}^+(t)$   $(m-k) \times 1$  com componentes  $n_i(t)$ ,  $i = k+1, k+2, \dots, m$ .

$\mathbf{n}^*(t)$  e  $\mathbf{n}^+(t)$  representam, respectivamente, a população na zona reprodutiva e pós-reprodutiva.

Temos então que

$$\mathbf{L}^t = \left[ \begin{array}{c|c} \mathbf{L}^{*t} & \mathbf{O} \\ \hline - & - \\ \mathbf{Q}_t & \mathbf{R}^t \end{array} \right],$$

onde

$$\mathbf{Q}_t = \sum_{i=0}^{m-1} \mathbf{R}^i \mathbf{Q} \mathbf{L}^{*t-i-1}.$$

Substituindo estas relações em (3.2.4), temos

$$\begin{bmatrix} \mathbf{n}^*(t) \\ \mathbf{n}^+(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{L}^{*t} & | & \mathbf{O} \\ - & | & - \\ \mathbf{Q}_t & | & \mathbf{R}^t \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{n}^*(0) \\ \mathbf{n}^+(0) \end{bmatrix}, \quad (3.2.5)$$

donde

$$\mathbf{n}^*(t) = \mathbf{L}^{*t} \mathbf{n}^*(0) \quad (3.2.6)$$

e

$$\mathbf{n}^+(t) = \mathbf{Q}_t \mathbf{n}^*(0) + \mathbf{R}^t \mathbf{n}^+(0), \quad (3.2.7)$$

o que significa que a população na zona etária reprodutiva só depende de  $\mathbf{n}^*(0)$  e não de  $\mathbf{n}^+(0)$ . Além disso,

$$\mathbf{R}^t = 0 \quad \text{para } t > m-k, \quad (3.2.8)$$

o que significa que a população pós-reprodutiva, após um período transitório, só depende da população reprodutiva inicial (FRAUENTHAL, 1986).

Basta então estudar, usando a equação (3.2.6), a população com idade reprodutiva e deduzir, a partir desta, o que se irá passar na população pós-reprodutiva. Além disso, a matriz  $\mathbf{L}^*$  é uma matriz irredutível.

É usual neste caso chamar matriz de projecção à matriz  $\mathbf{L}^*$  e matriz de projecção completa à matriz  $\mathbf{L}$ .

No que se segue suporemos que trabalhamos apenas com as idades reprodutivas e, portanto,  $\mathbf{L}$  é não só irredutível como também primitiva.

Teorema Perron-Frobenius:

Se  $\mathbf{M}$  é uma matriz não-negativa e primitiva, então  $\mathbf{M}$  tem um valor próprio  $\lambda_1 \in \mathbb{R}^+$  de multiplicidade 1 a que correspondem vectores próprios esquerdo e direito reais e estritamente positivos. Além disso,  $\lambda_1$  é, em valor absoluto, maior do que qualquer outro valor próprio de  $\mathbf{M}$ .

Ao valor próprio  $\lambda_1$  chama-se valor próprio dominante de  $\mathbf{M}$ .

### *Decomposição espectral de $\mathbf{L}$*

Os valores próprios da matriz  $\mathbf{L}$  são as soluções da equação

$$|\mathbf{L} - \lambda \mathbf{I}| = 0, \quad (3.2.9)$$

onde  $\mathbf{I}$  é a matriz identidade. A esta equação, chama-se a equação característica.

Sendo  $\mathbf{L}$  uma matriz  $m \times m$ , a equação característica é um polinómio de grau  $m$  e tem  $m$  soluções  $\lambda_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, m$ . Pressupomos que estes valores próprios são todos distintos e diferentes de zero, o que garante que os vectores próprios direitos (esquerdos) são linearmente independentes. Os vectores próprios direitos  $\mathbf{u}_i$  e esquerdos  $\mathbf{v}_i$  associados aos valores próprios  $\lambda_i$  são as soluções respectivamente das equações:

$$\mathbf{L} \mathbf{u}_i = \lambda_i \mathbf{u}_i \quad (3.2.10)$$

$$\bar{\mathbf{v}}_i \mathbf{L} = \lambda_i \bar{\mathbf{v}}_i. \quad (3.2.11)$$

Designemos por  $\langle \mathbf{u}, \mathbf{v} \rangle = \bar{\mathbf{v}}\mathbf{u}$  o produto interno de  $\mathbf{u}$  e  $\mathbf{v}$ , e escolham-se os vectores próprios esquerdos e direitos de modo a que  $\langle \mathbf{u}_i, \mathbf{v}_i \rangle = 1$ . Além disso, os vectores próprios esquerdos e direitos correspondentes a valores próprios distintos são ortogonais, ou seja  $\langle \mathbf{u}_i, \mathbf{v}_j \rangle = 0$  se  $i \neq j$ .

Definimos ainda as matrizes seguintes:

$$\mathbf{U} = [\mathbf{u}_1 \dots \mathbf{u}_m] \quad \text{uma matriz de vectores colunas}$$

$$\mathbf{V} = \begin{bmatrix} \mathbf{v}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{v}_m \end{bmatrix} \quad \text{uma matriz de vectores linhas}$$

$$\Lambda = \begin{bmatrix} \lambda_1 & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \lambda_m \end{bmatrix} \quad \text{uma matriz diagonal.}$$

Ordenemos os valores próprios do modo seguinte  $|\lambda_1| > |\lambda_2| \geq \dots \geq |\lambda_m|$ .

As equações (3.2.10) e (3.2.11) podem agora rescrever-se como:

$$\mathbf{L} \mathbf{U} = \mathbf{U} \Lambda \quad (3.2.12)$$

$$\bar{\mathbf{V}} \mathbf{L} = \Lambda \bar{\mathbf{V}}, \quad (3.2.13)$$

donde

$$\mathbf{L} = \mathbf{U} \Lambda \mathbf{U}^{-1} = \bar{\mathbf{V}}^{-1} \Lambda \bar{\mathbf{V}}, \quad (3.2.14)$$

e portanto, atendendo a que  $\mathbf{U} \bar{\mathbf{V}} = \mathbf{I}$ ,

$$\mathbf{U} = \bar{\mathbf{V}}^{-1} \quad \text{e} \quad \bar{\mathbf{V}} = \mathbf{U}^{-1}, \quad (3.2.15)$$

pelo que

$$\begin{aligned} \mathbf{L} &= \mathbf{U} \Lambda \bar{\mathbf{V}} \\ &= \lambda_1 \mathbf{u}_1 \bar{\mathbf{v}}_1 + \lambda_2 \mathbf{u}_2 \bar{\mathbf{v}}_2 + \dots + \lambda_m \mathbf{u}_m \bar{\mathbf{v}}_m. \end{aligned} \quad (3.2.16)$$

Obtemos assim a decomposição espectral de  $\mathbf{L}$

$$\mathbf{L} = \lambda_1 \mathbf{Z}_1 + \lambda_2 \mathbf{Z}_2 + \dots + \lambda_m \mathbf{Z}_m, \quad (3.2.17)$$

onde

$$\mathbf{Z}_i = \mathbf{u}_i \bar{\mathbf{v}}_i, \quad i = 1, 2, \dots, m. \quad (3.2.18)$$

As matrizes  $\mathbf{Z}_i$  chamam-se componentes espectrais e têm propriedades especiais, tais como:

$$(\mathbf{Z}_i)^n = \mathbf{Z}_i, \quad n = 1, 2, \dots, m \quad (3.2.19)$$

e

$$\mathbf{Z}_i \mathbf{Z}_j = \mathbf{0} \quad \text{para } i \neq j. \quad (3.2.20)$$

De facto, de (3.2.14) temos

$$\mathbf{L}^2 = (\mathbf{U} \Lambda \mathbf{U}^{-1})(\mathbf{U} \Lambda \mathbf{U}^{-1}) = \mathbf{U} \Lambda^2 \mathbf{U}^{-1} \quad (3.2.21)$$

e portanto também

$$\begin{aligned} \mathbf{L}^n &= \mathbf{U} \Lambda^n \mathbf{U}^{-1} \\ &= \mathbf{U} \Lambda^n \bar{\mathbf{V}} \\ &= \lambda_1^n \mathbf{Z}_1 + \dots + \lambda_m^n \mathbf{Z}_m, \end{aligned} \quad (3.2.22)$$

mas, por outro lado

$$\mathbf{L}^n = (\lambda_1 \mathbf{Z}_1 + \lambda_2 \mathbf{Z}_2 + \dots + \lambda_m \mathbf{Z}_m)^n. \quad (3.2.23)$$

Basta agora comparar (3.2.22) e (3.2.23) para concluir (3.2.19) e (3.2.20).

### *Comportamento Assintótico*

De (3.2.22) e (3.2.4) obtemos como solução explícita do modelo

$$\mathbf{n}(t) = \sum_{i=1}^m \lambda_i^t \mathbf{Z}_i \mathbf{n}(0). \quad (3.2.24)$$



Temos então que

$$\mathbf{n}(t)/\lambda_1^t = \mathbf{Z}_1 \mathbf{n}(0) + \sum_{i=2}^m (\lambda_i / \lambda_1)^t \mathbf{Z}_i \mathbf{n}(0), \quad (3.2.25)$$

mas como  $|\lambda_1| > |\lambda_2| \geq \dots \geq |\lambda_m|$ , temos que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (\lambda_i / \lambda_1)^t = 0, \quad i = 2, 3, \dots, m \quad (3.2.26)$$

pelo que

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{n}(t) / \lambda_1^t &= \mathbf{Z}_1 \mathbf{n}(0) = (\mathbf{u}_1 \bar{\mathbf{v}}_1) \mathbf{n}(0) \\ &= \mathbf{u}_1 (\bar{\mathbf{v}}_1 \mathbf{n}(0)) \\ &= (\bar{\mathbf{v}}_1 \mathbf{n}(0)) \mathbf{u}_1 \\ &= (\mathbf{v}_1 \mathbf{n}(0)) \mathbf{u}_1, \end{aligned} \quad (3.2.27)$$

visto  $\mathbf{v}_1$  ser um vector real. Ou seja, quando  $t \rightarrow +\infty$  temos a equivalência assintótica

$$\mathbf{n}(t) \sim (\mathbf{v}_1 \mathbf{n}(0)) \lambda_1^t \mathbf{u}_1. \quad (3.2.28)$$

Sendo

$$N(t) = \sum_{i=1}^m n_i(t) \quad (3.2.29)$$

o tamanho total da população, temos que o vector de estrutura etária

$$\mathbf{y}(t) = \mathbf{n}(t)/N(t) \rightarrow \mathbf{u}_1. \quad (3.2.30)$$

À medida que o tempo avança, assintoticamente a população cresce exponencialmente a uma taxa  $\lambda_1$  (taxa assintótica de crescimento) e com uma estrutura

etária proporcional a  $\mathbf{u}_1$  (estrutura da população estável). Esta constante de proporcionalidade é fornecida por  $\mathbf{v}_1 \mathbf{n}(0)$ . A  $\mathbf{v}_1$  chama-se valor reprodutivo: a sua componente  $i$  mede o valor reprodutivo da classe  $i$ ,  $i = 1, 2, \dots, m$ . Se  $\lambda_1 = 1$ , a população, além de estável, é estacionária.

Note-se que  $\lambda_1$ ,  $\mathbf{u}_1$  e  $\mathbf{v}_1$  são independentes da estrutura etária inicial da população, o que significa que é possível prever o que se passaria com a estrutura etária da população, se as taxas de sobrevivência e fertilidade se mantivessem constantes, independentemente da sua estrutura etária inicial - ergodicidade.

O significado de  $\lambda_1$  é comparável ao do parâmetro  $R$  do modelo Malthusiano (GINZBURG & GOLENBERG, 1985; RENSHAW, 1995; AKÇAKAYA *et al.*, 1999). Podemos relacionar a taxa assintótica de crescimento  $\lambda_1$  com a taxa instantânea de crescimento  $r$  através da equação  $\lambda_1 = e^{r \Delta}$ , onde  $\Delta$  é o tamanho de cada classe etária (CASWELL, 1989; GINZBURG & GOLENBERG, 1985).

### 3.2.3. Comportamento transiente

O valor próprio dominante  $\lambda_1$  fornece a taxa assintótica de crescimento da população, o valor próprio direito a estrutura da população estável, e ambos são independentes da estrutura inicial.

Contudo, até estabilizar, as estruturas intermédias são influenciadas pela estrutura inicial, pelo que tem algum interesse conhecer o comportamento transiente da população.

Podemos fazê-lo, projectando uma dada população inicial por um período determinado de tempo, ou usar a solução fornecida por (3.2.24) para estudar a taxa de convergência para a estrutura da população estável produzida pelos outros valores próprios (CROUSE, *et al.*, 1987; IMPAGLIAZZO, 1989).

Esta taxa de convergência é dada por  $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2|$ . De facto, de (3.2.25) concluímos que a convergência será tanto mais rápida quanto maior for  $\lambda_1$  relativamente aos outros valores próprios. Sendo  $\lambda_2$  o segundo maior valor próprio em valor absoluto, a convergência será tanto mais rápida quanto maior a taxa acima referida.

Existem outras medidas relacionadas com a taxa de convergência (e.g. CASWELL, 1989; TULJAPURKAR, 1990). A título de exemplo, referimos: (1) CASWELL (*op. cit.*) estima o tempo  $t_x$  requerido para que a contribuição de  $\lambda_1$  seja  $x$  vezes superior a  $\lambda_2$  pela equação

$$(\lambda_1 / |\lambda_2|)^{t_x} = x; \quad (3.2.31)$$

(2) SMITH & KEYFITZ (1977) fornecem uma medida para a distância entre uma distribuição etária  $\mathbf{y}(t) = \mathbf{n}(t) / N(t)$  e a distribuição etária estável  $\mathbf{u}_1$ , com  $\sum_i u_{1,i} = 1$ , através de

$$\Delta(\mathbf{y}, \mathbf{u}_1) = \sum_i |y_i - u_{1,i}| / 2, \quad (3.2.32)$$

sendo o seu valor máximo 1 e o seu valor mínimo 0.

#### 3.2.4. Análise de sensibilidade

A análise de sensibilidade de um modelo, tem como objectivo conhecer em que medida possíveis alterações no modelo poderão afectar os resultados da análise.

Convém salientar as diferenças existentes entre dois tipos de análise – prospectiva e retrospectiva –, pois ambas analisam os efeitos dos parâmetros do modelo (sobrevivência e fertilidade) no crescimento da população sob diferentes perspectivas.

Uma análise prospectiva diz respeito aos efeitos de potenciais futuras alterações dos parâmetros na taxa de crescimento da população ou na estrutura etária. A análise de sensibilidade é uma análise prospectiva, dado que prevê os resultados de alterações nos parâmetros antes da sua eventual ocorrência.

Numa análise retrospectiva pretende-se determinar o contributo de cada um dos parâmetros numa alteração que se verificou no crescimento da população. O parâmetro que mais contribuiu para uma alteração na taxa de crescimento da população, não é necessariamente aquele a que esta taxa de crescimento é mais sensível. De facto, alguns

dos parâmetros a que a taxa de crescimento da população é muito sensível, podem mesmo nunca variar e, portanto, não ter qualquer contributo numa alteração desta taxa (e.g. HORVITZ *et al.*, 1996; CASWELL, 2000a, 2000b; HEPPELL *et al.*, 2000; KROON *et al.*, 2000; SÆTHER & BAKKE, 2000; TIENDEREN, 2000; WISDOM *et al.*, 2000).

### *Sensibilidade dos Valores Próprios*

Suponhamos que se introduziam pequenas alterações  $d\ell_{ij}$  nos elementos  $\ell_{ij}$  da matriz  $\mathbf{L}$ . Designemos por  $d\mathbf{L}$  a matriz das alterações e por  $\mathbf{L} + d\mathbf{L}$  a matriz resultante das alterações.

Então, os valores próprios e os respectivos vectores próprios da nova matriz  $\mathbf{L} + d\mathbf{L}$  satisfazem a equação

$$(\mathbf{L} + d\mathbf{L})(\mathbf{u} + d\mathbf{u}) = (\lambda + d\lambda)(\mathbf{u} + d\mathbf{u}). \quad (3.2.33)$$

Desenvolvendo a igualdade anterior e eliminando os termos de segunda ordem, obtemos

$$\mathbf{L}\mathbf{u} + \mathbf{L}(d\mathbf{u}) + (d\mathbf{L})\mathbf{u} = \lambda\mathbf{u} + \lambda(d\mathbf{u}) + (d\lambda)\mathbf{u}. \quad (3.2.34)$$

Atendendo a (3.2.10)

$$\mathbf{L}(d\mathbf{u}) + (d\mathbf{L})\mathbf{u} = \lambda(d\mathbf{u}) + (d\lambda)\mathbf{u}. \quad (3.2.35)$$

Multiplicando ambos os termos por  $\bar{\mathbf{v}}$  temos

$$\bar{\mathbf{v}}\mathbf{L}(d\mathbf{u}) + \bar{\mathbf{v}}(d\mathbf{L})\mathbf{u} = \lambda\bar{\mathbf{v}}(d\mathbf{u}) + (d\lambda)\bar{\mathbf{v}}\mathbf{u}. \quad (3.2.36)$$

Atendendo agora a que  $\langle \mathbf{u}, \mathbf{v} \rangle = 1$  e a (3.2.11) temos

$$\bar{\mathbf{v}}(d\mathbf{L})\mathbf{u} = d\lambda. \quad (3.2.37)$$

Se  $d\mathbf{L}$  só contém um único elemento  $d\ell_{ij} \neq 0$ , correspondente a uma única alteração no elemento  $\ell_{ij}$  de  $\mathbf{L}$ , obtemos a equação de sensibilidade

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial \ell_{ij}} = \bar{v}_i u_j, \quad (3.2.38)$$

que mostra que a sensibilidade do valor próprio  $\lambda$  a alterações em  $\ell_{ij}$  é proporcional ao produto do valor reprodutivo da classe  $i$  pela representação da classe  $j$  na distribuição estável (CASWELL *et al.*, 1996).

A equação (3.2.38) é aplicável, em particular, ao valor próprio dominante  $\lambda_1$  da matriz  $\mathbf{L}$ , sendo nesse caso  $\bar{v}_i u_j = v_i u_j$

A análise de sensibilidade é particularmente importante em termos de: (1) estimação dos parâmetros (taxas vitais), pois permite determinar os parâmetros cujos erros de estimativa produzirão maiores erros na estimativa de  $\lambda$ ; (2) avaliação dos efeitos de potenciais alterações nos parâmetros quando se pretendem delinear estratégias de acção com vista à conservação de espécies ameaçadas (aumentando o  $\lambda$ ) ou controlo de pragas (diminuindo o  $\lambda$ ).

### *Sensibilidade dos Vectores Próprios*

Perturbações na matriz  $\mathbf{L}$  afectam também os vectores próprios, pelo que podemos igualmente analisar a sensibilidade dos vectores próprios a alterações  $d\ell_{ij}$  nos elementos  $\ell_{ij}$  da matriz  $\mathbf{L}$ .

Assumindo que os valores próprios de  $\mathbf{L}$  são distintos e que os vectores próprios verificam as condições  $\langle \mathbf{u}_i, \mathbf{v}_i \rangle = 1$  e  $\langle \mathbf{u}_i, \mathbf{v}_j \rangle = 0$  para  $i \neq j$ , a sensibilidade do vector próprio direito  $\mathbf{u}_1$ , vector de estrutura etária estável, a uma única alteração no elemento  $\ell_{ij}$  de  $\mathbf{L}$  é dada por CASWELL (2000b) através da expressão

$$s_{ij} = \frac{\partial \mathbf{u}_1}{\partial \ell_{ij}} = \mathbf{u}_{1,j} \sum_{q \neq 1} \frac{\bar{v}_{q,i}}{\lambda_1 - \lambda_q} \mathbf{u}_q, \quad (3.2.39)$$

onde  $v_{q,i}$  é o  $i$ -ésimo elemento de  $\mathbf{v}_q$ .

Dada a complexidade de (3.2.39), vamos obter uma aproximação à norma  $\| \mathbf{s}_{ij} \|$  deste vector. Para tal, introduzimos uma pequena alteração  $\Delta \ell_{ij}$  no elemento  $\ell_{ij}$  da matriz  $\mathbf{L}$  e determinámos numericamente a correspondente alteração  $\Delta \mathbf{u}_1$  no vector próprio  $\mathbf{u}_1$ , pondo

$$\| \mathbf{s}_{ij} \| \approx \frac{\| \Delta \mathbf{u}_1 \|}{\Delta \ell_{ij}} . \quad (3.2.40)$$

### 3.3. Modelo de Estrutura Etária com Intervalo de Projecção de Um Dia

Nesta secção apresentamos um modelo de Leslie para a população de *Sesamia nonagrioides* em estudo. A amostra utilizada, correspondeu a uma coorte criada em condições laboratoriais a temperatura ambiental constante (25 °C) e submetida a uma dieta de milho. Como não conhecemos o sexo dos indivíduos, assumimos uma proporção de sexos de 1:1, de acordo com Figueiredo (1993) e por nós confirmado para as amostras do conjunto A através do teste Qui-quadrado (CAP. 2). Por isso, ao contrário do que é habitual, juntámos os indivíduos sem diferenciar o sexo.

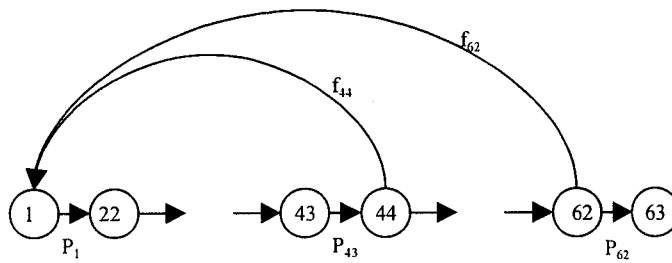
#### 3.3.1. Pressupostos do modelo e ciclo de vida

Classificámos a população em 63 classes etárias distintas com um intervalo de idades idêntico ao intervalo de projecção e igual a um dia.

Pressupostos:

1. sendo o período de incubação dos ovos de 7 dias, a mortalidade dos ovos foi contabilizada como o número de ovos não eclodidos ao 8.º dia;
2. para o cálculo das fertilidades considerou-se que as fêmeas acasalavam no dia em passavam ao estágio adulto e começavam a pôr ovos no dia seguinte, i.e., um dia depois de serem adultas. Para a amostra utilizada, tal corresponde a considerar  $f_i > 0$  para  $i = 44, \dots, 62$ , uma vez que as fêmeas iniciam a postura no dia 44, terminando-a no dia 62.

Representamos o ciclo de vida da população através do gráfico (Figura 3.2).



**Figura 3.2.** - Gráfico de ciclo de vida da população de *Sesamia nonagrioides* correspondente a um intervalo de projecção de um dia.

Neste,  $p_i$  representa a probabilidade de sobrevivência da classe etária  $i$  para a classe etária  $i+1$  e  $f_i$  a fertilidade da classe etária  $i$ .  $f_i$  representa o número de ovos postos por indivíduo da classe etária  $i$ , ou seja, metade do número de ovos postos por fêmea da classe etária  $i$ .

### 3.3.2. O modelo

Seja  $n_i(t)$  com  $i = 1, 2, \dots, 63$  o número de indivíduos que pertencem à classe etária  $i$  no instante  $t = 0, 1, 2, \dots$ .

Ao gráfico do ciclo de vida acima representado, corresponde um modelo descrito pelas equações:

$$n_{i+1}(t+1) = p_i n_i(t), i = 1, 2, \dots, 62, t = 0, 1, \dots \tag{3.3.1}$$

$$n_1(t+1) = \sum_{i=44}^{62} f_i n_i(t), t = 0, 1, \dots,$$

e que se pode escrever, mais simplesmente, na forma matricial

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t), \tag{3.3.2}$$

onde

$$\mathbf{n}(t) = [n_i(t)] \tag{3.3.3}$$

e

$$\mathbf{A} = [a_{ij}], \text{ com}$$

$$a_{ij} = \begin{cases} f_j, & i = 1, j = 44, \dots, 62 \\ p_j, & i = j+1, j = 1, 2, \dots, 62 \\ 0, & \text{nos restantes casos.} \end{cases} \quad (3.3.4)$$

$\mathbf{n}(t)$  é o vector de distribuição etária e  $\mathbf{A}$  a matriz de transição da população.

Os elementos  $a_{ij}$  da matriz de transição  $\mathbf{A}$  representam quer as probabilidades de transição dos indivíduos sobreviventes, quer a produção de novos indivíduos por reprodução.

Os indivíduos desta população foram seguidos diariamente ao longo do seu ciclo de vida, à excepção dos ovos, que só foram observados 7 dias após a oviposição (FIGUEIREDO, 1993).

#### *As probabilidades de transição*

As probabilidades de transição  $p_i$  foram estimadas recorrendo à tabela de vida (Tabela 2.III), contabilizando a fracção de indivíduos da classe  $i$  que sobreviveu e transitou para a classe  $i+1$ .

Seja  $x_i$  o número de indivíduos vivos da amostra na classe etária  $i$ . Então

$$\hat{p}_i = \frac{x_{i+1}}{x_i} \quad (3.3.5)$$

#### *As taxas de fertilidade*

Para estimar as fertilidades usámos uma tabela de oviposição de 12 fêmeas desta população, adaptada de FIGUEIREDO (1993) e representada na Tabela 2.IV.

Seja  $o_i$  o número médio de ovos postos por fêmea no  $i$ -ésimo dia após acasalamento. Com base nos dados da Tabela 2.IV, construímos uma tabela de fertilidade (Tabela 3.I), contabilizando para cada classe etária  $i$  o número de adultos



Tabela 3.I - Tabela de fertilidade.

\* - entre o dia anterior (idade anterior) e este dia (idade) houve mortes; daí a redução observada em relação ao elemento desta linha situado na coluna imediatamente à esquerda.

Classe etária i	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
N.º total de indivíduos $x_i$	65	65	65	65	65	65	65	63	61	59	58
N.º total de adultos	1	2	5	12	20	31	37	44	49	52	55
N.º novos adultos	1	1	3	7	8	11	6	9	7	5	4
Ovos		1xO <sub>1</sub>	1xO <sub>2</sub>	1xO <sub>3</sub>	1xO <sub>4</sub>	1xO <sub>5</sub>	1xO <sub>6</sub>	1xO <sub>7</sub>	1xO <sub>8</sub>		
			1xO <sub>1</sub>	1xO <sub>2</sub>	1xO <sub>3</sub>	1xO <sub>4</sub>	1xO <sub>5</sub>	1xO <sub>6</sub>			
				3xO <sub>1</sub>	3xO <sub>2</sub>	3xO <sub>3</sub>	3xO <sub>4</sub>	3xO <sub>5</sub>	3xO <sub>6</sub>	2xO <sub>7</sub> *	2xO <sub>8</sub>
					7xO <sub>1</sub>	7xO <sub>2</sub>	7xO <sub>3</sub>	5xO <sub>4</sub> *	5xO <sub>5</sub>	5xO <sub>6</sub>	5xO <sub>7</sub>
						8xO <sub>1</sub>	8xO <sub>2</sub>	8xO <sub>3</sub>	8xO <sub>4</sub>	7xO <sub>5</sub> *	7xO <sub>6</sub>
							11xO <sub>1</sub>	11xO <sub>2</sub>	11xO <sub>3</sub>	11xO <sub>4</sub>	11xO <sub>5</sub>
								6xO <sub>1</sub>	5xO <sub>2</sub> *	5xO <sub>3</sub>	5xO <sub>4</sub>
									9xO <sub>1</sub>	9xO <sub>2</sub>	9xO <sub>3</sub>
										7xO <sub>1</sub>	7xO <sub>2</sub>
											5xO <sub>1</sub>
$\sum_{j=1}^8 x_{j,i} \cdot o_j$		28,58	134,83	270,58	663,92	1325,50	1994,75	2495,33	2532,33	2809,12	2759,50
$\hat{m}_i$		14,29	67,42	135,29	331,96	662,75	997,38	1247,67	1266,17	1404,58	1379,75
$\hat{f}_i$		0,22	1,04	2,08	5,11	10,20	15,34	19,80	20,76	23,81	23,79

(continua)

**Tabela 3.I** - Tabela de fertilidade.

\* - entre o dia anterior (idade anterior) e este dia (idade) houve mortes; daí a redução observada em relação ao elemento desta linha situado na coluna imediatamente à esquerda.

(continuação)

Classe etária i	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
N.º total de indivíduos $x_i$	55	47	37	27	19	15	12	5	2	1
N.º total de adultos	54	47	37	27	19	15	12	5	2	1
N.º novos adultos	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Ovos										
	5xO <sub>8</sub>									
	7xO <sub>7</sub>	6xO <sub>8</sub> *								
	11xO <sub>6</sub>	9xO <sub>7</sub> *	6xO <sub>8</sub> *							
	4xO <sub>5</sub> *	4xO <sub>6</sub>	3xO <sub>7</sub> *	2xO <sub>8</sub> *						
	9xO <sub>4</sub>	9xO <sub>5</sub>	6xO <sub>6</sub> *	6xO <sub>7</sub>	3xO <sub>8</sub> *					
	7xO <sub>3</sub>	6xO <sub>4</sub> *	5xO <sub>5</sub> *	5xO <sub>6</sub>	5xO <sub>7</sub>	4xO <sub>8</sub> *				
	5xO <sub>2</sub>	5xO <sub>3</sub>	5xO <sub>4</sub>	5xO <sub>5</sub>	5xO <sub>6</sub>	4xO <sub>7</sub> *	4xO <sub>8</sub>			
	4xO <sub>1</sub>	4xO <sub>2</sub>	4xO <sub>3</sub>	4xO <sub>4</sub>	4xO <sub>5</sub>	4xO <sub>6</sub>	4xO <sub>7</sub>	2xO <sub>8</sub> *		
		2xO <sub>1</sub>	2xO <sub>2</sub>	2xO <sub>3</sub>	1xO <sub>4</sub> *	1xO <sub>5</sub>	1xO <sub>6</sub>	1xO <sub>7</sub>	1xO <sub>8</sub>	
			1xO <sub>1</sub>							
$\sum_{j=1}^8 x_{j,i} \cdot o_j$	2394,67	1975,75	1377,08	902,92	487,42	230,50	89,92	18,50	3,50	0
$\hat{m}_i$	1197,33	987,88	688,54	451,46	243,71	115,25	44,96	9,25	1,75	0
$\hat{f}_i$	21,77	21,02	18,61	16,72	12,83	7,68	3,75	1,85	0,88	0

cujas fêmeas têm taxa de oviposição  $o_j$ . Designemos esse número por  $x_{j,i}$ .

O número estimado total de ovos  $m_i$  postos pelas fêmeas adultas da classe etária  $i$  é dado por

$$\hat{m}_i = \sum_{j=1}^8 \frac{x_{j,i}}{2} o_j, \quad i = 44, \dots, 62. \quad (3.3.6)$$

Supõe-se uma proporção de sexos de 1:1.

A fertilidade da classe etária  $i$ , ou seja, o número médio estimado de ovos postos por indivíduo na classe etária  $i$ , é então

$$\hat{f}_i = \frac{\hat{m}_i}{x_i}, \quad i = 44, \dots, 62. \quad (3.3.7)$$

A matriz de transição estimada está representada na Tabela. 3.II.

### 3.3.3. Comportamento assintótico

A matriz  $A$  tem uma coluna nula pelo que o seu determinante é nulo e, portanto,  $A$  é redutível.

Note-se que na população existe uma classe etária pós-reprodutiva ou, recorrendo ao gráfico do ciclo de vida, uma classe (classe 63) que não contribui para qualquer uma das restantes classes.

De acordo com o exposto em 3.2., seccionamos a matriz em 4 blocos

$$A = \left[ \begin{array}{c|c} \mathbf{A}^* & \mathbf{O} \\ \hline - & - \\ \mathbf{Q} & \mathbf{R} \end{array} \right], \quad (3.3.8)$$



e usamos a matriz de projecção  $\mathbf{A}^*$  (Tabela 3.III), que é irredutível.

Além disso,  $\mathbf{A}^*$  é primitiva pois existem 2 grupos etários consecutivos férteis.  $\mathbf{A}^*$  está assim nas condições do teorema de Perron-Frobenius.

Para a determinação dos valores próprios e vectores próprios de  $\mathbf{A}^*$  utilizámos o programa MAPLE V (REDFERN, 1996; MONAGAN *et al.*, 1998) com alguma programação adicional, de modo a obter os valores próprios ordenados segundo o seu valor absoluto e respectivos vectores próprios normalizados.

O valor próprio dominante de  $\mathbf{A}^*$  é  $\lambda_1 = 1,0985$ , e o vector próprio associado é  $\mathbf{u}_1^*$  (Tab. 3.IV).

Contudo, este vector não é o vector de estrutura estável da população pois não inclui a população da zona etária pós-reprodutiva. Para a sua determinação, note-se que:

$$\mathbf{A}^t = \left[ \begin{array}{c|c} \mathbf{A}^{*t} & \mathbf{O} \\ \hline - & - \\ \mathbf{Q}_t & \mathbf{R}^t \end{array} \right], \quad (3.3.9)$$

onde

$$\mathbf{Q}_t = \sum_{i=0}^{62} \mathbf{R}^i \mathbf{Q} \mathbf{A}^{*t-i-1}. \quad (3.3.10)$$

Mas neste caso a matriz  $\mathbf{R}$  é uma matriz nula, pelo que

$$\mathbf{R}^i = 0, \quad i \geq 1 \quad (3.3.11)$$

e, portanto,

$$\mathbf{Q}_t = \mathbf{Q} \mathbf{A}^{*t-1}. \quad (3.3.12)$$



Designando, como em 3.2., o vector de distribuição etária por

$$\mathbf{n}(t) = \begin{bmatrix} \mathbf{n}^*(t) \\ \mathbf{n}^+(t) \end{bmatrix}, \tag{3.3.13}$$

temos, atendendo a (3.2.7) e (3.3.11),

$$\mathbf{n}^+(t) = \mathbf{Q}_t \mathbf{n}^*(0), \quad t \geq 1, \tag{3.3.14}$$

Tabela 3.IV - Vector de estrutura  $\mathbf{u}_1^*$  da população estável da matriz de projecção  $\mathbf{A}^*$ .

$\mathbf{u}_1^*$
0,10199
0,09285
0,08453
0,07695
0,07005
0,06378
0,05806
0,04192
0,03816
0,03474
0,03163
0,02837
0,02583
0,02352
0,02141
0,01920
0,01748
0,01591
0,01427
0,01299
0,01183
0,01077
0,00980
0,00892
0,00812
0,00740
0,00673
0,00604
0,00550
0,00500
0,00455

0,00415
0,00377
0,00344
0,00313
0,00285
0,00259
0,00236
0,00215
0,00196
0,00178
0,00162
0,00148
0,00134
0,00122
0,00111
0,00101
0,00092
0,00084
0,00074
0,00065
0,00058
0,00051
0,00044
0,00035
0,00025
0,00016
0,00011
7,58E-05
5,52E-05
2,09E-05
7,63E-06

mas, por (3.3.12) e por (3.2.22), segue-se que

$$\begin{aligned} \mathbf{n}^+(t) &= \mathbf{Q} \mathbf{A}^{*t-1} \mathbf{n}^*(0) \\ &= \mathbf{Q} \left[ \sum_{j=1}^{62} \lambda_j^{t-1} \mathbf{Z}_j \right] \mathbf{n}^*(0). \end{aligned} \quad (3.3.15)$$

Então

$$\lambda_1^{-t+1} \mathbf{n}^+(t) = \mathbf{Q} \left[ \mathbf{Z}_1 + \sum_{j=2}^{62} \left( \frac{\lambda_j}{\lambda_1} \right)^{t-1} \mathbf{Z}_j \right] \mathbf{n}^*(0). \quad (3.3.16)$$

Quando  $t \rightarrow +\infty$ , temos que

$$\begin{aligned} \lambda_1^{-t+1} \mathbf{n}^+(t) &\rightarrow \mathbf{Q} \mathbf{Z}_1 \mathbf{n}^*(0) = \mathbf{Q}(\mathbf{u}_1^* \mathbf{v}_1^*) \mathbf{n}^*(0) \\ &= (\mathbf{v}_1^* \mathbf{n}^*(0)) \mathbf{Q} \mathbf{u}_1^*. \end{aligned} \quad (3.3.17)$$

Como  $\mathbf{n}^+(t)$  é  $1 \times 1$ , podemos identificá-lo com um escalar. Por simplificação de notação, sejam  $a, b, c$  números reais tais que

$$a = (\mathbf{v}_1^* \mathbf{n}^*(0)) \mathbf{Q} \mathbf{u}_1^*, \quad (3.3.18)$$

$$b = \mathbf{v}_1^* \mathbf{n}^*(0), \quad (3.3.19)$$

$$c = a / \lambda_1. \quad (3.3.20)$$

Temos então que, quando  $t \rightarrow +\infty$ ,

$$\mathbf{n}^+(t) \sim c \lambda_1^t \quad (3.3.21)$$

e, por (3.2.28),

$$\mathbf{n}^*(t) \sim b \lambda_1^t \mathbf{u}_1^*. \quad (3.3.22)$$



Então, atendendo a (3.3.13),

$$\mathbf{n}(t) \sim \left[ \frac{b\lambda_1^t \mathbf{u}_1^*}{a\lambda_1^{t-1}} \right] = \left[ \frac{b\lambda_1^t \mathbf{u}_1^*}{c\lambda_1^t} \right] = \left[ \frac{b\mathbf{u}_1^*}{c} \right] \lambda_1^t. \quad (3.3.23)$$

Atendendo agora a (3.2.30), temos

$$\mathbf{y}(t) = \frac{\mathbf{n}(t)}{\sum_{i=1}^{63} n_i(t)}. \quad (3.3.24)$$

Mas

$$\sum_{i=1}^{62} n_i(t) \sim \mathbf{1} \mathbf{u}_1^* b \lambda_1^t = b \lambda_1^t, \quad (3.3.25)$$

onde  $\mathbf{1} = [1 \ 1 \ \dots \ 1]^T$ , e

$$n_{63}(t) \sim \mathbf{n}^+(t). \quad (3.3.26)$$

Portanto, atendendo a estas duas últimas igualdades e a (3.3.21), temos que

$$\sum_{i=1}^{63} n_i(t) = (b+c)\lambda_1^t \quad (3.3.27)$$

pelo que, quando  $t \rightarrow +\infty$ ,

$$\begin{aligned} \mathbf{y}(t) &\rightarrow \frac{1}{(b+c)\lambda_1^t} \left[ \frac{b\mathbf{u}_1^*}{c} \right] \lambda_1^t \\ &= \left[ \frac{\frac{b}{b+c} \mathbf{u}_1^*}{\frac{c}{b+c}} \right], \end{aligned} \quad (3.3.28)$$

ou seja,

$$\mathbf{y}(t) \rightarrow \begin{bmatrix} \frac{1}{1+\frac{c}{b}} \mathbf{u}_1^* \\ \frac{c}{b} \\ 1+\frac{c}{b} \end{bmatrix}. \quad (3.3.29)$$

Mas, por (3.3.18), (3.3.19) e (3.3.20), vem que

$$\frac{c}{b} = \frac{\mathbf{Q} \mathbf{u}_1^*}{\lambda_1}, \quad (3.3.30)$$

pelo que, por (3.3.28), (3.3.29) e (3.3.30), quando  $t \rightarrow +\infty$ ,

$$\mathbf{y}(t) \rightarrow \begin{bmatrix} \frac{1}{1+w} \mathbf{u}_1^* \\ \frac{w}{1+w} \end{bmatrix} = \mathbf{u}_1 \quad (3.3.31)$$

onde

$$w = \frac{\mathbf{Q} \mathbf{u}_1^*}{\lambda_1}. \quad (3.3.32)$$

Obtemos assim a estrutura estável da população  $\mathbf{u}_1$ . Verifica-se que  $\mathbf{u}_1$  é o vector próprio direito normalizado da matriz de projecção completa  $\mathbf{A}$ , associado ao seu valor próprio dominante, que é também  $\lambda_1$ .

Da análise dos resultados obtidos, concluímos que, se as taxas de sobrevivência e de reprodução se mantivessem constantes, a população em estudo cresceria exponencialmente à taxa  $\lambda_1 = 1,0985$  e com uma estrutura proporcional a  $\mathbf{u}_1$  (Tabela 3.V).

A taxa instantânea de crescimento é a seguinte:  $r = \ln \lambda_1 / \Delta = 0,0939$  indivíduos por indivíduo por dia (note-se que  $\Delta = 1$  dia).

Tabela 3.V - Vector  $u_1$  de estrutura estável da população.

$u_1$
0,10199
0,09285
0,08453
0,07695
0,07005
0,06378
0,05806
0,04192
0,03816
0,03474
0,03163
0,02837
0,02583
0,02352
0,02141
0,01920
0,01748
0,01591
0,01427
0,01299
0,01183
0,01077
0,00980
0,00892
0,00812
0,00740
0,00673
0,00604
0,00550
0,00500
0,00455
0,00415
0,00377
0,00344
0,00313
0,00285
0,00259
0,00236
0,00215
0,00196
0,00178
0,00162
0,00148
0,00134
0,00122
0,00111
0,00101
0,00092
0,00084
0,00074
0,00065
0,00058
0,00051
0,00044
0,00035
0,00025
0,00016
0,00011
7,58E-05
5,52E-05
2,09E-05
7,63E-06
3,47E-06

### 3.3.4. Comportamento transiente

O segundo valor próprio  $\lambda_2$  é complexo e tem valor absoluto  $|\lambda_2| = 1,0971$ , pelo que a taxa de convergência para a estrutura de população estável é  $\rho_1 = \lambda_1 / |\lambda_2| \approx 1,0012$ . Este resultado permite-nos concluir que a convergência para a estrutura de população estável se processaria muito lentamente e com oscilações, uma vez que  $\lambda_2$  é complexo. A fim de o confirmar, efectuámos várias simulações projectando a matriz  $A$  por um período de 20 anos, mais concretamente para 1, ..., 20, 26, 52, 104, 208, 520, 780 e 1040 semanas a partir de uma população inicial de 100 ovos.

Para cada valor de  $t$  correspondente aos períodos considerados, determinámos o vector de estrutura etária da população. Este procedimento permitiu-nos confirmar que a estrutura da população somente se aproximaria da estrutura da população estável decorridos cerca de 20 anos, com estabilidade na 4.<sup>a</sup> casa decimal do vector de estrutura (Tabela 3.VI).

### 3.3.5. Análise de sensibilidade

#### *Sensibilidade do valor próprio dominante*

De acordo com (3.2.38), a sensibilidade de  $\lambda_1$  relativamente a um elemento  $a_{ij}$  da matriz  $A^*$  é dada por

$$s_{ij} = \partial \lambda_1 / \partial a_{ij} = v_{1,i}^* u_{1,j}^*,$$

onde  $v_{1,i}^*$  e  $u_{1,j}^*$  são, respectivamente, o  $i$ -ésimo elemento do vector  $v_1^*$  e o  $j$ -ésimo elemento do vector  $u_1^*$ . Os valores de  $s_{ij}$  são apresentados na Tabela 3.VII para os elementos da matriz  $A^*$  não nulos e ainda para alguns parâmetros de fertilidade que, sendo nulos para esta amostra da população, poderiam não o ser para uma outra amostra da mesma população.

Os resultados obtidos permitem-nos afirmar que, dos parâmetros analisados, o parâmetro  $a_{8,7}$  é aquele para o qual o valor próprio dominante  $\lambda_1$  é mais sensível, sendo os parâmetros relativos às fertilidades pouco sensíveis.

Note-se que, sendo o período de incubação dos ovos de sete dias,  $a_{g7}$  corresponde à probabilidade de sobrevivência dos ovos. Julgamos que a elevada sensibilidade deste parâmetro se deve ao facto de a mortalidade dos ovos só ter sido observada após um período de sete dias.

Os valores da Tabela 3.VII também poderiam ser obtidos por um método numérico aproximado, fazendo pequenas alterações  $\Delta a_{ij}$  (positivas e negativas) nos elementos  $a_{ij}$  da matriz, da forma

$$\Delta a_{ij} = \delta a_{ij}, \quad (3.3.33)$$

**Tabela 3.VI** - Vector de estrutura da população ao fim de 1040 semanas.

<b>Y(7280)</b>	
0,10200	0,00378
0,09286	0,00344
0,08453	0,00313
0,07695	0,00285
0,07005	0,00259
0,06377	0,00236
0,05805	0,00215
0,04192	0,00196
0,03816	0,00178
0,03474	0,00162
0,03162	0,00148
0,02837	0,00134
0,02583	0,00122
0,02351	0,00111
0,02141	0,00101
0,01920	0,00092
0,01748	0,00084
0,01591	0,00074
0,01427	0,00065
0,01299	0,00058
0,01183	0,00051
0,01077	0,00044
0,00980	0,00035
0,00893	0,00025
0,00813	0,00016
0,00740	0,00011
0,00673	7,58E-05
0,00604	5,52E-05
0,00550	2,09E-05
0,00500	7,62E-06
0,00456	3,47E-06
0,00415	

consideradas como uma proporção  $\delta$  dos elementos e obtendo as correspondentes alterações  $\Delta\lambda_1$  do valor próprio. Então  $s_{ij} \cong \frac{\Delta\lambda_1}{\delta a_{ij}}$ . Se a aproximação for boa, podemos usar um método semelhante para a sensibilidade dos vectores próprios, para os quais a fórmula de sensibilidade é mais complexa.

Escolhemos para a análise nove elementos  $a_{ij}$  da matriz  $\mathbf{A}^*$  e utilizámos os valores 0,001, 0,01 e 0,1 para  $\delta$  e não encontramos diferenças significativas nos correspondentes valores de  $s_{ij}$ , pelo que o valor  $\delta = 0,01$  poderá ser adoptado. Além disso, a aproximação usada revelou-se ser muito boa.

#### *Sensibilidade do vector próprio direito associado ao valor próprio dominante*

Assim, para estudar a sensibilidade do vector próprio  $\mathbf{u}_1^*$  da matriz  $\mathbf{A}^*$  a pequenas alterações nos elementos  $a_{ij}$  da matriz, utilizámos esta técnica aproximada para incrementos positivos e negativos de uma percentagem  $\delta = 0,01$  desses elementos. Utilizou-se a expressão (3.2.40).

Como usamos incrementos positivos e negativos  $\delta a_{ij}$ , usámos

$$\|\mathbf{s}_{ij}^*\| = \frac{1}{2} (\|\mathbf{s}_{ij}^+\| + \|\mathbf{s}_{ij}^-\|) \quad (3.3.34)$$

onde  $\|\mathbf{s}_{ij}^+\|$  e  $\|\mathbf{s}_{ij}^-\|$  são os valores obtidos por (3.2.40) respectivamente para os incrementos positivos e negativos. Nos casos em que o elemento  $a_{ij}$  da matriz  $\mathbf{A}^*$  é igual à unidade,  $\|\mathbf{s}_{ij}^*\|$  coincide com  $\|\mathbf{s}_{ij}^-\|$ .

Utilizámos igualmente os valores 0,001 e 0,1 para  $\delta$ , mas também não encontramos diferenças significativas nos correspondentes valores de  $\|\mathbf{s}_{ij}^*\|$ .

Dada a elevada ordem da matriz  $\mathbf{A}^*$ , escolhemos para a análise nove das entradas  $a_{ij}$ : os três primeiros relativos às fertilidades ( $a_{1\ 45}$ ,  $a_{1\ 55}$  e  $a_{1\ 60}$ ); o parâmetro correspondente à probabilidade de sobrevivência dos ovos ( $a_{8\ 7}$ ); duas probabilidades de sobrevivência larvar ( $a_{16\ 15}$  e  $a_{28\ 27}$ ); uma probabilidade de sobrevivência mista de uma classe etária composta por ninfas e adultos ( $a_{51\ 60}$ ); e duas probabilidades de sobrevivência de adultos ( $a_{57\ 56}$  e  $a_{61\ 60}$ ).

**Tabela 3.VII** - Elementos  $a_{ij}$  da matriz  $A^*$  sujeitos a alterações  $da_{ij}$  e correspondentes valores de sensibilidade  $s_{ij}$  para  $\lambda_1$ .

$a_{ij}$	$s_{ij}$	$a_{ij}$	$s_{ij}$
$a_{1\ 38}$	0,0005	$a_{20\ 19}$	0,0214
$a_{1\ 39}$	0,0005	$a_{21\ 20}$	0,0214
$a_{1\ 40}$	0,0004	$a_{22\ 21}$	0,0214
$a_{1\ 41}$	0,0004	$a_{23\ 22}$	0,0214
$a_{1\ 42}$	0,0004	$a_{24\ 23}$	0,0214
$a_{1\ 43}$	0,0003	$a_{25\ 24}$	0,0214
$a_{1\ 44}$	0,0003	$a_{26\ 25}$	0,0214
$a_{1\ 45}$	0,0003	$a_{27\ 26}$	0,0214
$a_{1\ 46}$	0,0002	$a_{28\ 27}$	0,0217
$a_{1\ 47}$	0,0002	$a_{29\ 28}$	0,0214
$a_{1\ 48}$	0,0002	$a_{30\ 29}$	0,0214
$a_{1\ 49}$	0,0002	$a_{31\ 30}$	0,0214
$a_{1\ 50}$	0,0002	$a_{32\ 31}$	0,0214
$a_{1\ 51}$	0,0001	$a_{33\ 32}$	0,0214
$a_{1\ 52}$	0,0001	$a_{34\ 33}$	0,0214
$a_{1\ 53}$	0,0001	$a_{35\ 34}$	0,0214
$a_{1\ 54}$	0,0001	$a_{36\ 35}$	0,0214
$a_{1\ 55}$	0,0001	$a_{37\ 36}$	0,0214
$a_{1\ 56}$	0,0001	$a_{38\ 37}$	0,0214
$a_{1\ 57}$	3,6E-05	$a_{39\ 38}$	0,0214
$a_{1\ 58}$	2,3E-05	$a_{40\ 39}$	0,0214
$a_{1\ 59}$	1,6E-05	$a_{41\ 40}$	0,0214
$a_{1\ 60}$	1,2E-05	$a_{42\ 41}$	0,0214
$a_{1\ 61}$	4,5E-06	$a_{43\ 42}$	0,0214
$a_{1\ 62}$	1,7E-06	$a_{44\ 43}$	0,0214
$a_{2\ 1}$	0,0185	$a_{45\ 44}$	0,0213
$a_{3\ 2}$	0,0193	$a_{46\ 45}$	0,0211
$a_{4\ 3}$	0,0230	$a_{47\ 46}$	0,0207
$a_{5\ 4}$	0,0216	$a_{48\ 47}$	0,0195
$a_{6\ 5}$	0,0224	$a_{48\ 48}$	0,0177
$a_{7\ 6}$	0,0213	$a_{50\ 49}$	0,0149
$a_{8\ 7}$	0,0273	$a_{51\ 50}$	0,0121
$a_{9\ 8}$	0,0215	$a_{52\ 51}$	0,0103
$a_{10\ 9}$	0,0214	$a_{53\ 52}$	0,0070
$a_{11\ 10}$	0,0214	$a_{54\ 53}$	0,0047
$a_{12\ 11}$	0,0216	$a_{55\ 54}$	0,0034
$a_{13\ 12}$	0,0215	$a_{56\ 55}$	0,0027
$a_{14\ 13}$	0,0214	$a_{57\ 56}$	0,0011
$a_{15\ 14}$	0,0215	$a_{58\ 57}$	0,0007
$a_{16\ 15}$	0,0217	$a_{59\ 58}$	4,3E-05
$a_{17\ 16}$	0,0214	$a_{60\ 59}$	7,4E-05
$a_{18\ 17}$	0,0215	$a_{61\ 60}$	1,5E-05
$a_{19\ 18}$	0,0217	$a_{62\ 61}$	2,5E-06

Na Tabela 3.VIII encontram-se discriminados os valores de  $\|s_{ij}^*\|$  obtidos para as correspondentes alterações dos elementos  $a_{ij}$  seleccionados.

**Tabela 3.VIII** - Elementos  $a_{ij}$  da matriz  $A^*$  e correspondentes valores de sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  para  $u_1^*$ .

$a_{ij}$	Sensibilidade $\ s_{ij}^*\ $ para $u_1^*$
$a_{1\ 45}$	0,0003
$a_{1\ 55}$	0,0001
$a_{1\ 60}$	0,15E-04
$a_{8\ 7}$	0,1073
$a_{16\ 15}$	0,0388
$a_{28\ 27}$	0,0225
$a_{51\ 50}$	0,0180
$a_{57\ 56}$	0,0018
$a_{61\ 60}$	0,56E-04

Os resultados obtidos permitem-nos afirmar que, dos parâmetros analisados, o parâmetro  $a_{8\ 7}$  é aquele para o qual o vector de estrutura etária estável é mais sensível, sendo os parâmetros relativos às fertilidades e o último parâmetro analisado ( $a_{61\ 60}$ ) aqueles a que o vector próprio  $u_1^*$  é menos sensível.

### 3.3.6. Intervalos de Confiança para os Parâmetros do Modelo

Para cada parâmetro de sobrevivência  $p_i$  do modelo foram obtidos intervalos de confiança (STUART *et al.*, 1999) a  $100(1-2\alpha)\%$ , assumindo a distribuição Binomial para o número  $x = x_{i+1}$  de sucessos em  $n = x_i$  tentativas independentes, cada uma com probabilidade de sucesso  $p = p_i$ . Os limites de confiança a 95% ( $\alpha=2,5\%$ )  $p_1$  e  $p_2$  tal que  $p_1 < p < p_2$  foram determinados, respectivamente, através das equações

$$\alpha = \sum_{r=x}^n \binom{n}{p} p^r (1-p)^{n-r} \quad (3.3.35)$$

$$\alpha = \sum_{r=0}^x \binom{n}{p} p^r (1-p)^{n-r}. \quad (3.3.36)$$



Para  $n = 55(5)100$ , os valores de  $p_2$  encontram-se tabelados em PACHARES (1960);  $p_1$  determina-se substituindo  $x$  por  $n-x$  e  $p$  por  $1-p$ . Para  $n < 55$ , usámos a tabela da distribuição beta de PEARSON & HARTLEY (1966) que fornece os valores de  $p_1$  tais que

$$\alpha = I_{p_1}(x, n-x+1) \quad (3.3.37)$$

onde

$$I_p(a,b) = \int_0^p t^{a-1} (1-t)^{b-1} dt / B(a,b); \quad (3.3.38)$$

$p_2$  determina-se substituindo  $x$  por  $n-x$  e  $p$  por  $1-p$ .

Apresentamos na Tabela 3.IX os intervalos de confiança obtidos para as probabilidades de transição. Os valores não tabelados fora obtidos por interpolação entre os valores tabelados. No caso  $\hat{p}_i = 1$  usámos intervalos de confiança unilaterais.

Não apresentamos intervalos de confiança para as fertilidades em virtude da distribuição das oviposições ser muito irregular, o mesmo sucedendo com o número de adultos vivos em cada dia em condições de porem ovos, pelo que seria difícil arranjar uma distribuição clássica que servisse para todos os casos. Acresce ainda que o número de fêmeas da experiência de oviposição é demasiado pequeno para fazermos inferências sobre a distribuição do número de ovos (ver Tabela 2.IV).

### 3.4. Modelo de Estrutura Etária com Intervalo de Projecção de Uma Semana

Nesta secção iremos construir e analisar um modelo de Leslie para a mesma população biológica, mas com um intervalo de projecção de uma semana, o que corresponde a ter observado a mesma amostra de sete em sete dias em vez de diariamente como aconteceu. Pretendemos, com a construção e análise deste modelo, investigar se, caso só pudéssemos observar a referida amostra semana a semana, obteríamos resultados suficientemente aproximados dos obtidos anteriormente. Os

**Tabela 3.IX** - Intervalos de confiança a 95% para os parâmetros da matriz **A** correspondentes às probabilidades de transição.

x - número de sucessos; n - número de tentativas.

$a_{ij}$	x	n	Valor estimado do parâmetro	Intervalo de confiança
$a_{21}$	87	87	1	[0,9661; 1]
$a_{32}$	87	87	1	[0,9661; 1]
$a_{43}$	87	87	1	[0,9661; 1]
$a_{54}$	87	87	1	[0,9661; 1]
$a_{65}$	87	87	1	[0,9661; 1]
$a_{76}$	87	87	1	[0,9661; 1]
$a_{87}$	69	87	0,7931	[0,6911; 0,8726]
$a_{98}$	69	69	1	[0,9575; 1]
$a_{109}$	69	69	1	[0,9575; 1]
$a_{1110}$	69	69	1	[0,9575; 1]
$a_{1211}$	68	69	0,9855	[0,9219; 0,9998]
$a_{1312}$	68	68	1	[0,9569; 1]
$a_{1413}$	68	68	1	[0,9569; 1]
$a_{1514}$	68	68	1	[0,9569; 1]
$a_{1615}$	67	68	0,9853	[0,9208; 0,9998]
$a_{1716}$	67	67	1	[0,9562; 1]
$a_{1817}$	67	67	1	[0,9562; 1]
$a_{1918}$	66	67	0,9851	[0,9196; 0,9998]
$a_{2019}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2120}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2221}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2322}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2423}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2524}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2625}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2726}$	66	66	1	[0,9556; 1]
$a_{2827}$	65	66	0,9848	[0,9184; 0,9998]
$a_{2928}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3029}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3130}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3231}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3332}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3433}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3534}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3635}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3736}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3837}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{3938}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4039}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4140}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4241}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4342}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4443}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4544}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4645}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4746}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4847}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{4848}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$a_{5049}$	63	65	0,9692	[0,8932; 0,9965]
$a_{5150}$	61	63	0,9683	[0,8899; 0,9963]
$a_{5251}$	59	61	0,9672	[0,8865; 0,9963]
$a_{5352}$	58	59	0,9831	[0,9091; 0,9997]
$a_{5453}$	55	58	0,9483	[0,8562; 0,9894]
$a_{5554}$	47	55	0,8545	[0,7334; 0,9353]
$a_{5655}$	37	47	0,7872	[0,6271; 0,8853]
$a_{5756}$	27	37	0,7297	[0,5539; 0,8598]
$a_{5857}$	19	27	0,7037	[0,4979; 0,8625]
$a_{5958}$	15	19	0,7895	[0,5444; 0,9388]
$a_{6059}$	12	15	0,8	[0,5191; 0,9563]
$a_{6160}$	5	12	0,4167	[0,1529; 0,7233]
$a_{6261}$	2	5	0,4	[0,0527; 0,8534]
$a_{6362}$	1	2	0,5	[0,0126; 0,9874]

pressupostos do modelo anterior mantêm-se igualmente válidos.

### 3.4.1. Ciclo de vida

Classificamos a população em nove classes etárias distintas, com intervalos de idades idêntico ao intervalo de projecção e igual a sete dias, e usamos as mesmas tabelas de vida, oviposição e fertilidade.

O gráfico de ciclo de vida para este modelo está representado na Figura 3.3.

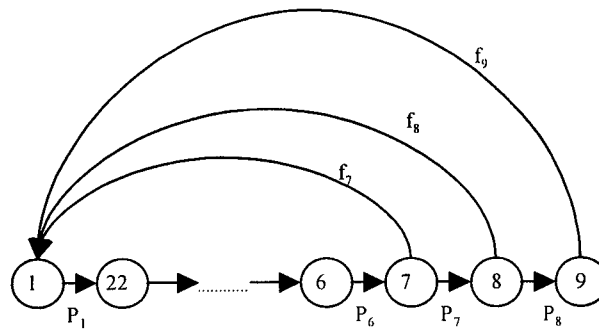


Figura 3.3. - Gráfico de ciclo de vida da população de *Sesamia nonagrioides* para um intervalo de projecção de sete dias.

Tal como no modelo anterior,  $p_i$  e  $f_i$  são, respectivamente, a probabilidade de sobrevivência e a fertilidade da classe etária  $i$ .

### 3.4.2. O modelo

Tal como em 3.3.2.,  $n_i(t)$  com  $i = 1, \dots, 9$  representa o número de indivíduos que pertencem à classe etária  $i$  no instante  $t = 0, 1, 2, \dots$ , podendo o modelo ser descrito pelas equações

$$n_{i+1}(t+1) = p_i n_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, 8 \quad (3.4.1)$$

$$n_1(t+1) = \sum_{i=1}^9 f_i n_i(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots,$$

ou mais simplesmente, através da equação

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^9 b_{ij} n_j(t), \quad (3.4.2)$$

onde

$$b_{ij} = \begin{cases} f_j, & i=1, \quad j=7, 8, 9 \\ p_j, & i=j+1, \quad j=1, 2, \dots, 8 \\ 0 & \text{nos restantes casos.} \end{cases} \quad (3.4.3)$$

Designando por  $\mathbf{n}(t)$  o vector de distribuição etária com

$$\mathbf{n}(t) = [n_i(t)], \quad (3.4.4)$$

a equação (3.4.2) pode escrever-se na forma matricial

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{B} \mathbf{n}(t), \quad (3.4.5)$$

onde

$$\mathbf{B} = [b_{ij}].$$

Usando a mesma amostra que anteriormente, as probabilidades de transição  $p_i$  são estimadas de forma semelhante à do modelo anterior.

Seja  $x_i$  o número de indivíduos da classe etária  $i$ , que considerámos como sendo o número de indivíduos vivos observados no primeiro dia da semana  $i$ .

Seja  $\hat{p}_i$  a fracção de indivíduos que, estando vivos no início da semana  $i$ , sobrevivem até ao início da semana seguinte, i.e.,

$$\hat{p}_i = \frac{x_{i+1}}{x_i}. \quad (3.4.6)$$

Para o cálculo das fertilidades utilizámos as fertilidades já calculadas para o modelo anterior. Assim,  $\hat{f}_7$  é a soma das fertilidades  $\hat{f}_{44}$  a  $\hat{f}_{49}$  do modelo anterior,  $\hat{f}_8$  a soma das fertilidades  $\hat{f}_{50}$  a  $\hat{f}_{56}$  e  $\hat{f}_9$  a soma das fertilidades  $\hat{f}_{57}$  a  $\hat{f}_{62}$  do referido modelo.

A matriz de transição assim obtida é a matriz **B** a seguir representada

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 33,99 & 149,55 & 43,70 \\ 0,7931 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,9855 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,9706 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,9848 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,9692 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4286 & 0 \end{bmatrix} \quad (3.4.7)$$

### 3.4.3. Comportamento assintótico

A matriz **B** é irredutível. Note-se que no gráfico de ciclo de vida todas as classes são contributivas para as outras classes. Além disso **B** é primitiva, pois existem duas classes etárias consecutivas férteis.

A matriz **B** obedece às condições do teorema de Perron-Frobenius e tem um valor próprio real  $\lambda_1$  (valor próprio dominante) tal que  $\lambda_1 > |\lambda_i|$ ,  $i \neq 1$ . Além disso, os vectores próprios esquerdo e direito, respectivamente  $\mathbf{v}_1$  e  $\mathbf{u}_1$ , que lhe correspondem, são reais e positivos.

Para a determinação dos valores próprios e vectores próprios de **B**, usámos, como anteriormente, o programa MAPPLE V, tendo obtido o valor próprio dominante  $\lambda_1 = 1,8910$  e o vector próprio direito  $\mathbf{u}_1$  a ele associado que representa a estrutura da população estável,

$$\mathbf{u}_1 = \begin{bmatrix} 0,53586 \\ 0,22475 \\ 0,11713 \\ 0,06012 \\ 0,03131 \\ 0,01656 \\ 0,00876 \\ 0,00449 \\ 0,00102 \end{bmatrix}. \quad (3.4.8)$$

Podemos assim afirmar que, se as taxas vitais se mantivessem constantes, a população em estudo cresceria exponencialmente à taxa  $\lambda_1 = 1,8910$  e a sua estrutura etária estabilizaria em  $\mathbf{u}_1$ . A taxa instantânea de crescimento é  $r = \ln \lambda_1 / (7.\text{dias}) \cong 0,0910$  por dia.

#### 3.4.4. Comportamento transiente

O segundo valor próprio  $\lambda_2$  da matriz  $\mathbf{B}$  é complexo e tem valor absoluto  $|\lambda_2|=1,8690$ . A taxa de convergência para a estrutura da população estável é dada por  $\rho = \lambda_1/|\lambda_2| \approx 1,0118$ , o que nos leva a concluir que a convergência se processaria lentamente e com oscilações, uma vez que  $\lambda_2$  é complexo.

Fizemos várias simulações projectando a matriz  $\mathbf{B}$  por um período de vinte anos, partindo de uma população inicial de cem ovos.

Para cada valor de  $t$  correspondente a períodos de 1, ..., 20, 26, 52, 104, 208, 520, 780 e 1040 semanas, determinámos o vector de estrutura da população.

Verificámos que a estrutura da população só se aproximaria da estrutura da população estável, decorridos aproximadamente 15 anos (com estabilidade em 4 casas decimais no vector de estrutura),

$$y_{(780)} = \begin{bmatrix} 0,53583 \\ 0,22474 \\ 0,11714 \\ 0,06014 \\ 0,03132 \\ 0,01656 \\ 0,00876 \\ 0,00449 \\ 0,00102 \end{bmatrix} \quad (3.4.9)$$

### 3.4.5. Análise de sensibilidade

#### *Sensibilidade do valor próprio dominante*

A sensibilidade do valor próprio dominante da matriz  $\mathbf{B}$  a alterações dos parâmetros  $b_{ij}$  da matriz foi analisada por um processo idêntico ao referido em 3.3.5.

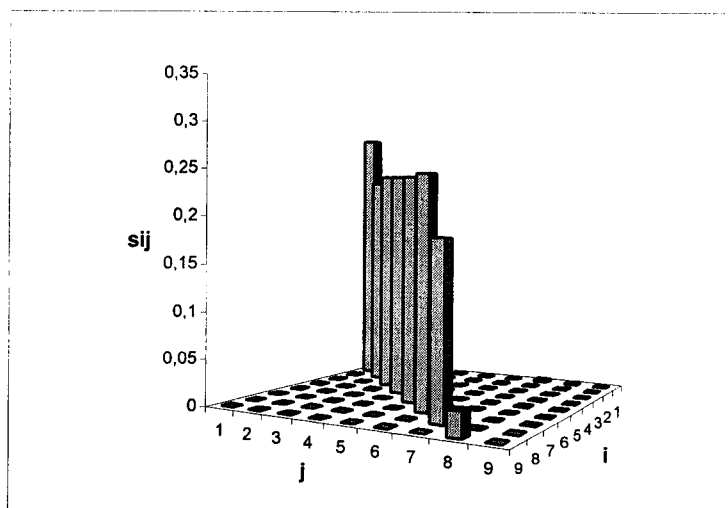
Apresentamos a seguir a matriz de sensibilidade  $\mathbf{S} = [s_{ij}]$  para o valor próprio dominante da matriz  $\mathbf{B}$ .

Os elementos da matriz  $\mathbf{S}$  são os valores de sensibilidade do valor próprio dominante  $\lambda_1$  correspondentes a alterações dos elementos  $b_{ij}$  não nulos da matriz  $\mathbf{B}$ , e ainda a correspondente a um parâmetro de fertilidade que, sendo nulo para esta amostra da população, poderia não o ser para uma outra amostra da mesma população.

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} - & - & - & - & - & 0,0075 & 0,004 & 0,0011 & 0,0002 \\ 0,3076 & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & 0,2476 & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & 0,2514 & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & 0,2478 & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & 0,2440 & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & 0,2440 & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & 0,1778 & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & 0,025 & - \end{bmatrix} \quad (3.4.10)$$

Os resultados obtidos permitem-nos afirmar que  $b_{21}$ , que corresponde à sobrevivência dos ovos, é o parâmetro a que o valor próprio dominante é mais sensível. Contudo, não há grandes diferenças em relação aos outros parâmetros de sobrevivência,

exceptuando os dois últimos parâmetros analisados, conforme se pode observar na Figura 3.4. Os parâmetros correspondentes às fertilidades são, sem dúvida, os parâmetros a que o valor próprio é menos sensível.



**Figura 3.4.** - Representação gráfica da matriz de sensibilidade  $S$ . Os eixos  $i$  e  $j$  correspondem às entradas da matriz (adaptado de CASWELL, 2000b).

### *Sensibilidade do vector próprio direito associado ao valor próprio dominante*

A sensibilidade do vector próprio  $\mathbf{u}_1$  associado ao valor próprio dominante da matriz  $\mathbf{B}$  para alterações dos parâmetros  $b_{ij}$  da matriz foi igualmente analisada por um processo idêntico ao referido em 3.3.5. e usando o mesmo valor para  $\delta = 0,01$ .

A sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  de  $\mathbf{u}_1$  à alteração de  $b_{ij}$  foi medida através de (3.3.34) para todos os parâmetros, constituindo excepção os parâmetros  $b_{65}$  e  $b_{76}$ . A estes dois parâmetros, por corresponderem a probabilidade 1, foram apenas introduzidos incrementos negativos, e a respectiva sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  de  $\mathbf{u}_1$  medida através de  $\|s_{ij}^-\|$ .

Os valores de  $\|s_{ij}^*\|$  obtidos encontram-se discriminados na Tabela. 3.X.

Os resultados obtidos permitem-nos afirmar que o parâmetro  $b_{21}$ , que corresponde à sobrevivência dos ovos, é o parâmetro a que o vector próprio  $\mathbf{u}_1$  é mais



sensível. Os parâmetros correspondentes às fertilidades são os parâmetros a que o vector próprio  $u_1$  é menos sensível.

**Tabela 3.X** - Elementos  $b_{ij}$  da matriz **B** e correspondentes valores de sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  para  $u_1$ .

$b_{ij}$	Sensibilidade $\ s_{ij}^*\ $
$b_{17}$	0,0006
$b_{18}$	0,0003
$b_{19}$	0,0001
$b_{21}$	0,2828
$b_{32}$	0,1178
$b_{43}$	0,0600
$b_{54}$	0,0510
$b_{65}$	0,0584
$b_{76}$	0,0649
$b_{87}$	0,0490
$b_{98}$	0,0067

### 3.4.6. Intervalos de Confiança para os Parâmetros do Modelo

Para cada parâmetro de sobrevivência do modelo foram obtidos intervalos de confiança a 95% de modo idêntico ao indicado em 3.3.6.

Apresentamos na Tabela 3.XI os intervalos de confiança obtidos para as probabilidades de transição.

**Tabela 3.XI** - Intervalos de confiança para os parâmetros da matriz **B** correspondentes às probabilidades de transição.

$x$  - número de sucessos;  $n$  - número de tentativas.

$b_{ij}$	$x$	$n$	Valor do parâmetro	Intervalo de confiança
$b_{21}$	69	87	0,7931	[0,6911; 0,8726]
$b_{32}$	68	69	0,9855	[0,9219; 0,9998]
$b_{43}$	66	68	0,9706	[0,8977; 0,9966]
$b_{54}$	65	66	0,9848	[0,9184; 0,9998]
$b_{65}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$b_{76}$	65	65	1	[0,9550; 1]
$b_{87}$	63	65	0,9692	[0,8932; 0,9965]
$b_{98}$	27	63	0,4286	[0,3045; 0,5596]

### 3.5. Comparação dos Dois Modelos de Estrutura Etária

Nesta secção comparamos os dois modelos de estrutura etária apresentados em 3.3. e 3.4. Designemos o modelo com intervalo de projecção de um dia por modelo I e o modelo com intervalo de projecção de uma semana por modelo II. A comparação incide sobre os comportamentos assintóticos e transiente, os vectores de estrutura da população estável e a sensibilidade dos valores próprios e dos vectores próprios a alterações dos parâmetros.

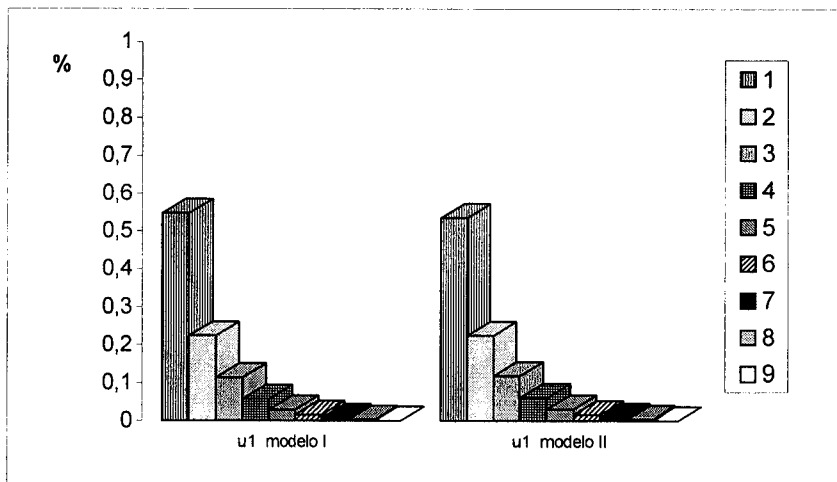
No que respeita ao comportamento assintótico verificamos que, apesar de em ambos os modelos a população apresentar um crescimento exponencial, o crescimento da população seria ligeiramente maior no modelo I do que no modelo II, dado que a taxa instantânea de crescimento do modelo II,  $r_{II} \approx 0,0910/\text{dia}$ , é ligeiramente inferior à respectiva taxa do modelo I,  $r_I \approx 0,0939/\text{dia}$ . O mesmo se verifica, evidentemente, com as taxas assintóticas de crescimento, mas, para efeitos de comparação, teremos de usar  $\lambda_2 = 1,8910$  e  $\lambda_1^7 = (1,0985)^7 = 1,9297$ . Quanto à convergência para a estrutura da população estável, as taxas de convergência do modelo I e do modelo II são, respectivamente,  $\rho_1 \approx 1,0012$  e  $\rho_2 \approx 1,0118$ . Contudo, para efeitos de comparação teremos de usar  $\rho_1^7$ . Assim, a convergência para a estrutura da população estável seria um pouco mais rápida de acordo com o modelo II uma vez que a taxa de convergência deste modelo,  $\rho_2$ , é superior à correspondente taxa do modelo I,  $\rho_1^7 \approx 1,0084$ . Em termos gerais, o comportamento assintótico é muito semelhante.

No que respeita ao comportamento transiente não há diferenças significativas entre o modelo I e o modelo II. Em ambos os modelos o segundo valor próprio  $\lambda_2$  é complexo e, em valor absoluto, muito próximo do valor próprio dominante, pelo que a convergência se processa lentamente e com oscilações nos dois modelos, atingindo a estabilidade após um período de quinze anos.

Quanto aos vectores de estrutura da população estável, a comparação incide sobre a percentagem de indivíduos com  $k$  semanas de vida na população estável, com  $k = 1, 2, \dots, 9$ . Para tal, as componentes  $u_i$ , com  $i = 1, 2, \dots, 63$ , do vector  $\mathbf{u}_I$  do modelo I foram adicionadas de sete em sete e comparadas com as correspondentes componentes  $u_j$ , com  $j = 1, 2, \dots, 9$ , do vector  $\mathbf{u}_I$  do modelo II (Tab. 3.XII). Verificamos que não há diferenças significativas na estrutura da população estável em ambos os modelos, não indo essa diferença para além de 1% em cada componente (Figura 3.5.).

**Tabela 3.XII** - Comparação das componentes  $u_i$  do vector  $u_1$  do modelo I com as componentes  $u_j$  do vector  $u_1$  do modelo II.

Semanas	$u_1$ modelo I	$u_1$ modelo II
1	0,54821	0,53586
2	0,22417	0,22475
3	0,11310	0,11713
4	0,05778	0,06012
5	0,02954	0,03131
6	0,01531	0,01656
7	0,00793	0,00876
8	0,00352	0,00449
9	0,00043	0,00102



**Figura 3.5.** - Comparação dos vectores de estrutura etária estável dos modelos I e II. 1 a 9 - classes etárias em semanas.

Finalmente, no que respeita à sensibilidade da taxa assintótica de crescimento e do vector de estrutura etária estável a alterações nas taxas vitais, verificamos que em ambos os modelos o parâmetro mais sensível é a taxa de sobrevivência dos ovos e os menos sensíveis são os parâmetros correspondentes à reprodução.

## 4. MODELOS DISCRETOS ESTRUTURADOS POR ESTÁDIOS DE DESENVOLVIMENTO

Este capítulo trata de modelos estruturados por estádios de desenvolvimento em tempo discreto. Na secção 4.1. é feita uma introdução a este tipo de modelos. Nas secções 4.2. e 4.3. construímos e analisamos dois modelos para a população considerada, e na secção 4.4. comparamos os dois modelos estruturados por estádios de desenvolvimento.

### 4.1. Introdução aos Modelos Estruturados por Estádios de Desenvolvimento

Nesta secção apresentamos um outro tipo de modelos estruturados em tempo discreto diferente do apresentado em 3.2. A diferença reside no facto de, em vez de agruparmos os indivíduos em classes etárias, os classificarmos em estádios de desenvolvimento do seu ciclo de vida. Os primeiros modelos deste tipo foram apresentados nos anos sessenta por LEFKOVITCH (1965, 1966) e USHER (1966, 1969a, 1969b), e têm sido muitos utilizados em estudos de dinâmica de populações (*e.g* CHEKE, 1978, 1995; CAREY, 1982; FLEISCHER & GAYLOR, 1988; HOFFMAN & HOGG, 1991; SILVA *et al.*, 1991; COCHRAN & ELLNER, 1992; BENGTSSON, 1993).

Dado que os modelos de estrutura etária correspondem a um caso particular dos modelos estruturados por estágio de desenvolvimento, o tratamento analítico que apresentamos nesta secção é uma extensão dos resultados apresentados em 3.2.

No modelo de crescimento que iremos desenvolver é suposto que a população obedeça a pressupostos semelhantes aos do modelo examinado em 3.2., a saber: a população é fechada, há independência da densidade da população, não há aleatoriedade ambiental e a mortalidade e a fertilidade são agora funções do estágio de desenvolvimento dos indivíduos.

Suponhamos que classificamos os indivíduos da população em  $m$  estádios de desenvolvimento distintos, com durações que podem não ser idênticas. Designaremos a variável de estado por  $i$ , com  $i = 1, 2, \dots, m$ . Suponhamos ainda que escolhemos intervalos de projecção  $(t, t+1)$  com comprimento unitário, que representam uma unidade de tempo (um dia, uma semana, um ano, etc.). Um dos pressupostos do modelo de estrutura etária, nomeadamente a premissa de que um indivíduo transita para

a classe seguinte em cada unidade de tempo, já não é sustentável neste tipo de modelo. De facto, se a duração de um estágio de desenvolvimento for longa, os indivíduos podem ficar na mesma classe ou, eventualmente, transitar para a seguinte numa unidade de tempo. Se um estágio de desenvolvimento for de curta duração, os indivíduos podem inclusivamente transitar duas classes numa unidade de tempo (USHER, 1972).

Seja  $n_i(t)$  com  $i = 1, 2, \dots, m$  o número de indivíduos que pertencem ao estágio de desenvolvimento  $i$  no instante  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Seja  $c_{ij}$  com  $i, j = 1, 2, \dots, m$  a taxa de transição da classe  $j$  para a classe  $i$  entre dois instantes consecutivos  $t$  e  $t+1$ . Estes coeficientes podem ser probabilidades de transição ou taxas de fertilidade. Supomos que estas taxas não dependem de  $t$ .

O modelo pode ser descrito pela equação

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^m c_{ij} n_j(t) \quad (4.1.1)$$

ou, mais compactamente, por

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{C}\mathbf{n}(t), \quad (4.1.2)$$

onde  $\mathbf{C} = [c_{ij}]$  e  $\mathbf{n}(t) = [n_i(t)]$  é o vector da estrutura da população. Este vector fornece a abundância de indivíduos em cada estágio de desenvolvimento.

A solução explícita para o modelo descrito em (4.4.2) é

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{C}^t \mathbf{n}(0), \quad (4.1.3)$$

que fornece o vector de estrutura da população ao longo do tempo.

Apesar de o modelo (4.4.2) para a dinâmica da população ser um modelo matricial, a matriz  $\mathbf{C}$  tem, no entanto, uma forma mais geral do que a matriz de Leslie para a estrutura etária.

Tal como o modelo apresentado em 3.2., a forma mais simples de análise é a simulação projectando a matriz por multiplicações sucessivas, mas este tipo de análise tem o inconveniente de depender das condições iniciais, ou seja, do vector da estrutura

inicial  $\mathbf{n}(0)$ . Felizmente, este tipo de matriz permite um tratamento analítico muito semelhante ao apresentado em 3.2. baseado em métodos da álgebra de matrizes.

De facto, todos os resultados apresentados em 3.2. relativos ao comportamento assintótico, comportamento transiente e análise de sensibilidade mantêm-se válidos, desde que a matriz de projecção seja primitiva e irredutível.

A questão fulcral é assim determinar quais as condições que garantam a primitividade e irredutibilidade da matriz  $\mathbf{C}$ .

No caso de a matriz  $\mathbf{C}$  ser uma matriz de Usher (USHER, 1966, 1969a, 1969b, 1972), em que a primeira linha contém apenas taxas de fertilidade, mantêm-se válidos os resultados enunciados em 3.2. para as matrizes de Leslie, e ainda o resultado seguinte enunciado por CUSHING (1998): Uma matriz  $\mathbf{C}$  de Usher é irredutível se todas as entradas  $c_{i,i-1} > 0$  e a última fertilidade  $f_m > 0$ .

No caso geral, quando os elementos da primeira linha da matriz de projecção  $\mathbf{C}$  são qualquer outra taxa vital, podem usar-se os resultados apresentados por CASWELL (1989) relativamente ao tipo de ciclo de vida e por nós enumeradas em 3.2., e ainda:

Uma matriz  $\mathbf{C}$  não negativa de ordem  $m$  é,

- (1) irredutível sse  $(\mathbf{I} + \mathbf{C})^{m-1}$  é positiva;
- (2) primitiva sse  $\mathbf{C}^{m^2-3m+2}$  é positiva (CASWELL, 1989).

Por exemplo, uma matriz não negativa  $\mathbf{C}$  de ordem 10 é irredutível sse  $(\mathbf{I} + \mathbf{C})^9$  é positiva e é primitiva sse  $\mathbf{C}^{72}$  é positiva.

Para os modelos estruturados por estádios de desenvolvimento, uma condição suficiente para a primitividade de uma matriz irredutível é a presença de pelo menos um elemento diagonal positivo (CASWELL, 1989).

Na prática, a maioria das matrizes de projecção dos modelos estruturados são primitivas, estando portanto nas condições do teorema de Perron-Frobenius<sup>1</sup> e permitindo o tratamento analítico que desenvolvemos em 3.2.

---

<sup>1</sup> O teorema de Perron-Frobenius descreve também as propriedades dos valores próprios e correspondentes vectores próprios de matrizes redutíveis ou de matrizes imprimitivas mas irredutíveis (e.g. CASWELL, 1989) mas com algumas diferenças relativamente ao que foi enunciado em 3.2.

## 4.2. Modelo Discreto Estruturado por Estádios de Desenvolvimento

Nesta secção construímos e analisamos um modelo para a mesma população de *Sesamia nonagrioides* mas em que a categorização dos indivíduos é feita por estádios de desenvolvimento. Supomos que a população obedece aos pressupostos dos modelos anteriores, isto é, a população é fechada, há independência da densidade da população e não há aleatoriedade ambiental, mas a sobrevivência e a fertilidade são agora função do estágio de desenvolvimento dos indivíduos.

### 4.2.1. Ciclo de vida

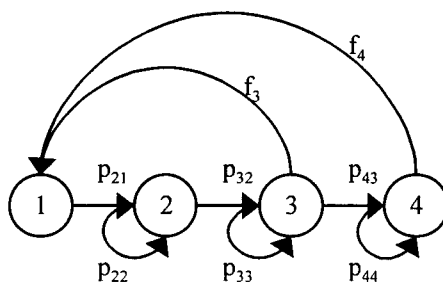
A população de *Sesamia nonagrioides* apresenta quatro fases de desenvolvimento: ovos - com uma duração de uma semana; larvas - com uma duração média de 27 dias; pupas - com uma duração média de 13 dias; e adultos - com uma duração média de 8 dias.

Classificamos por isso a população em quatro estádios de desenvolvimento distintos e escolhemos um intervalo de projecção de sete dias. Usamos os mesmos dados biológicos extraídos de (FIGUEIREDO, 1993) mas através de uma tabela de vida que discrimina as diversas fases de desenvolvimento dos indivíduos.

Apesar de apenas os indivíduos adultos se reproduzirem, há pupas que, no intervalo de tempo  $(t, t+1)$ , sobrevivem e transitam para o estado adulto, chegando a reproduzir-se nesse mesmo intervalo. Por esse motivo, tivemos de considerar a fertilidade das pupas.

Nos restantes estádios, num intervalo de tempo  $(t, t+1)$ , os indivíduos ou permanecem no mesmo estágio ou transitam para o estágio seguinte.

Podemos representar o ciclo de vida através do gráfico apresentado na Figura 4.1., onde cada nóculo representa um estágio de desenvolvimento diferente  $i$ ,  $i = 1, 2, 3, 4$ , que correspondem, respectivamente, às fases de ovo, de larva, de pupa e de adulto do desenvolvimento dos indivíduos da população em estudo.  $p_{ij}$ ,  $i \neq j$  é a fracção de indivíduos do estágio de desenvolvimento  $j$  no instante  $t$  que sobrevive até ao instante



**Figura 4.1.** – Gráfico do ciclo de vida da população de *Sesamia nonagrioides* correspondente ao modelo por estágio de desenvolvimento.

$t+1$  e transita para o estágio  $i$ ,  $p_{ij}$  é a fração de indivíduos do estágio de desenvolvimento  $i$  no instante  $t$  que sobrevive até ao instante  $t+1$  e permanece no estágio  $i$  e  $f_i$  a fertilidade do estágio  $i$ , com  $0 < p_{ij} < 1$ ,  $i = 1, 2, 3, 4$ ,  $j \leq i$  e  $f_i > 0$ ,  $i = 3, 4$ .

#### 4.2.2. O modelo

Designemos a variável de estado discreta por  $i$ ,  $i = 1, \dots, 4$  e a variável tempo discreta por  $t$ ,  $t = 0, 1, \dots$ . O intervalo de projecção  $(t, t+1)$  escolhido representa uma semana.

Seja  $n_i(t)$ , com  $i = 1, \dots, 4$ , o número de indivíduos que pertencem ao estágio de desenvolvimento  $i$  no instante  $t$ . Seja  $c_{ij}$  com  $i, j = 1, 2, \dots, 4$  a taxa de transição da classe  $j$  para a classe  $i$  entre dois instantes consecutivos  $t$  e  $t+1$ . Supomos que estas taxas não dependem de  $t$ .

Ao gráfico de ciclo de vida representado na Figura 4.1. e descrito em 4.2.1. corresponde a equação

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{C} \mathbf{n}(t), \quad (4.2.1)$$

onde  $\mathbf{n}(t) = [n_i(t)]$  é o vector de abundâncias por estádios de desenvolvimento e  $\mathbf{C} = [c_{ij}]$  é a matriz de projecção com

$$c_{ij} = \begin{cases} f_j, & i = 1, i = 3, 4 \\ p_{ij}, & i = j, j = 2, 3, 4 \text{ ou } i-1 = j = 1, 2, 3 \\ 0 & \text{nos restantes casos.} \end{cases} \quad (4.2.2)$$



A matriz  $C$  é a matriz

$$C = \begin{bmatrix} 0 & 0 & f_3 & f_4 \\ p_{21} & p_{22} & 0 & 0 \\ 0 & p_{32} & p_{33} & 0 \\ 0 & 0 & p_{43} & p_{44} \end{bmatrix}. \quad (4.2.3)$$

#### 4.2.3. Estimação dos parâmetros

Enquanto que nos modelos apresentados no Capítulo 3., os parâmetros dos modelos apenas dependiam da classe etária, nestes modelos por estádios de desenvolvimento os parâmetros do modelo dependem do estágio de desenvolvimento. Como não há correspondência perfeita entre idades e estádios de desenvolvimento, os dois tipos de modelo assentam, de facto, em pressupostos diferentes.

Nestes modelos por estádios de desenvolvimento as taxas de transição deveriam depender apenas, como se disse, do estágio de desenvolvimento em que o indivíduo se encontra mas, na realidade, dependem também da idade que o indivíduo tem nesse mesmo estágio (tempo de estadia nesse estágio). O facto de estes modelos ignorarem esta dependência do tempo de estadia até seria razoável se a distribuição desses tempos de vida fosse estável ao longo do tempo.

Para estimarmos os parâmetros  $c_{ij}$  da matriz  $C$ , quer se tratem de probabilidades de transição quer de taxas de fertilidade, tivemos necessidade de condicionar relativamente ao tempo de estadia no correspondente estágio de desenvolvimento e usar o teorema das probabilidades totais. Aparecem então probabilidades de dois tipos: (1) probabilidades de transição entre estádios condicionais a um determinado tempo de estadia no estado de origem, e (2) probabilidade de um indivíduo ter determinado tempo de estadia num estágio determinado. Também aparecem probabilidades médias condicionais ao tempo de estadia num estágio, a que se pode dar tratamento idêntico a (1), dado que se referem também a transições para o estágio de ovo.

A metodologia utilizada para estimar as probabilidades referidas em (1) foi usar os dados da amostra da população, uma vez que são probabilidades relacionadas com a evolução dos estádios de desenvolvimento, as quais se vêem melhor através da evolução

observada na experiência efectuada. Para estimar as probabilidades referidas em (2) há que usar os dados da experiência; o problema é que conforme o dia de calendário da experiência (que dado tratar-se de uma coorte coincide com a idade dos indivíduos) a estimativa varia, pelo que temos de utilizar um estimador ponderado, usando como ponderador uma distribuição dos indivíduos por idades. A questão é saber qual distribuição utilizar dado que a estrutura etária evolui, mas as probabilidades referidas em (2), por natureza estáticas para podermos utilizar este tipo de modelo (e este é um dos seus pressupostos irrealistas), não o devem fazer. Haverá então que "fixar" a distribuição etária, tendo-se naturalmente optado pela distribuição etária estável do modelo I (que se obtém a partir dos dados da experiência), a qual é dada pelo vector próprio dominante  $u_1$  da matriz  $A$ .

A opção pela estrutura etária utilizada deveu-se essencialmente aos seguintes factos: por uma lado, em trabalho de campo, onde tipicamente se usam modelos por estádios de desenvolvimento, admite-se que decorreu tempo suficiente para ter havido convergência da estrutura etária para a distribuição etária estável; por outro, pretendíamos encontrar a estabilidade deste modelo pelo que não seria conveniente estimar a matriz  $C$  numa situação em que o modelo I não estivesse estabilizado, tornando por isso as estimativas menos consistentes.

Apresentamos de seguida de forma detalhada o modo como foram obtidas as estimativas dos parâmetros  $c_{ij}$  da matriz  $C$ .

### *As probabilidades de transição*

Seja  $x$  o tempo de estadia de um indivíduo no estádio  $j$  no início da semana, e sejam:

- $p_{j,x}$  - a probabilidade de um indivíduo ter tempo de estadia  $x$  no estádio  $j$  (sabendo que ele está no estádio  $j$ );
- $p_{ij}$  - a probabilidade de um indivíduo que está no estádio  $j$  transitar, ao fim de uma semana, para o estádio  $i$  (por transitar queremos dizer que, passado uma semana, o indivíduo está vivo e está no estádio  $i$ );
- $p_{ij,x}$  - a probabilidade de um indivíduo que está no estádio  $j$  e tem tempo de estadia  $x$  nesse estádio transitar, ao fim de uma semana, para o estádio  $i$ .

Pelo teorema das probabilidades totais temos então que

$$p_{ij} = \sum_x p_{ij,x} p_{j,x}, \quad (4.2.4)$$

e um estimador de  $p_{ij}$  é

$$\hat{p}_{ij} = \sum_x \hat{p}_{ij,x} \hat{p}_{j,x}, \quad (4.2.5)$$

onde  $\hat{p}_{ij,x}$  e  $\hat{p}_{j,x}$  são estimadores de  $p_{ij,x}$  e  $p_{j,x}$ , respectivamente.

Sejam ainda:

- $n_{j,x|d}$  - o número de indivíduos na experiência feita que no dia  $d$  da experiência (estão nesse dia na classe etária  $d$ ) estão no estádio  $j$  e têm tempo de estadia  $x$  nesse estádio;
- $n_{j,\cdot|d}$  - o número de indivíduos na experiência feita que no dia  $d$  da experiência estão no estádio  $j$ ;
- $n_{\cdot,\cdot|d}$  - o número de indivíduos na experiência feita no dia  $d$  da experiência;
- $n_{ij,x|d}$  - o número de indivíduos da experiência feita que no dia  $d$  estão no estádio  $j$  e têm tempo de estadia  $x$  nesse estádio e que transitam, numa semana, para o estádio  $i$ .

Temos que

$$n_{j,\cdot|d} = \sum_x n_{j,x|d} \quad (4.2.6)$$

e

$$\begin{aligned} n_{\cdot,\cdot|d} &= \sum_j n_{j,\cdot|d} \\ &= \sum_j \sum_x n_{j,x|d}. \end{aligned} \quad (4.2.7)$$

Para estimar  $p_{ij,x}$  utilizámos os resultados da experiência feita. Para cada dia  $d$ ,  $p_{ij,x}$  foi estimada por

$$\hat{p}_{ij,x|d} = \frac{n_{ij,x|d}}{n_{j,x|d}}, \quad (4.2.8)$$

mas como temos vários dias, temos várias estimativas de  $p_{ij,x}$ , uma para cada dia  $d$ .

Para obter uma estimativa única a partir destas estimativas, utilizámos uma média ponderada, onde vamos ponderar a estrutura do dia  $d$  proporcionalmente ao tamanho da amostra que utilizámos para esse dia,  $n_{j,x|d}$ .

Poderíamos ter usado os dados da estrutura da população estável para obter os pesos utilizados na média ponderada, mas como pretendíamos usar unicamente os dados da experiência na estimativa de  $p_{ij,x}$  acabou por ser esta a nossa opção.

Obtemos então o estimador

$$\begin{aligned} \hat{p}_{ij,x} &= \frac{\sum_d \hat{p}_{ij,x|d} n_{j,x|d}}{\sum_d n_{j,x|d}} \\ &= \frac{\sum_d n_{ij,x|d}}{\sum_d n_{j,x|d}}. \end{aligned} \quad (4.2.9)$$

Para estimar  $p_{j,x}$ , tal como afirmámos no início desta secção, utilizámos uma metodologia baseada em admitir que a idade de calendário  $d$  tem distribuição idêntica ao vector de estrutura etária estável  $\mathbf{u}_1$  da matriz  $\mathbf{A}$  do modelo I (ver Tabela 3.V).

Seja  $\mathbf{u} = [u_d]$  com  $d = 1, \dots, 63$ , o vector de estrutura etária estável da matriz  $\mathbf{A}$  do modelo I. Sejam ainda:

- $w_{j,x,d}$  - a probabilidade de, na população estável, um indivíduo ter idade  $d$ , estar no estádio  $j$  e ter tempo de estadia  $x$  nesse estádio;
- $w_{j,*,d}$  - a probabilidade de, na população estável, um indivíduo ter idade  $d$  e estar no estádio  $j$ ;

- $w_{j,x,\bullet}$  - a probabilidade de, na população estável, um indivíduo estar no estádio  $j$  e ter tempo de estadia  $x$  nesse estádio;
- $w_{j,\bullet}$  - a probabilidade de, na população estável, um indivíduo estar no estádio  $j$ ;
- $w_{\bullet,\bullet,d}$  - a probabilidade de, na população estável, um indivíduo ter idade  $d$ .

Temos que

$$w_{j,\bullet,d} = \sum_x w_{j,x,d}, \quad (4.2.10)$$

$$w_{j,x,\bullet} = \sum_d w_{j,x,d} \quad (4.2.11)$$

e

$$\begin{aligned} w_{j,\bullet} &= \sum_x w_{j,x,\bullet} \\ &= \sum_x \sum_d w_{j,x,d}. \end{aligned} \quad (4.2.12)$$

Note-se que  $u_d = \sum_j \sum_x w_{j,x,d} = w_{\bullet,\bullet,d}$ .

Podemos utilizar os seguintes estimadores:

$$\hat{w}_{j,\bullet,d} = u_d \frac{n_{j,\bullet,d}}{n_{\bullet,\bullet,d}}, \quad (4.2.13)$$

$$\hat{w}_{j,x,\bullet} = \sum_d \hat{w}_{j,x,d}, \quad (4.2.14)$$

$$\hat{w}_{j,\bullet} = \sum_x \sum_d \hat{w}_{j,x,d}. \quad (4.2.15)$$

$$\begin{aligned}\hat{W}_{j,x,d} &= \hat{W}_{j,\bullet,d} \frac{n_{j,x|d}}{n_{j,\bullet|d}} \\ &= u_d \frac{n_{j,x|d}}{n_{\bullet,\bullet|d}}.\end{aligned}\quad (4.2.16)$$

Por definição de probabilidade condicional, sabemos que

$$p_{j,x} = \frac{w_{j,x,\bullet}}{w_{j,\bullet,\bullet}}.\quad (4.2.17)$$

Podemos então usar o estimador

$$\hat{p}_{j,x} = \frac{\hat{w}_{j,x,\bullet}}{\hat{w}_{j,\bullet,\bullet}}\quad (4.2.18)$$

donde, atendendo a (4.2.13), (4.2.14), (4.2.15) e (4.2.16), temos

$$\hat{p}_{j,x} = \frac{\sum_d u_d \frac{n_{j,x|d}}{n_{\bullet,\bullet|d}}}{\sum_x \sum_d u_d \frac{n_{j,x|d}}{n_{\bullet,\bullet|d}}}.\quad (4.2.19)$$

De (4.2.5), (4.2.9) e (4.2.19) obtemos por fim

$$\hat{p}_{ij} = \sum_x \frac{\sum_d n_{ij,x|d}}{\sum_d n_{j,x|d}} \frac{\sum_d u_d \frac{n_{j,x|d}}{n_{\bullet,\bullet|d}}}{\sum_x \sum_d u_d \frac{n_{j,x|d}}{n_{\bullet,\bullet|d}}}.\quad (4.2.20)$$

### *As taxas de fertilidade*

Seja  $f_j$  o número médio esperado de ovos postos por um indivíduo no estágio  $j$  numa semana. Como dispúnhamos de informação suficiente sobre a fertilidade das

fêmeas adultas de diferentes idades, tentámos estimar a fertilidade dos adultos e das pupas em função destes dados da amostra e do vector de estrutura etária da população estável  $\mathbf{u}_1$  da matriz  $\mathbf{A}$  do modelo I.

Seja  $o_i$ , com  $i = 0, 1, 2, \dots$ , o número médio observado de ovos postos por fêmea adulta no  $i$ -ésimo dia após acasalamento, que supomos, de acordo com a Tabela 2.IV, ser  $o_i = 0$  para  $i = 0$  e  $i \geq 9$ .

Seja  $x$  o tempo de estadia de um indivíduo no estágio adulto no início da semana. Se  $m$  for o número médio esperado de ovos postos por uma fêmea adulta numa semana, então

$$f_4 = \frac{1}{2} m = \frac{1}{2} \sum_x m_{4,x} p_{4,x}, \quad (4.2.21)$$

onde  $m_{4,x}$  é o número médio esperado de ovos postos por uma fêmea adulta durante uma semana, sabendo que essa fêmea tem idade adulta  $x$  no início da semana.

Temos que

$$\hat{f}_4 = \frac{1}{2} \sum_x \hat{m}_{4,x} \hat{p}_{4,x}, \quad (4.2.22)$$

onde

$$\begin{aligned} \hat{m}_{4,x} &= \sum_{k=1}^7 o_{x-2+k} \\ &= \sum_{i=x-1}^{x+5} o_i, \end{aligned} \quad (4.2.23)$$

e  $\hat{p}_{4,x}$  foi estimada por (4.2.19).

A fertilidade das pupas obtém-se de

$$f_3 = \frac{1}{2} \sum_x m_{3,x} \cdot p_{3,x}, \quad (4.2.24)$$

onde  $m_{3,x}$  é o número médio esperado de ovos "postos" por uma pupa numa semana (i.e., o número médio esperado de ovos que há-de pôr quando chegar a adulto se chegar

durante essa semana), se a pupa tem tempo de estadia  $x$  (idade pupal) no início da semana.

Mas como os indivíduos em estágio pupal só põem ovos após passarem ao estágio adulto, temos que

$$m_{3,x} = \sum_{\ell \leq 7} m_{3,x,\ell} p_{43,x,\ell}, \quad (4.2.25)$$

onde  $m_{3,x,\ell}$  é o número médio esperado de ovos "postos" por uma pupa numa semana, se a pupa tem idade pupal  $x$  no início da semana e passa a adulto em  $\ell$  dias, i.e., é o número médio esperado de ovos postos por um adulto, recém-chegado a adulto, em  $7 - \ell$  dias; e  $p_{43,x,\ell}$  é a probabilidade de uma pupa com idade pupal  $x$  transitar, ao fim de uma semana, para adulto levando precisamente  $\ell$  dias ( $1 \leq \ell \leq 7$ ) a entrar no estágio adulto.

Temos então

$$\hat{f}_3 = \frac{1}{2} \sum_x \left( \sum_{\ell \leq 7} \hat{m}_{3,x,\ell} \cdot \hat{p}_{43,x,\ell} \right) \cdot \hat{p}_{3,x}, \quad (4.2.26)$$

onde  $\hat{p}_{43,x,\ell}$  é a fração de pupas na amostra utilizada na experiência com idade pupal  $x$  no início da semana que, ao fim de uma semana, está no estágio adulto, tendo levado precisamente  $\ell$  dias a entrar nesse estágio (i.e., cujo tempo de vida pupal total foi  $x + \ell - 1$  dias).  $\hat{p}_{3,x}$  foi estimada por (4.2.19), e

$$\hat{m}_{3,x,\ell} = \sum_{i=1}^{7-\ell} o_i. \quad (4.2.27)$$

A matriz de projecção  $C$  obtida é a matriz

$$C = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 31,7787 & 113,9390 \\ 0,7891 & 0,9069 & 0 & 0 \\ 0 & 0,0730 & 0,6206 & 0 \\ 0 & 0 & 0,3583 & 0,2543 \end{bmatrix}. \quad (4.2.28)$$



Não apresentamos intervalos de confiança para os parâmetros deste modelo em virtude da forma complexa como foram obtidos à custa de variáveis cuja distribuição é mal conhecida, uma vez que se baseia em informação de amostras de reduzida dimensão.

#### 4.2.4. Comportamento assintótico

A matriz  $C$  é irredutível e, além disso, tem todas as entradas  $c_{i,i-1} > 0$  e a última fertilidade  $f_4 > 0$ . Como também tem duas classes férteis consecutivas, a matriz é também primitiva. Logo, encontra-se nas condições do teorema de Perron-Frobenius.

O valor próprio dominante de  $C$  é  $\lambda_1 = 2,0221$  e o vector próprio direito associado a  $\lambda_1$  é  $\mathbf{u}_1$ .

$$\mathbf{u}_1 = \begin{bmatrix} 0,57081 \\ 0,40389 \\ 0,02103 \\ 0,04264 \end{bmatrix}. \quad (4.2.29)$$

Se as taxas de sobrevivência e de reprodução se mantivessem constantes, a população em estudo cresceria exponencialmente à taxa  $\lambda_1$  e com uma estrutura proporcional a  $\mathbf{u}_1$ . A taxa instantânea de crescimento seria  $r = \ln \lambda_1 / \Delta = 0,7041/7$  dias  $\approx 0,1006$  indivíduos por indivíduo por dia.

#### 4.2.5. Comportamento transiente

O segundo valor próprio  $\lambda_2$  é complexo e tem valor absoluto  $|\lambda_2| = 1,2758$ , pelo que a taxa de convergência é  $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2| \approx 1,5849$ . Tal facto leva-nos a concluir que a convergência para a estrutura da população estável se processaria mais rapidamente do que nos modelos anteriores, mas também com oscilações.

Realizámos várias simulações projectando a matriz  $C$  por um período de 20 anos a partir de uma população inicial de cem ovos. Para cada valor de  $t$  considerado determinámos o vector de estrutura da população, o que nos permitiu verificar que a estrutura da população estabilizaria até à quarta casa decimal decorridas 26 semanas,

$$y(26) = \begin{bmatrix} 0,57082 \\ 0,40389 \\ 0,02103 \\ 0,00426 \end{bmatrix} \quad (4.2.30)$$

#### 4.2.6. Análise de sensibilidade

A sensibilidade do valor próprio e vector próprio dominantes da matriz  $C$  a alterações dos parâmetros  $c_{ij}$  da matriz, foi analisada de modo idêntico à dos modelos estudados no capítulo 3. Apresentamos a seguir a matriz de sensibilidade  $S = [s_{ij}]$  para o valor próprio dominante da matriz  $C$ .

$$S = \begin{bmatrix} 0,2111 & 0,1494 & \mathbf{0,0078} & \mathbf{0,0016} \\ \mathbf{0,5409} & \mathbf{0,3827} & 0,0199 & 0,004 \\ 8,2649 & \mathbf{5,848} & \mathbf{0,3046} & 0,0617 \\ 13,605 & 9,6267 & \mathbf{0,5014} & \mathbf{0,1016} \end{bmatrix} \quad (4.2.31)$$

Os valores de  $s_{ij}$  a negrito correspondem aos parâmetros não nulos da matriz  $C$ .

Os resultados obtidos permitem-nos afirmar que  $c_{32}$  é o parâmetro a que o valor próprio dominante é mais sensível. Este parâmetro corresponde à transição do estágio larvar para o estágio pupal. Tal como para os modelos anteriores, os parâmetros correspondentes às taxas de fertilidade,  $c_{13}$  e  $c_{14}$ , são, sem dúvida, os parâmetros a que o valor próprio dominante é menos sensível. Na Figura 4.2. podem visualizar-se as sensibilidades obtidas.

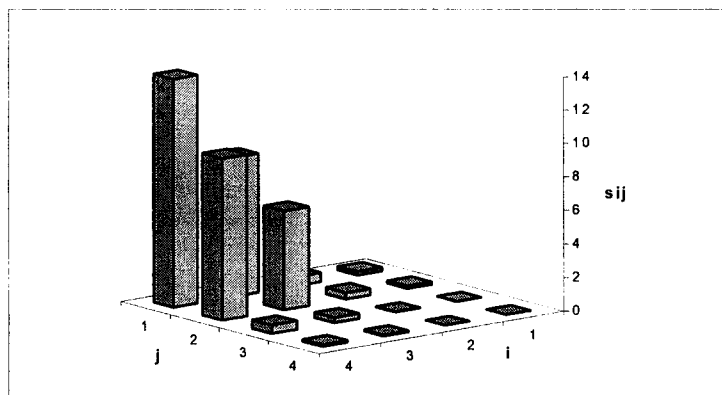


Figura 4.2. - Representação gráfica da matriz de sensibilidade  $S$ .

A sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  de  $u_1$  à alteração de  $c_{ij}$  foi medida através de (3.3.34) para todos os parâmetros não nulos da matriz  $C$ . Os valores de  $s_{ij}^*$  obtidos encontram-se discriminados na Tabela. 4.I.

**Tabela 4.I** - Elementos  $c_{ij}$  da matriz  $C$  sujeitos a alterações de  $c_{ij}$  e correspondentes valores de sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$ .

$c_{ij}$	Sensibilidade $\ s_{ij}^*\ $
$c_{13}$	0,0024
$c_{14}$	0,0005
$c_{21}$	0,2617
$c_{22}$	0,1852
$c_{32}$	1,7447
$c_{33}$	0,0909
$c_{43}$	0,1518
$c_{44}$	0,0308

Da análise da Tabela 4.I verificamos que o parâmetro a que o vector próprio  $u_1$  é mais sensível é o parâmetro  $c_{32}$ , correspondente à transição do estágio larvar para o estágio pupal, sendo os parâmetros correspondentes às taxas de fertilidade  $c_{13}$  e  $c_{14}$ , aqueles a que o valor próprio dominante é menos sensível.

### 4.3. Modelo Construído a Partir da Matriz Infinitesimal de Uma Cadeia de Markov em Tempo Contínuo

Nesta secção iremos construir e analisar um modelo que, à semelhança do abordado na secção anterior, também se apresenta estruturado por estádios de desenvolvimento com variável estado e variável tempo discretas, mas construído a partir da matriz infinitesimal de uma cadeia de Markov em tempo contínuo. Temos como objectivo investigar se com este tipo de modelo, de uma maior simplicidade na estimação de parâmetros, obteríamos resultados suficientemente aproximados dos obtidos anteriormente.

#### 4.3.1. Introdução

Como no modelo anterior, a população foi classificada em quatro estádios de desenvolvimento distintos  $i$ , com  $i = 1, \dots, 4$ , que correspondem às quatro fases do

ciclo de vida de *S. nonagrioides*: ovo, larva, pupa e adulto. O intervalo de projecção seleccionado foi também de sete dias.

Comparativamente com o modelo anterior, a diferença reside na facto de a matriz de projecção ser construída, em parte, a partir da matriz infinitesimal de uma cadeia de Markov homogénea em tempo contínuo, posteriormente discretizada para um período de sete dias. A cadeia de Markov tem espaço de estados finito  $S = \{2,3,4,5\}$  em que cada estado  $i$  com  $i=2,3,4$ , corresponde, respectivamente, ao estágio de larva, de pupa e de adulto, e o estado  $i=5$  corresponde ao estado de morto.

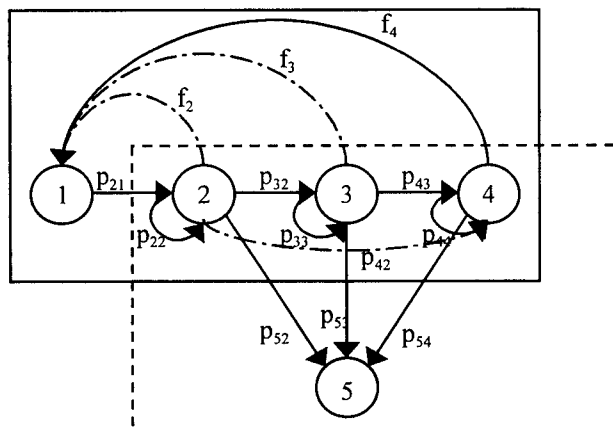
As taxas instantâneas da cadeia de Markov em tempo contínuo são estimadas usando os resultados da experiência feita com a amostra da população em estudo e o princípio da Máxima Verosimilhança. Com base nestas, ao discretizar a cadeia, obtemos as probabilidades de transição da cadeia de Markov em tempo discreto que nos fornece as taxas de transição que são comuns  $(p_{22}, p_{32}, p_{33}, p_{42}, p_{43}, p_{44})$ .

Para estimar  $p_{21}$  usamos a metodologia do modelo anterior. Para estimar  $f_2, f_3$  e  $f_4$ , usamos a experiência de oviposição de 12 fêmeas da população (Tabela 2.IV) e propriedades da cadeia de Markov.

A cadeia de Markov funciona assim como um modelo auxiliar para a estimação de alguns parâmetros do modelo que pretendemos construir, conforme exemplifica a Figura 4.3.

Comparativamente com o modelo anterior, este modelo tem a vantagem de uma maior simplicidade na estimação dos parâmetros e de requerer muito pouca informação. De facto, para estimar os parâmetros deste modelo, a única informação necessária para além da tabela de oviposição é o conhecimento do tempo de vida dos indivíduos em cada estágio e da percentagem de indivíduos que transitaram de um estágio para outro. Tem contudo a desvantagem de termos de considerar transições indirectas que não correspondem à realidade, nomeadamente a transição de larva a adulto e as fertilidades dos estádios larvar e pupal. O modelo anterior já tinha este inconveniente ao permitir que num período de duas semanas as larvas transitassem para o estágio adulto. A grande diferença reside no facto de na experiência feita com a amostra utilizada, as pupas poderem passar de facto no período de uma semana a adultos que, por sua vez, se reproduzem, enquanto que, numa semana, não há na realidade qualquer possibilidade de as larvas passarem a adultos, sendo por isso a respectiva transição e a fertilidade larvar

totalmente irrealistas. Não obstante, admitíamos a possibilidade de os valores dos respectivos parâmetros serem suficientemente pequenos de modo a atenuar essa desvantagem.



**Figura 4.3.** – Gráfico do ciclo de vida da população de *Sesamia nonagrioides* correspondente ao modelo (rectângulo a cheio) e gráfico da cadeia de Markov (rectângulo a tracejado).

O rectângulo a cheio representa o modelo e o correspondente ciclo de vida da população em estudo; o rectângulo a tracejado representa a cadeia de Markov enquanto modelo auxiliar e as transições correspondentes à discretização para um período de sete dias. Os nódulos  $i$ , com  $i=1, \dots, 5$ , representam respectivamente os estádios de ovo, de larva, de pupa, de adulto e o estado de morto. Os estados e as transições comuns encontram-se representados na zona de intersecção dos dois rectângulos; as transições indirectas estão representadas pelas linhas a tracejado.

#### 4.3.2. Cadeias de Markov em tempo contínuo com espaço de estados finito

Seja  $X_t = X_t(\omega)$ ,  $t \geq 0$  (com  $\omega \in \Omega$  e  $(\Omega, A, P)$  espaço de probabilidade) um processo estocástico de Markov homogéneo com conjunto de índices  $I = [0, +\infty[$  e espaço de estados finito  $S = \{0, 1, 2, \dots, n\}$ . Este processo define-se por cadeia de Markov finita em tempo contínuo (TAYLOR & KARLIN, 1994; BILLINGSLEY, 1995; ROSS, 1996; DURRETT, 1999).

Seja

$$p_k(t) = P(X_t=k), \quad t \geq 0, \quad k \in S \quad (4.3.1)$$

a probabilidade de o processo estar no estado  $k$  no instante  $t$ , e seja

$$P_{ji}(t) = [X_{s+t} = j | X_s = i], \quad s, t \geq 0, \quad j, i \in S \quad (4.3.2)$$

a probabilidade de o processo transitar do estado  $i$  para o estado  $j$  no intervalo de tempo  $(s, s+t)$ .

Uma vez que o processo é homogéneo, a probabilidade de transição  $P_{ji}(t)$  não depende de  $s$ , mas apenas da duração do intervalo de tempo  $(s, s+t)$  em que ocorre a transição do estado  $i$  para o estado  $j$ .

$P_{ji}(t)$  e  $p_k(t)$  satisfazem as condições  $p_k(t) \geq 0$  e  $P_{ji}(t) \geq 0$  e ainda

$$\sum_{k \in S} p_k(t) = 1 \quad (4.3.3)$$

e

$$\sum_{j \in S} P_{ji}(t) = 1, \quad \text{para todo o } i \in S. \quad (4.3.4)$$

Podemos organizar estas probabilidades em matrizes

$$\mathbf{p}(t) = \begin{bmatrix} p_0(t) \\ p_1(t) \\ \dots \end{bmatrix} \quad (4.3.5)$$

e

$$\mathbf{P}(t) = \begin{bmatrix} P_{00}(t) & P_{01}(t) & P_{02}(t) & \dots \\ P_{10}(t) & P_{11}(t) & P_{12}(t) & \dots \\ - & - & - & - \end{bmatrix}, \quad (4.3.6)$$

que designaremos, respectivamente, por Matriz de Distribuição de Probabilidade no instante  $t$  e por Matriz de Probabilidade de Transição para um intervalo de tempo de duração  $t$ . Estas matrizes são não negativas e, sendo  $\mathbf{1} = [1 \ 1 \ \dots]$ , temos por (4.3.3) e (4.3.4) que

$$\mathbf{1p}(t) = \mathbf{1} \quad (4.3.7)$$

e

$$\mathbf{1P}(t) = \mathbf{1} . \quad (4.3.8)$$

Pelo teorema das probabilidades totais e pela propriedade de Markov temos ainda as relações de Chapman-Kolmogorov (FELLER, 1968).

$$p_k(t) = \sum_{j \in S} P_{kj}(t-u)p_j(u) \quad (4.3.9)$$

e

$$P_{ji}(t) = \sum_{k \in S} P_{jk}(t-u)P_{ki}(u), \quad (4.3.10)$$

com  $0 \leq u \leq t$  e  $i, j \in S$ , que, em notação matricial, se podem escrever como

$$\mathbf{p}(t) = \mathbf{P}(t-u) \mathbf{p}(u) \quad (4.3.11)$$

e

$$\mathbf{P}(t) = \mathbf{P}(t-u) \mathbf{P}(u). \quad (4.3.12)$$

Em particular, temos que

$$\mathbf{p}(t) = \mathbf{P}(t) \mathbf{p}(0), \quad (4.3.13)$$

pelo que a distribuição de probabilidade em qualquer instante  $t$  se pode obter conhecendo a distribuição inicial  $\mathbf{p}(0)$  e as probabilidades  $\mathbf{P}(t)$  de transição num intervalo de tempo de duração  $t$ .

Se, além disso,

$$\lim_{t \rightarrow 0^+} P_{ji}(t) = \begin{cases} 1, & \text{se } i = j \\ 0, & \text{se } i \neq j \end{cases}, \quad (4.3.14)$$

então  $\mathbf{P}(t)$  é contínua em  $t = 0$  uma vez que, por (4.3.12),  $\mathbf{P}(0) = \mathbf{I}$ . Então, de (4.3.12), segue-se que  $\mathbf{P}(t)$  é contínua para todo o  $t > 0$ .  $\mathbf{P}(t)$  é, além disso, diferenciável (TAYLOR & KARLIN, 1994), pelo que existem as derivadas  $q_{ji} = P'_{ji}(0)$  das probabilidades de transição em  $t = 0$ , que coligimos na matriz infinitesimal ou de velocidades instantâneas de transição

$$\mathbf{Q} = \mathbf{P}'(0). \quad (4.3.15)$$

Temos então, para  $i \neq j$

$$q_{ji} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0^+} \frac{P_{ji}(\Delta t) - P_{ji}(0)}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0^+} \frac{P_{ji}(\Delta t)}{\Delta t} \geq 0, \quad (4.3.16)$$

e para  $i = j$

$$q_{ii} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0^+} \frac{P_{ii}(\Delta t) - P_{ii}(0)}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0^+} \frac{P_{ii}(\Delta t) - 1}{\Delta t} \leq 0, \quad (4.3.17)$$

escrevendo-se então  $q_i = -q_{ii} \geq 0$ . Em cadeias finitas ( $S$  finito), estas derivadas são finitas.

Note-se que, quando  $\Delta t \rightarrow 0^+$ ,

$$P_{ji}(\Delta t) = q_{ji}\Delta t + o(\Delta t), \text{ para } i \neq j \quad (4.3.18)$$

$$P_{ii}(\Delta t) = 1 - q_i\Delta t + o(\Delta t),$$

o que permite interpretar o significado de  $q_{ji}$  e de  $q_i$ .

Começando no estado  $i$ , o tempo de estadia no estado  $i$ ,  $T_i$ , tem distribuição exponencial de parâmetro  $q_i$ , donde

$$E[T_i] = \frac{1}{q_i}. \quad (4.3.19)$$



Terminado o tempo de estadia no estado  $i$ , o processo transitará para outro estado  $j \neq i$  com probabilidade

$$\gamma_{ji} = \frac{q_{ji}}{q_i} . \quad (4.3.20)$$

Para cadeias finitas são válidas as equações de Kolmogorov regressivas

$$P'_{ji}(t) = \sum_{k \in S} P_{jk}(t) q_{ki} , \quad t \geq 0, \quad i, j \in S \quad (4.3.21)$$

que, na forma matricial, assumem o aspecto

$$\mathbf{P}'(t) = \mathbf{Q}\mathbf{P}(t), \quad t \geq 0 . \quad (4.3.22)$$

Admitindo algumas condições suplementares, são também válidas as equações de Kolmogorov progressivas

$$P'_{ji}(t) = \sum_{k \in S} q_{jk} P_{ki}(t) , \quad t \geq 0, \quad i, j \in S \quad (4.3.23)$$

que, na forma matricial, assumem o aspecto

$$\mathbf{P}'(t) = \mathbf{Q} \mathbf{P}(t) , \quad t \geq 0 . \quad (4.3.24)$$

Então, de (4.3.13) e de (4.3.24) vem que

$$\mathbf{p}'(t) = \mathbf{P}'(t) \mathbf{p}(0) = \mathbf{Q} \mathbf{p}(t) , \quad t \geq 0 . \quad (4.3.25)$$

Sendo  $S$  finito, podemos definir a matriz

$$e^{\mathbf{Q}t} = \sum_{n=0}^{+\infty} \frac{1}{n!} (\mathbf{Q}t)^n . \quad (4.3.26)$$

Então a solução da equação (4.3.25) é

$$\mathbf{p}(t) = e^{\mathbf{Q}t} \mathbf{p}(0), \quad (4.3.27)$$

e a solução da equação (4.3.24) é

$$\mathbf{P}(t) = e^{\mathbf{Q}t}, \quad (4.3.28)$$

uma vez que  $\mathbf{P}(0)$  é a matriz identidade.

Sejam  $\lambda_i$ ,  $i = 0, 1, \dots, n$ , com  $\lambda_0 = 0$ , os valores próprios de  $\mathbf{Q}$  e  $\mathbf{u}_i$  e  $\mathbf{v}_i$  os vectores próprios, respectivamente direito e esquerdo, associados aos valores próprios  $\lambda_i$ . Definimos ainda as matrizes

$$\mathbf{U} = [\mathbf{u}_0 \quad \mathbf{u}_1 \quad \dots \quad \mathbf{u}_n],$$

$$\mathbf{V} = \begin{bmatrix} \mathbf{v}_0 \\ \mathbf{v}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{v}_n \end{bmatrix}$$

e

$$\Lambda = \begin{bmatrix} \lambda_0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_1 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n \end{bmatrix}.$$

Se  $\det(\mathbf{U}) \neq 0$ , os vectores próprios formam uma base de  $\mathbb{R}^{n+1}$ . Temos que  $\mathbf{U}^{-1} = \mathbf{V}$  e  $\mathbf{Q} = \mathbf{U} \Lambda \mathbf{U}^{-1}$ , donde

$$\mathbf{P}(t) = e^{\mathbf{Q}t} = \mathbf{U} e^{\Lambda t} \mathbf{U}^{-1} = \mathbf{V}^{-1} e^{\Lambda t} \mathbf{V}. \quad (4.3.29)$$

### 4.3.3. A matriz infinitesimal da cadeia de Markov do modelo auxiliar

Consideremos o espaço de estados finito  $S = \{2, 3, 4, 5\}$ . Por conveniência de notação, numerámos os estados de acordo com os estádios de desenvolvimento da população em estudo, i.e., os estados correspondem respectivamente ao estado de larva, de pupa, de adulto e de morto (ver Figura 4.3.).  $P_{ji}(t)$  designa a probabilidade de, num intervalo de duração  $t$ , o processo transitar do estado  $i$  para o estado  $j$ , isto é, para todo  $s, t \geq 0$  temos que

$$P_{ji}(t) = P[X_{s+t} = j \mid X_s = i] = P[X_t = j \mid X_0 = i]. \quad (4.3.30)$$

Seja  $T_i$ , com  $i = 2, 3, 4$ , o tempo de estadia no estado  $i$ . Valem as seguintes propriedades: (1)  $T_i$  tem distribuição exponencial de parâmetro  $q_i$ , donde  $E[T_i] = 1/q_i$ , e (2) quando sai do estado  $i$ , o processo entra em seguida no estado  $j \neq i$  com probabilidade  $\gamma_{ji} = q_{ji} / q_i$  (ROSS, 1996).

A matriz infinitesimal da cadeia de Markov é, neste caso, a matriz  $\mathbf{Q} = [q_{ji}]$  com  $q_{ii} = -q_i$  e  $q_{ji} = \gamma_{ji} q_i$

### 4.3.4. Estimação dos elementos da matriz infinitesimal da cadeia de Markov do modelo auxiliar

Os elementos da matriz  $\mathbf{Q}$  foram estimados usando os resultados da experiência e o método de estimação da Máxima Verosimilhança (e.g. MOOD *et al.*, 1974; CASELLA & BERGER, 1990; MURTEIRA, 1990; GUIMARÃES & CABRAL, 1997).

Em termos gerais, os estimadores de Máxima Verosimilhança - MV - têm propriedades que os colocam entre os mais adequados, nomeadamente: (1) em geral, são consistentes; (2) embora nem sempre sejam não-enviesados e eficientes, tendem a possuir estas propriedades à medida que as dimensões das amostras crescem; e (3) as suas distribuições são assintoticamente normais (GUIMARÃES & CABRAL, 1997).

Para uma variável  $X$ , com uma distribuição conhecida a menos de  $r$  parâmetros,  $\theta_1, \dots, \theta_r$ , a função de verosimilhança correspondente a uma amostra  $\{x_1, \dots, x_n\}$  é definida por

$$\begin{aligned}
 V &= f_{x_1, \dots, x_n | \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r} (x_1, \dots, x_n) \\
 &= \prod_{n=1}^N f(x_n | \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r),
 \end{aligned}
 \tag{4.3.31}$$

onde  $f(x | \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r)$  é a função densidade de probabilidade, f.d.p., (caso  $X$  seja uma variável aleatória contínua) ou a função de probabilidade (caso  $X$  seja uma variável aleatória discreta) de  $X$  quando os parâmetros têm os valores  $\theta_1, \dots, \theta_r$ .

As estimativas MV dos parâmetros  $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r$  são os valores dos parâmetros que maximizam a função de verosimilhança.

Admitindo que a função de verosimilhança é diferenciável, as estimativas MV podem ser obtidas resolvendo o sistema de equações definido por

$$\frac{\partial V}{\partial \theta_i} = 0 \quad (i=1, \dots, r),
 \tag{4.3.32}$$

e verificando em seguida se se trata de um máximo local.

Na prática, em vez de se recorrer directamente à função de verosimilhança  $V(\theta_1, \dots, \theta_r)$ , maximiza-se a transformada logarítmica desta função

$$L = \ln[V(\theta_1, \dots, \theta_r)].
 \tag{4.3.33}$$

Dado que as funções  $V$  e  $L$  têm pontos estacionários comuns, este procedimento conduz aos mesmos resultados.

Os estimadores MV gozam das propriedades seguintes:

Seja  $H$  um parâmetro que seja função de  $r$  parâmetros  $\theta_1, \dots, \theta_r$ , i.e.,

$H = g(\theta_1, \dots, \theta_r)$ . Seja  $V$  a matriz de variância-covariância de  $\hat{\theta} = [\hat{\theta}_1 \dots \hat{\theta}_r]^T$ .

Então (e.g. CASELLA & BERGER, 1990; STUART *et al.*, 1999),

$$\hat{H} = g(\hat{\theta}_1, \dots, \hat{\theta}_r) \approx g(\theta_1, \dots, \theta_r) + (\hat{\theta} - \theta)^T \left( \frac{\partial g}{\partial \hat{\theta}} \Big|_{\hat{\theta}=\theta} \right).
 \tag{4.3.34}$$

$\hat{H}$  segue uma distribuição aproximadamente normal de valor esperado

$$E[\hat{H}] = E[g(\hat{\theta}_1, \dots, \hat{\theta}_r)] \approx g(\theta_1, \dots, \theta_r), \quad (4.3.35)$$

e variância

$$\begin{aligned} \text{VAR}[\hat{H}] &= \text{VAR}[g(\hat{\theta}_1, \dots, \hat{\theta}_r)] \\ &\approx \left( \frac{\partial g}{\partial \hat{\theta}} \Big|_{\hat{\theta}=\theta} \right)^T \mathbf{V} \left( \frac{\partial g}{\partial \hat{\theta}} \Big|_{\hat{\theta}=\theta} \right). \end{aligned} \quad (4.3.36)$$

De (4.3.20) temos que  $q_{ji} = \gamma_{ji}q_i$  se  $j \neq i$  pelo que podemos usar o estimador

$$\hat{q}_{ji} = \hat{\gamma}_{ji}\hat{q}_i. \quad (4.3.37)$$

Note-se contudo que, uma vez que só há transições de cada estágio  $i$  para estádios  $j > i$ , temos que  $\gamma_{ji} = 0$  se  $j < i$ , i.e.,  $\gamma_{23} = \gamma_{24} = \gamma_{34} = \gamma_{25} = \gamma_{35} = \gamma_{45} = 0$  e, por conseguinte,  $q_{23} = q_{24} = q_{34} = q_{25} = q_{35} = q_{45} = 0$ . Daqui resulta  $\gamma_{54} = 1$ ,  $q_{54} = q_4$  e  $\hat{q}_{54} = \hat{q}_4$ . Como não há transição directa do estágio larvar para o estágio adulto, vem  $\gamma_{42} = 0$ , pelo que  $q_{42} = 0$  e  $\gamma_{52} = 1 - \gamma_{32}$ ,  $\hat{\gamma}_{52} = 1 - \hat{\gamma}_{32}$ ,  $q_{52} = q_2 - q_{32}$ ,  $\hat{q}_{52} = \hat{q}_2 - \hat{q}_{32} = \hat{q}_2(1 - \hat{\gamma}_{32})$ .

Por outro lado, uma vez que na amostra considerada não há mortalidade no estágio pupal, temos que, uma estimativa de  $\gamma_{53}$  é  $\hat{\gamma}_{53} = 0$ , pelo que obtemos  $\hat{q}_{53} = 0$ ,  $\hat{\gamma}_{43} = 1$  e  $\hat{q}_{43} = \hat{q}_3$ .

A matriz  $\mathbf{Q}$  a estimar é então a matriz

$$\hat{\mathbf{Q}} = \begin{bmatrix} -\hat{q}_2 & 0 & 0 & 0 \\ \hat{q}_{32} = \hat{\gamma}_{32}\hat{q}_2 & -\hat{q}_3 & 0 & 0 \\ 0 & \hat{q}_{43} = \hat{q}_3 & -\hat{q}_4 & 0 \\ \hat{q}_{52} = \hat{q}_2(1 - \hat{\gamma}_{32}) & \hat{q}_{53} = 0 & \hat{q}_{54} = \hat{q}_4 & 0 \end{bmatrix}. \quad (4.3.38)$$

Verificamos assim que basta encontrar os estimadores MV de  $q_2$ ,  $q_3$ ,  $q_4$  e  $\gamma_{32}$  para obter os restantes. Note-se ainda que o verdadeiro valor de  $q_{53}$  poderia não ser

zero mas, para estimar aproximadamente a variância de  $\hat{q}_{53}$ , seria necessário conhecer a variância do estimador  $\hat{\gamma}_{53}$  da probabilidade  $\gamma_{53}$ . Tal não é, contudo, possível, uma vez que a aproximação assintótica da binomial pela normal daria a estimativa da variância nula. Assim, uma vez que não conhecemos a variância, vamos aplicar o método no pressuposto de que conhecemos o verdadeiro valor de  $q_{53}$  e de que esse valor é zero, o que tem como consequência intervalos de confiança aproximados mais curtos para os restantes parâmetros do que na realidade deveriam ser.

### *Estimadores MV para $q_i$*

Naturalmente  $q_5 = 0$ .

Seja  $N_i$  o número de indivíduos no estádio  $i$  com  $i = 2, 3, 4$ , respectivamente, larvas, pupas e adultos na amostra considerada, e seja  $T_{i,k}$  com  $k = 1, \dots, N_i$  o tempo de estadia de cada indivíduo  $k$  no estádio  $i$ . Seja ainda  $\bar{T} = \left( \sum_{k=1}^{N_i} T_{i,k} \right) / N_i$ , o tempo de estadia médio no estádio  $i$  dos indivíduos na amostra da população em estudo.

Supomos que as variáveis  $T_{i,k}$  ( $i = 2, 3, 4; k = 1, \dots, N_i$ ) são independentes. Supomos ainda que as variáveis  $T_{i,k}$  ( $k = 1, \dots, N_i$ ) são identicamente distribuídas e seguem uma distribuição exponencial de parâmetro  $q_i = \frac{1}{E[T_i]}$ .

O estimador MV para  $q_i$  obtido é

$$\hat{q}_i = \frac{1}{\bar{T}_i}. \quad (4.3.39)$$

Este estimador segue assintoticamente uma distribuição Normal de valor esperado  $q_i$  e variância  $q_i^2 / N_i$ . Esta variância pode ser estimada por  $\hat{q}_i^2 / N_i$ .

Temos então que o estimador MV de  $q_{ii}$  é

$$\hat{q}_{ii} = -\hat{q}_i. \quad (4.3.40)$$

*Estimador MV para  $q_{32}$* 

Seja  $\gamma = \gamma_{32} = \frac{q_{32}}{q_2}$ . De (4.3.20) temos que

$$q_{32} = q_2 \gamma = g(q_2, \gamma). \quad (4.3.41)$$

Começamos assim por determinar o estimador MV para  $\gamma$ .

Seja  $N_2$  o número de indivíduos na amostra considerada no estado  $i = 2$ , i.e., no estágio larvar, e seja  $X$  o número de indivíduos no estágio  $i = 2$  na amostra considerada que transitou para o estágio  $i = 3$ , i.e., para o estágio pupal.  $X$  segue uma distribuição Binomial BIN ( $N, p$ ) de parâmetros  $N = N_2$  e  $p = \gamma$ . O estimador MV obtido para  $\gamma$  é

$$\hat{\gamma} = \frac{X}{N_2}. \quad (4.3.42)$$

O estimador  $\hat{\gamma}$  segue assintoticamente uma distribuição Normal de valor esperado  $\gamma$  e de variância  $\text{VAR}(\gamma) = \frac{\gamma(1-\gamma)}{N_2}$ . Esta variância pode ser estimada por  $\hat{\gamma}(1-\hat{\gamma})/N_2$ .

Pelas propriedades dos estimadores MV temos que, por (4.3.34), o estimador MV para  $q_{32}$  é

$$\hat{q}_{32} = \hat{q}_2 \hat{\gamma}, \quad (4.3.43)$$

e, por (4.3.35) e (4.3.36), e pelo facto de  $\hat{q}_2$  e  $\hat{\gamma}$  serem independentes, temos que  $\hat{q}_{32}$  segue assintoticamente uma distribuição Normal de valor esperado  $q_{32} = q_2 \gamma$  e variância  $\text{VAR}(\hat{q}_{32}) \approx \gamma^2 \text{VAR}(\hat{q}_2) + q_2^2 \text{VAR}(\hat{\gamma})$ .

*Estimador MV para  $q_{52}$* 

Temos que  $q_{52} = q_2 - q_{32} = q_2 (1 - \gamma) = g(q_2, \gamma)$ , pelo que, pelas propriedades dos estimadores MV, temos que o estimador MV para  $q_{52}$  é

$$\hat{q}_{52} = \hat{q}_2 (1 - \hat{\gamma}) . \quad (4.3.44)$$

Este estimador segue assintoticamente uma distribuição Normal de valor esperado  $q_{52} = q_2(1-\gamma)$  e variância  $\text{VAR}(\hat{q}_{52}) \approx (1-\gamma)^2 \text{VAR}(\hat{q}_2) + q_2^2 \text{VAR}(\hat{\gamma})$ .

As estimativas MV e os respectivos intervalos de confiança obtidos para os elementos da matriz infinitesimal da cadeia de Markov, encontram-se discriminados na Tabela 4.II.

**Tabela 4.II** - Estimativas MV dos parâmetros e intervalos de confiança.

Parâmetro	Estimativa do parâmetro	Estimativa da variância	Estimativa do desvio padrão	Intervalo de confiança aproximado
$q_2$	0,0374	2,02E-05	0,0045	[0,0286;0,0462]
$q_3$	0,0755	8,77E-05	0,0094	[0,0571;0,0938]
$q_4$	0,1233	2,34E-04	0,0153	[0,0934;0,1533]
$q_{32}$	0,0352	1,91E-05	0,0044	[0,0267;0,0438]
$q_{52}$	0,0022	1,17E-06	0,0011	[4,33E-5;0,0043]

A matriz infinitesimal da cadeia de Markov é, neste caso, estimada por

$$\hat{Q} = \begin{bmatrix} -0,0374 & 0 & 0 & 0 \\ 0,0352 & -0,0755 & 0 & 0 \\ 0 & 0,0755 & -0,1233 & 0 \\ 0,0022 & 0 & 0,1233 & 0 \end{bmatrix} . \quad (4.3.45)$$

#### 4.3.5. A matriz de probabilidades de transição da cadeia de Markov

A matriz de probabilidades de transição obtida por aplicação de (4.3.29) é a matriz



$$\mathbf{P}(t) = \begin{bmatrix} P_{22}(t) & 0 & 0 & 0 \\ P_{32}(t) & P_{33}(t) & 0 & 0 \\ P_{42}(t) & P_{43}(t) & P_{44}(t) & 0 \\ P_{52}(t) & P_{53}(t) & P_{54}(t) & P_{55}(t) \end{bmatrix}. \quad (4.3.46)$$

Daí resulta, substituindo já os valores pelos seus estimadores, que

$$\hat{P}_{ii}(t) = e^{-\hat{q}_i t}, \quad i = 2, 3, 4, 5, \quad (4.3.47)$$

$$\hat{P}_{32}(t) = \frac{\hat{q}_{32}}{\hat{q}_3 - \hat{q}_2} (e^{-\hat{q}_2 t} - e^{-\hat{q}_3 t}), \quad (4.3.48)$$

$$\hat{P}_{42}(t) = \frac{\hat{q}_3 \hat{q}_{32}}{\hat{q}_4 - \hat{q}_3} \left[ \frac{1}{\hat{q}_3 - \hat{q}_2} (e^{-\hat{q}_2 t} - e^{-\hat{q}_3 t}) + \frac{1}{\hat{q}_4 - \hat{q}_2} (e^{-\hat{q}_4 t} - e^{-\hat{q}_2 t}) \right], \quad (4.3.49)$$

$$\hat{P}_{43}(t) = \frac{\hat{q}_3}{\hat{q}_4 - \hat{q}_3} (e^{-\hat{q}_3 t} - e^{-\hat{q}_4 t}), \quad (4.3.50)$$

$$\hat{P}_{52}(t) = 1 - e^{-\hat{q}_2 t} - \hat{P}_{32}(t) - \hat{P}_{42}(t), \quad (4.3.51)$$

$$\hat{P}_{53}(t) = 1 - e^{-\hat{q}_3 t} - \hat{P}_{43}(t), \quad (4.3.52)$$

$$\hat{P}_{54}(t) = 1 - e^{-\hat{q}_4 t}. \quad (4.3.53)$$

As taxas de transição que pretendemos, i.e., as taxas de transição comuns a ambos os modelos, obtêm-se ao discretizar a cadeia de Markov para um intervalo de sete dias. A matriz de probabilidades de transição da cadeia de Markov discreta a sete dias é estimada por

$$\hat{\mathbf{P}}(7) = \begin{bmatrix} 0,7698 & 0 & 0 & 0 \\ 0,1665 & 0,5895 & 0 & 0 \\ 0,0378 & 0,2647 & 0,4217 & 0 \\ 0,0259 & 0,1458 & 0,5783 & 1 \end{bmatrix}. \quad (4.3.54)$$

As probabilidades de transição desta matriz, excluídas a última linha e a última coluna correspondentes ao estado de morto, são as probabilidades de transição comuns a ambos os modelos.

#### 4.3.6. O modelo

Designemos a variável estado discreta por  $i$ ,  $i = 1, \dots, 4$  e a variável tempo discreta por  $t = 0, 1, 2, \dots$ . O intervalo de projecção  $(t, t+1)$  seleccionado corresponde a uma semana.

Seja  $n_i(t)$ , com  $i = 1, \dots, 4$ , o número de indivíduos que pertencem ao estágio de desenvolvimento  $i$  no instante  $t$ . O modelo pode ser descrito pela equação

$$n(t+1) = \mathbf{D} n(t), \quad (4.3.55)$$

onde  $n(t) = [n_i(t)]$  é o vector de abundâncias por estádios de desenvolvimento e  $\mathbf{D} = [d_{ij}]$  a matriz de projecção com

$$d_{ij} = \begin{cases} f_j, & i = 1, j = 2, 3, 4 \\ p_{ij}, & i, j = 2, 3, 4 \text{ ou } i = 2, j = 1 \\ 0 & \text{nos restantes casos,} \end{cases} \quad (4.3.56)$$

onde  $f_j$  representa a fertilidade do estágio  $j$  durante uma semana.

A matriz  $\mathbf{D}$  é a matriz

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} 0 & f_2 & f_3 & f_4 \\ p_{21} & p_{22} & 0 & 0 \\ 0 & p_{32} & p_{33} & 0 \\ 0 & p_{42} & p_{43} & p_{44} \end{bmatrix}. \quad (4.3.57)$$

### 4.3.7. Estimação dos parâmetros do modelo

#### *As probabilidades de transição*

As probabilidades de transição  $p_{ij}$  com  $i, j = 2, 3, 4$  são as correspondentes probabilidades estimadas para a cadeia de Markov discreta a sete dias, ou seja

$$p_{ij} = P_{ij}(7), \quad i, j = 2, 3, 4 \quad (4.3.58)$$

O elemento  $d_{21}$ , correspondente à probabilidade de transição numa semana de ovo a larva,  $p_{21}$ , foi estimado de forma idêntica ao modelo anterior.

#### *As taxas de fertilidade*

As fertilidades  $f_2, f_3$  e  $f_4$ , foram estimadas através da experiência de oviposição de 12 fêmeas da população em estudo (Tabela 2.IV) e de propriedades da cadeia de Markov.

O número de ovos postos pelas fêmeas adultas desta população varia com a sua idade adulta. No entanto, como o modelo que pretendemos construir é um modelo baseado numa cadeia de Markov, não consideramos a idade das fêmeas. Assim, pressupondo a igualdade de todas as fêmeas, admitimos uma taxa média de oviposição  $c$  para os indivíduos adultos e, a partir desta taxa, estimámos as fertilidades utilizando as propriedades da cadeia de Markov.

Seja  $f_j$  o número médio esperado de ovos postos por um indivíduo no estágio  $j$  numa semana. O número médio esperado de ovos postos por um indivíduo adulto em  $t$  dias é

$$m_4(t) = \int_0^t c e^{-q_4 s} ds, \quad (4.3.59)$$

e o número médio esperado de ovos postos por um indivíduo adulto numa semana é

$$f_4 = \int_0^7 c e^{-q_4 t} dt, \quad (4.3.60)$$

sendo  $c$  a taxa instantânea de oviposição de um adulto, suposta constante. Esta taxa média de oviposição  $c$  foi estimada a partir da tabela de oviposição (Tabela 2.IV) através da metade da média das observações do número de ovos postos por cada uma das fêmeas da experiência em cada um dos dias da sua vida adulta. A estimativa da taxa média de oviposição por indivíduo adulto por dia obtida é  $\hat{c} = 21,70$ . Logo, obtemos os estimadores

$$\hat{m}_4(t) = \frac{\hat{c}}{\hat{q}_4} (1 - e^{-\hat{q}_4 t}), \quad (4.3.61)$$

e

$$\hat{f}_4 = \frac{\hat{c}}{\hat{q}_4} (1 - e^{-7\hat{q}_4}). \quad (4.3.62)$$

Seja  $T_i$  com  $i = 2, 3$ , o tempo de vida de um indivíduo no estágio  $i$  (larvar ou pupal).  $T_i$  segue uma distribuição exponencial de parâmetro  $q_i = -q_{ii}$  e as pupas passam obrigatoriamente a adultos com probabilidade 1. Ignorou-se, portanto, a possibilidade de uma pupa morrer antes de passar a adulto.

Seja  $f_{T_i}(t) = q_i e^{-q_i t}$  a função de densidade de probabilidade da distribuição do tempo de vida  $T_i$ . O número médio esperado de ovos “postos” por uma pupa numa semana,  $f_3$ , é

$$f_3 = \int_0^7 f_{T_3}(t) \cdot m_4(7-t) dt. \quad (4.3.63)$$

Temos então que



$$\begin{aligned}
 f_3 &= \int_0^7 q_3 e^{-q_3 t} \frac{c}{q_4} [1 - e^{-q_4(7-t)}] dt \\
 &= \frac{cq_3}{q_4} \left( \frac{1 - e^{-7q_3}}{q_3} + \frac{e^{-7q_4} - e^{-7q_3}}{q_4 - q_3} \right), \tag{4.3.64}
 \end{aligned}$$

donde

$$\hat{f}_3 = \frac{\hat{c}\hat{q}_3}{\hat{q}_4} \left( \frac{1 - e^{-7\hat{q}_3}}{\hat{q}_3} + \frac{e^{-7\hat{q}_4} - e^{-7\hat{q}_3}}{\hat{q}_4 - \hat{q}_3} \right). \tag{4.3.65}$$

Analogamente, o número médio esperado de ovos "postos" por uma larva numa semana,  $f_2$ , é

$$f_2 = \int_0^7 f_{T_2}(t) \gamma_{32} \left( \int_0^{7-t} f_{T_3}(s) m_4(7-t-s) ds \right) dt, \tag{4.3.66}$$

ou seja,

$$\begin{aligned}
 f_2 &= \frac{cq_3 q_{32}}{q_4} \left[ \frac{1 - e^{-7q_2}}{q_3 q_2} + \frac{e^{-7q_3} - e^{-7q_2}}{q_3(q_3 - q_2)} + \frac{e^{-7q_2} - e^{-7q_4}}{(q_4 - q_3)(q_4 - q_2)} \right. \\
 &\quad \left. - \frac{e^{-7q_2} - e^{-7q_3}}{(q_4 - q_3)(q_3 - q_2)} \right]. \tag{4.3.67}
 \end{aligned}$$

Logo, obtemos o estimador

$$\begin{aligned}
 \hat{f}_2 &= \frac{\hat{c}\hat{q}_3 \hat{q}_{32}}{\hat{q}_4} \left[ \frac{1 - e^{-7\hat{q}_2}}{\hat{q}_3 \hat{q}_2} + \frac{e^{-7\hat{q}_3} - e^{-7\hat{q}_2}}{\hat{q}_3(\hat{q}_3 - \hat{q}_2)} + \frac{e^{-7\hat{q}_2} - e^{-7\hat{q}_4}}{(\hat{q}_4 - \hat{q}_3)(\hat{q}_4 - \hat{q}_2)} \right. \\
 &\quad \left. - \frac{e^{-7\hat{q}_2} - e^{-7\hat{q}_3}}{(\hat{q}_4 - \hat{q}_3)(\hat{q}_3 - \hat{q}_2)} \right]. \tag{4.3.68}
 \end{aligned}$$

A matriz de projecção  $\mathbf{D}$  é estimada pela matriz

$$\hat{\mathbf{D}} = \begin{bmatrix} 0 & 2,2038 & 25,6482 & 101,7564 \\ 0,7891 & 0,7698 & 0 & 0 \\ 0 & 0,1665 & 0,5895 & 0 \\ 0 & 0,0378 & 0,2647 & 0,4217 \end{bmatrix}. \quad (4.3.69)$$

#### 4.3.8. Estimadores MV e intervalos de confiança para os parâmetros do modelo

De (4.3.47) temos que

$$d_{ii} = P_{ii}(7) = e^{-7q_i}, \quad i = 2, 3, 4. \quad (4.3.70)$$

Então, pelas propriedades dos estimadores MV, temos que o estimador MV destes elementos da matriz  $\mathbf{D}$  é  $\hat{d}_{ii} = e^{-7\hat{q}_i}$  ( $i = 2, 3, 4$ ), de valor esperado  $d_{ii} = e^{-7q_i}$  e variância aproximada  $(7d_{ii})^2 \text{VAR}(\hat{q}_i) \approx (7\hat{d}_{ii})^2 \text{VAR}(\hat{q}_i)$ .

De (4.3.48), (4.3.49) e (4.3.50) temos que, sendo  $\hat{q}_{32} = \hat{q}_2 \hat{\gamma}$ ,

$$\hat{d}_{32} = \hat{P}_{32}(7) = \frac{\hat{q}_2 \hat{\gamma}}{\hat{q}_3 - \hat{q}_2} (e^{-7\hat{q}_2} - e^{-7\hat{q}_3}) = g_1(\hat{q}_2, \hat{q}_3, \hat{\gamma}), \quad (4.3.71)$$

$$\begin{aligned} \hat{d}_{42} &= \hat{P}_{42}(7) = \frac{\hat{q}_3 \hat{q}_2 \hat{\gamma}}{\hat{q}_4 - \hat{q}_3} \left[ \frac{1}{\hat{q}_3 - \hat{q}_2} (e^{-7\hat{q}_2} - e^{-7\hat{q}_3}) + \frac{1}{\hat{q}_4 - \hat{q}_2} (e^{-7\hat{q}_4} - e^{-7\hat{q}_2}) \right] \\ &= g_2(\hat{q}_2, \hat{q}_3, \hat{q}_4, \hat{\gamma}), \end{aligned} \quad (4.3.72)$$

e

$$\hat{d}_{43} = \hat{P}_{43}(7) = \frac{\hat{q}_3}{\hat{q}_4 - \hat{q}_3} (e^{-7\hat{q}_3} - e^{-7\hat{q}_4}) = g_3(\hat{q}_3, \hat{q}_4) . \quad (4.3.73)$$

Estes estimadores seguem assintoticamente uma distribuição Normal de valores esperados, respectivamente,  $E[\hat{d}_{32}] \approx d_{32}$ ,  $E[\hat{d}_{42}] \approx d_{42}$  e  $E[\hat{d}_{43}] \approx d_{43}$ , e variâncias, respectivamente,

$$\begin{aligned} \text{VAR}[\hat{d}_{32}] \approx & \gamma^2 \left\{ \left[ \frac{q_3}{(q_3 - q_2)^2} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) - 7 \frac{q_2}{q_3 - q_2} e^{-7q_2} \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_2) + \right. \\ & \left. + \left[ \frac{7q_2}{q_3 - q_2} e^{-7q_3} - \frac{q_2}{(q_3 - q_2)^2} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_3) \right\} + \\ & + \left[ \frac{q_2}{q_3 - q_2} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) \right]^2 \text{VAR}(\hat{\gamma}), \end{aligned} \quad (4.3.74)$$

$$\begin{aligned} \text{VAR}[\hat{d}_{42}] \approx & \frac{1}{(q_4 - q_3)^2} \left\{ \gamma^2 q_3^2 \left[ \frac{q_3}{(q_3 - q_2)^2} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) + \frac{q_4}{(q_4 - q_2)^2} (e^{-7q_4} - e^{-7q_2}) \right] + \right. \\ & + \frac{7q_2(q_3 - q_4)}{(q_3 - q_2)(q_4 - q_2)} e^{-7q_2} \left. \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_2) + \gamma^2 q_2^2 \left[ \frac{q_3^2 - q_2q_4}{(q_4 - q_3)(q_3 - q_2)^2} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) + \right. \\ & + \frac{q_4}{(q_4 - q_2)(q_4 - q_3)} (e^{-7q_4} - e^{-7q_2}) + \frac{7q_3}{q_3 - q_2} e^{-7q_3} \left. \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_3) + \\ & + \gamma^2 q_2^2 q_3^2 \left[ \frac{1}{(q_3 - q_2)(q_4 - q_3)} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) + \frac{2q_4 - q_3 - q_2}{(q_4 - q_2)^2(q_4 - q_3)} (e^{-7q_4} - e^{-7q_2}) + \right. \\ & + \frac{7}{q_4 - q_2} e^{-7q_3} \left. \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_4) + q_2^2 q_3^2 \left[ \frac{1}{q_3 - q_2} (e^{-7q_2} - e^{-7q_3}) + \right. \\ & \left. + \frac{1}{q_4 - q_2} (e^{-7q_4} - e^{-7q_2}) \right]^2 \text{VAR}(\hat{\gamma}) \left. \right\}, \end{aligned} \quad (4.3.75)$$

$$\begin{aligned} \text{VAR}[\hat{d}_{43}] &\approx \frac{1}{(q_4 - q_3)^2} \left\{ \left[ \frac{q_4}{q_4 - q_3} (e^{-7q_3} - e^{-7q_4}) - 7q_3 e^{-7q_3} \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_3) + \right. \\ &\left. + q_3^2 \left[ \frac{1}{q_4 - q_3} (e^{-7q_3} - e^{-7q_4}) - 7e^{-7q_4} \right]^2 \text{VAR}(\hat{q}_4) \right\} \end{aligned} \quad (4.3.76)$$

Como não conhecemos os valores de  $q_2, q_3, q_4$  e  $\gamma$ , podemos aproximá-los por  $\hat{q}_2, \hat{q}_3, \hat{q}_4$  e  $\hat{\gamma}$ , e obter aproximações para as variâncias indicadas em (4.3.74), (4.3.75) e (4.3.76).

Não apresentamos estimadores MV e intervalos de confiança para as taxas de fertilidade e para o parâmetro  $d_{21}$ , por razões idênticas às expostas, respectivamente, em 3.3.6. e 4.2. Apresentamos na Tabela 4.III as estimativas MV e os respectivos intervalos de confiança para os elementos da matriz  $\mathbf{D}$  estimados.

**Tabela 4.III** - Estimativas MV e intervalos de confiança dos parâmetros da matriz  $\mathbf{D}$ .

parâmetro	estimativa do parâmetro	estimativa da variância	estimativa do desvio padrão	intervalo de confiança aproximado
$d_{22}$	0,7698	0,0006	0,0242	[0,7223;0,8173]
$d_{33}$	0,5895	0,0015	0,0386	[0,5138;0,6653]
$d_{44}$	0,4217	0,0020	0,0452	[0,3332;0,5103]
$d_{32}$	0,1665	3,52E-04	0,0187	[0,1298;0,2033]
$d_{42}$	0,0378	3,48E-05	0,0059	[0,0263;0,0494]
$d_{43}$	0,2647	7,40E-04	0,0272	[0,2114;0,3180]

#### 4.3.9. Comportamento assintótico

A matriz  $\mathbf{D}$  tem todas as entradas  $d_{i,i-1} > 0$  e a última fertilidade  $f_4 > 0$ , sendo portanto irredutível; além disso é também primitiva, uma vez que tem duas classes férteis consecutivas. Então  $\mathbf{D}$  está nas condições do teorema de Perron- Frobenius.

O valor próprio dominante de  $\mathbf{D}$  é  $\lambda_1 = 2,7291$  e o vector próprio direito associado a  $\lambda_1$  é o seguinte



$$\mathbf{u}_1 = \begin{bmatrix} 0,69239 \\ 0,27885 \\ 0,02170 \\ 0,00706 \end{bmatrix}, \quad (4.3.77)$$

pelo que, se as taxas de sobrevivência e de reprodução se mantivessem constantes, a população em estudo cresceria exponencialmente à taxa  $\lambda_1$  e com uma estrutura proporcional a  $\mathbf{u}_1$ . A taxa instantânea de crescimento seria  $r = \ln \lambda_1 / 7 \text{ dias} \approx 0,1434$  indivíduos por indivíduo por dia.

#### 4.3.10. Comportamento transiente

O segundo valor próprio é complexo e tem valor absoluto  $|\lambda_2| = 1,3228$ , pelo que a taxa de convergência é  $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2| \approx 2,0631$ . Este facto, leva-nos a concluir que a convergência para a estrutura da população estável se processaria mais rapidamente do que no modelo anterior, mas também com oscilações, uma vez que  $\lambda_2$  é complexo.

Efectuámos ainda várias simulações projectando a matriz  $\mathbf{D}$  por um período de 20 anos a partir de uma população inicial de 100 ovos. Para cada valor de  $t$  considerado determinámos o vector de estrutura da população, o que nos permitiu verificar que a estrutura da população estável seria atingida decorridas aproximadamente 15 semanas (com estabilidade em quatro casas decimais),

$$\mathbf{y}(15) = \begin{bmatrix} 0,69238 \\ 0,27886 \\ 0,02171 \\ 0,00706 \end{bmatrix}. \quad (4.3.78)$$

#### 4.3.11. Análise de sensibilidade

A sensibilidade  $s_{ij}$  de  $\lambda_1$  à alteração de  $d_{ij}$  foi medida através da equação (3.2.28). Apresentamos a seguir a matriz de sensibilidade  $\mathbf{S} = [s_{ij}]$  para o valor próprio dominante da matriz  $\mathbf{D}$ . Os valores de  $s_{ij}$  a negrito correspondem aos parâmetros não nulos da matriz  $\mathbf{D}$ .

$$S = \begin{bmatrix} 0,2950 & \mathbf{0,1188} & \mathbf{0,0092} & \mathbf{0,0030} \\ \mathbf{1,0204} & \mathbf{0,4110} & 0,0320 & 0,0104 \\ 5,1467 & \mathbf{2,0727} & \mathbf{0,1613} & 0,0525 \\ 13,0115 & \mathbf{5,2401} & \mathbf{0,4079} & \mathbf{0,1327} \end{bmatrix}. \quad (4.3.79)$$

Os resultados obtidos permitem-nos afirmar que  $d_{42}$  é o parâmetro a que o valor próprio dominante é mais sensível. Este parâmetro corresponde à transição do estágio larvar para o estágio adulto e, de acordo com a amostra da população utilizada, deveria ser nulo. Tal não sucede, porém, devido ao facto de este modelo ter sido construído com base numa cadeia de Markov em tempo contínuo. O outro parâmetro a que o valor próprio dominante também é muito sensível é o parâmetro  $d_{32}$ , correspondente à transição do estágio larvar para o estágio pupal, o que já se verificara no modelo descrito em 4.2. Tal como para todos os modelos anteriores, os parâmetros correspondentes às taxas de fertilidade,  $d_{12}$ ,  $d_{13}$  e  $d_{14}$ , são os parâmetros a que o valor próprio dominante é menos sensível, sendo no entanto mais sensível à fertilidade larvar do que às restantes. Na Figura 4.4. podem observar-se as sensibilidades referidas.

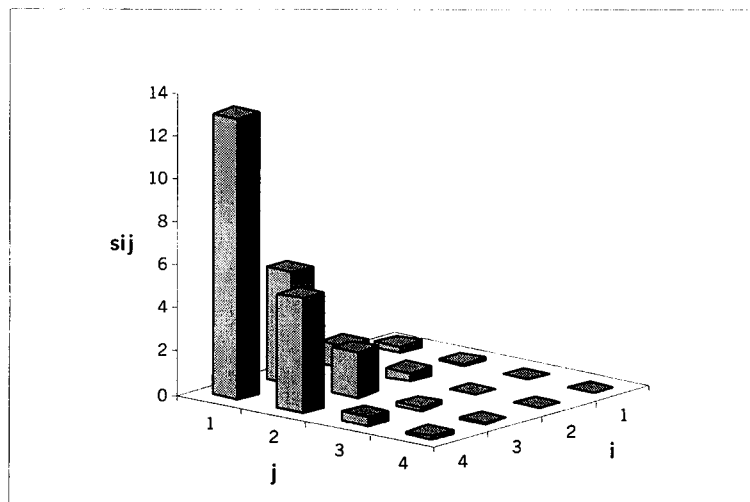


Figura 4.4. - Representação gráfica da matriz de sensibilidade S.

A sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  de  $u_1$  à alteração de  $d_{ij}$  foi medida através de (3.3.34) para todos os parâmetros não nulos da matriz  $D$ . Os valores de  $\|s_{ij}^*\|$  obtidos encontram-se discriminados na Tabela 4.IV.

Da sua análise, constatamos que o parâmetro corresponde à transição do estágio larvar para o estágio adulto,  $d_{42}$ , é o parâmetro a que o vector próprio  $u_1$  é mais sensível, à semelhança do que sucedeu para o valor próprio. Os outros parâmetros de maior sensibilidade são, igualmente, o parâmetro correspondente à transição do estágio larvar para o estágio pupal,  $d_{32}$ , e o parâmetro correspondente à transição de ovo para o estágio larvar,  $d_{21}$ .

**Tabela 4.IV** - Elementos  $d_{ij}$  da matriz  $D$  sujeitos a alterações e correspondentes valores de sensibilidade  $\|s_{ij}^*\|$  para  $u_1$ .

$d_{ij}$	Sensibilidade $\ s_{ij}^*\ $
$d_{12}$	0,0182
$d_{13}$	0,0014
$d_{14}$	0,0005
$d_{21}$	0,2650
$d_{22}$	0,0423
$d_{32}$	0,2921
$d_{33}$	0,0227
$d_{42}$	0,7653
$d_{43}$	0,0596
$d_{44}$	0,0194

#### 4.4. Comparação dos Modelos Estruturados por Estádios de Desenvolvimento

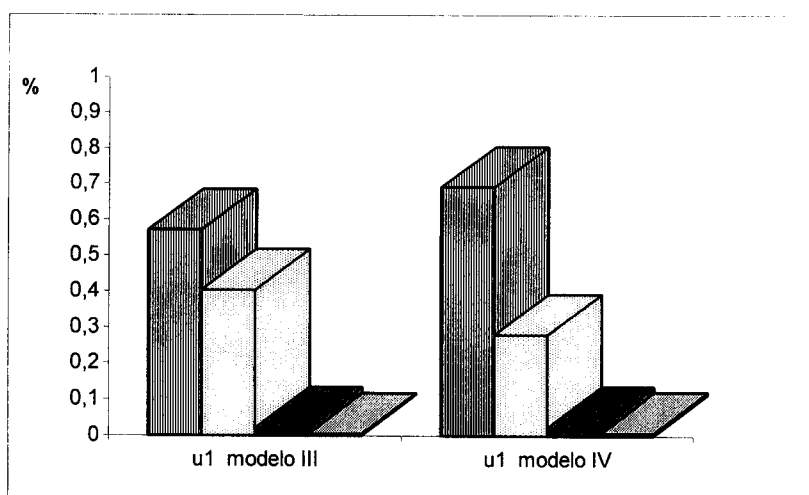
Nesta secção comparamos os dois modelos estruturados por estádios de desenvolvimento apresentados nas secções 4.2. e 4.3., que designaremos respectivamente por modelo III e modelo IV.

A comparação incide sobre os comportamentos assintótico e transiente, os vectores de estrutura estável e as sensibilidades dos valores próprios dominantes e dos vectores próprios a alterações dos parâmetros.

No que respeita ao comportamento assintótico, verificamos que existem diferenças consideráveis entre os dois modelos uma vez que as taxas assintóticas e as taxas instantâneas de crescimento são bastante superiores no modelo IV comparativamente com o modelo III :  $\lambda_{III} = 2,0221$  e  $\lambda_{IV} = 2,7291$ , e  $r_{III} \approx 0,1006$  indivíduos por indivíduo por dia e  $r_{IV} \approx 0,1434$  indivíduos por indivíduo por dia.

No que respeita ao comportamento transiente verificamos também que existem diferenças entre os dois modelos, uma vez que os valores da taxa de convergência  $\rho = \lambda_1/|\lambda_2|$  são bastante diferentes, sendo de 1,5849 e 2,0631, respectivamente, para os modelos III e IV, e o segundo valor próprio  $\lambda_2$  é complexo em ambos os modelos. Assim, a convergência para a estrutura da população estável processa-se a uma taxa bastante superior no modelo IV comparativamente com o modelo III, mas com oscilações nos dois modelos, atingindo a estabilidade na quarta casa decimal, respectivamente, após um período de 15 e 26 semanas.

Quanto aos vectores de estrutura da população estável, a comparação incide sobre a percentagem de indivíduos do mesmo estágio de desenvolvimento. Verificamos a existência de algumas diferenças, consubstanciadas por uma maior percentagem de larvas e uma menor percentagem dos outros estádios de desenvolvimento na população estável no modelo III comparativamente com o modelo IV, conforme se pode verificar pela Tabela 4.V. e pela Figura 4.5. Todavia, em ambos os modelos a percentagem de indivíduos nos estádios mais precoces de desenvolvimento (ovos e larvas) é superior a 96%.



**Figura 4.5.** - Comparação dos vectores de estrutura etária estável dos modelos III e IV.  
*Riscas verticais* - ovos; *ponteados* - larvas; *riscas oblíquas* - pupas;  
*branco* - adultos.

**Tabela 4.V** - Comparação das componentes  $u_i$  do vector  $\mathbf{u}_1$  do modelo III com as componentes  $u_i$  do vector  $\mathbf{u}_1$  do modelo IV.

Estádio de desenvolvimento	$u_i$ modelo III	$u_i$ modelo IV
1	0,57081	0,69239
2	0,40389	0,27885
3	0,02103	0,02170
4	0,00426	0,00706

Finalmente, no que respeita à sensibilidade da taxa assintótica de crescimento e do vector de estrutura etária estável a alterações nas taxas vitais, verificamos que em ambos os modelos o parâmetro correspondente à transição do estágio larvar para o estágio pupal é um dos parâmetros de maior sensibilidade, sendo os parâmetros correspondentes às fertilidades os de menor sensibilidade. Além disso, nos dois modelos existe um parâmetro de extrema sensibilidade, embora não seja o mesmo em ambos.

Dado que os resultados obtidos com o modelo IV apresentam diferenças consideráveis comparativamente com os modelos anteriores, e tendo verificado que os parâmetros referentes à fertilidade larvar e à transição do estágio larvar para o estágio adulto são parâmetros de elevada sensibilidade, tentámos melhorar este modelo adaptando-o à realidade da população em estudo, considerando nulos os referidos parâmetros. Os resultados obtidos foram os seguintes:  $\lambda_1 = 2,2287$ ;  $|\lambda_2| = 1,4261$ ;  $r = 0,1145$ ;  $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2| = 1,5627$  e

$$\mathbf{u}_1 = \begin{bmatrix} 0,62349 \\ 0,33723 \\ 0,03426 \\ 0,00502 \end{bmatrix}. \quad (4.4.1)$$

Verificamos que o modelo melhora substancialmente mas que mesmo assim ainda apresenta resultados consideravelmente diferentes dos obtidos para os modelos anteriores.

## 5. DISCUSSÃO DE RESULTADOS E CONSIDERAÇÕES FINAIS

### 5.1. Discussão de Resultados

A dinâmica da população de *Sesamia nonagrioides* criada em condições laboratoriais a uma temperatura ambiental constante de 25 °C, com uma dieta à base de caules de milho, foi estudada através de modelos discretos estruturados. Dos modelos que utilizámos, dois são modelos estruturados por classes etárias (modelos I e II) e dois são modelos estruturados por estádios de desenvolvimento (modelos III e IV). As comparações entre modelos incidiram sobre os comportamentos assintótico e transiente e sobre as sensibilidades.

Ao nível do crescimento assintótico, a comparação é feita através da taxa assintótica de crescimento  $\lambda_1$ , da taxa instantânea de crescimento  $r$  e do vector de estrutura da população estável  $\mathbf{u}_1$ .

No que respeita ao comportamento transiente, a comparação é feita através da taxa de convergência para a estrutura da população estável  $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2|$  e do período de tempo  $t$  necessário para que a população atinja a estabilidade.

O intervalo de projecção dos modelos II, III e IV é de uma semana, enquanto que no modelo I é de um dia. Assim, para que os modelos pudessem ser comparados foram efectuadas as devidas correcções (1) na taxa assintótica de crescimento do modelo I utilizando  $\lambda_1^7$ , (2) na taxa instantânea de crescimento dos modelos II, III e IV utilizando o intervalo de tempo  $\Delta = 7$  dias e (3) no vector de estrutura etária da população estável do modelo I convertendo a estrutura etária em estrutura por estádios de desenvolvimento, usando as proporções das distribuições por estádios em cada idade observada nos dados.

A Tabela 5.I sintetiza os resultados obtidos.

Na Tabela 5.II discriminam-se os resultados relativos às abundâncias por estádio de desenvolvimento nos vectores de estrutura da população nos modelo I e III por um período de 15 anos.

A comparação dos resultados entre os modelos de estrutura etária e entre os modelos de estrutura por estádios de desenvolvimento, foi apresentada respectivamente nas secções 3.5. e 4.4., verificando-se que: (1) os dois modelos de estrutura etária são

muito semelhantes quer em termos de comportamento assintótico quer em termos de comportamento transiente e ainda no que respeita à análise de sensibilidade; (2) os dois modelos por estádios de desenvolvimento apresentam diferenças consideráveis quer em

**Tabela 5.I - Resultados comparativos.**

	<b>modelo I</b>	<b>modelo II</b>	<b>modelo III</b>	<b>modelo IV</b>
<b>Taxa assintótica de crescimento em 7 dias <sup>(1)</sup></b>	1,9297	1,8910	2,0221	2,7291
<b>Taxa instantânea de crescimento per capita r <sup>(2)</sup></b>	0,0939 / dia	0,0910 / dia	0,1006 / dia	0,1434 / dia
<b>Vector de estrutura estável em termos de estádios de desenvolvimento <sup>(3)</sup></b>	0,5482 <sup>(a)</sup> 0,4231 <sup>(b)</sup> 0,0236 <sup>(c)</sup> 0,0051 <sup>(d)</sup>	—————	0,5708 <sup>(a)</sup> 0,4039 <sup>(b)</sup> 0,0210 <sup>(c)</sup> 0,0043 <sup>(d)</sup>	0,6924 <sup>(a)</sup> 0,2788 <sup>(b)</sup> 0,0217 <sup>(c)</sup> 0,0071 <sup>(d)</sup>
<b>Taxa de convergência <sup>(4)</sup></b>	1,0084	1,0118	1,5849	2,0631
<b>Período de tempo para estabilização da estrutura <sup>(5)</sup></b>	1040	780	26	15
<b>Parâmetros de maior sensibilidade</b>	p <sub>8 7</sub> <sup>(6)</sup>	p <sub>21</sub> <sup>(6)</sup>	p <sub>32</sub> <sup>(7)</sup> p <sub>21</sub> <sup>(6)</sup>	p <sub>42</sub> <sup>(8)</sup> p <sub>32</sub> <sup>(7)</sup> p <sub>21</sub> <sup>(6)</sup>

(1)  $\lambda_1$  nos modelos II, III e IV e  $\lambda_1^7$  no modelo I.

(2)  $r = \ln \lambda_1 / \Delta$  onde  $\Delta = 1$  dia no modelo I e  $\Delta = 7$  dias nos modelos II, III e IV.

(3) Vector próprio dominante normalizado dos modelos III e IV. No modelo I converteu-se a estrutura etária em estrutura por estádios de desenvolvimento. Para o modelo II não se fez idêntica conversão devido ao facto de a estrutura estável deste modelo ser semelhante à do modelo I, pelo que os valores não seriam muito diferentes dos obtidos para este último modelo. Para comparação dos vectores de estrutura estável dos modelos I e III veja-se a Tabela 3 XII que está organizada por classes etárias e não por estádios de desenvolvimento. (a) - ovos, (b) - larvas, (c) - pupas, (d) - adultos.

(4)  $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2|$  nos modelos II, III e IV;  $\rho^7$  no modelo I.

(5) Número de semanas mínimo para que houvesse estabilização da quarta casa decimal do vector de estrutura. A estrutura dos modelos I e II é etária e a dos modelos III e IV é por estádios de desenvolvimento.

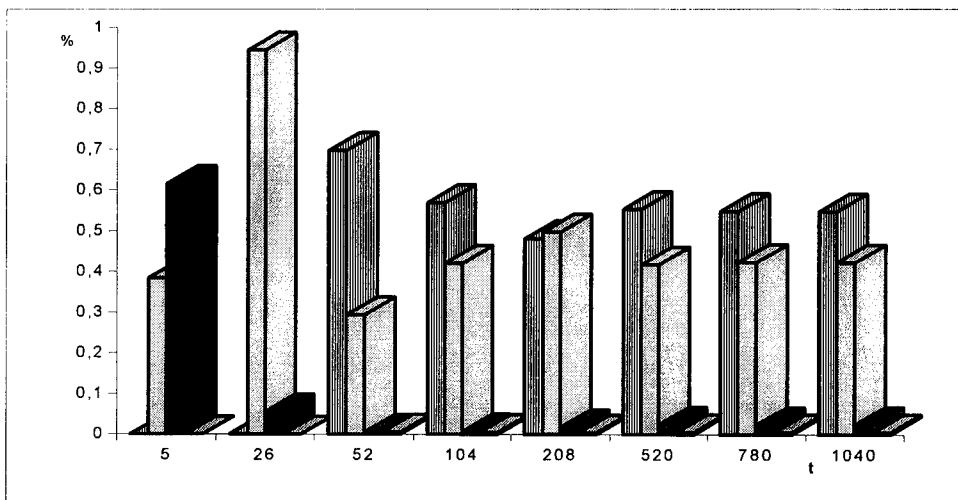
(6) Taxa de transição de ovo para larva.

(7) Taxa de transição de larva para pupa.

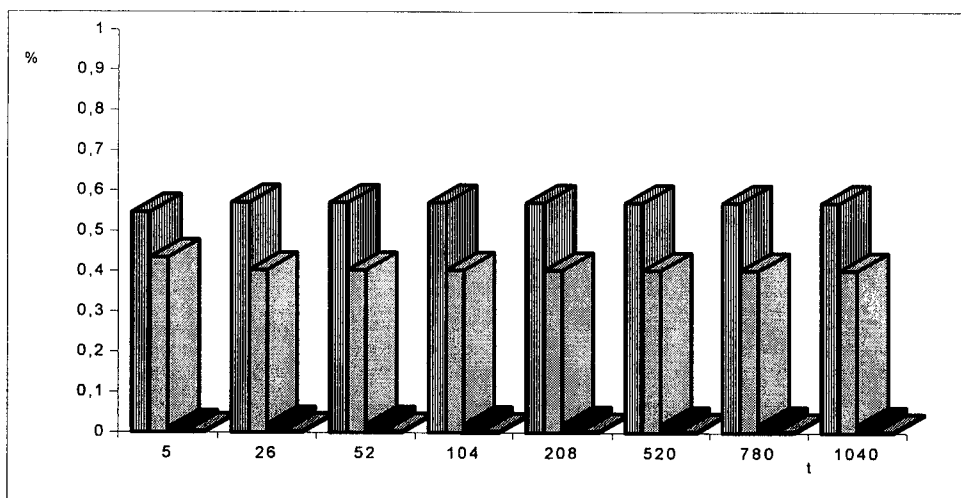
(8) Taxa de transição de larva para adulto.

**Tabela 5.II** - Resultados comparativos entre as estruturas (por estádios de desenvolvimento) dos modelos I e III.

Semanas	5	26	52	104	208	520	780
<b>modelo I</b>	0	0,0001	0,6968	0,5694	0,4813	0,5533	0,5479
	0,3846	0,9448	0,2938	0,4205	0,4980	0,4176	0,4236
	0,6154	0,0551	0,0042	0,0059	0,0168	0,0240	0,0235
	0	1,2E-5	0,0053	0,0042	0,0039	0,0052	0,0051
<b>modelo III</b>	0,5466	0,5708	0,5708	0,5708	0,5708	0,5708	0,5708
	0,4344	0,4039	0,4039	0,4039	0,4039	0,4039	0,4039
	0,0116	0,0210	0,0210	0,0210	0,0210	0,0210	0,0210
	0,0034	0,0043	0,0043	0,0043	0,0043	0,0043	0,0043

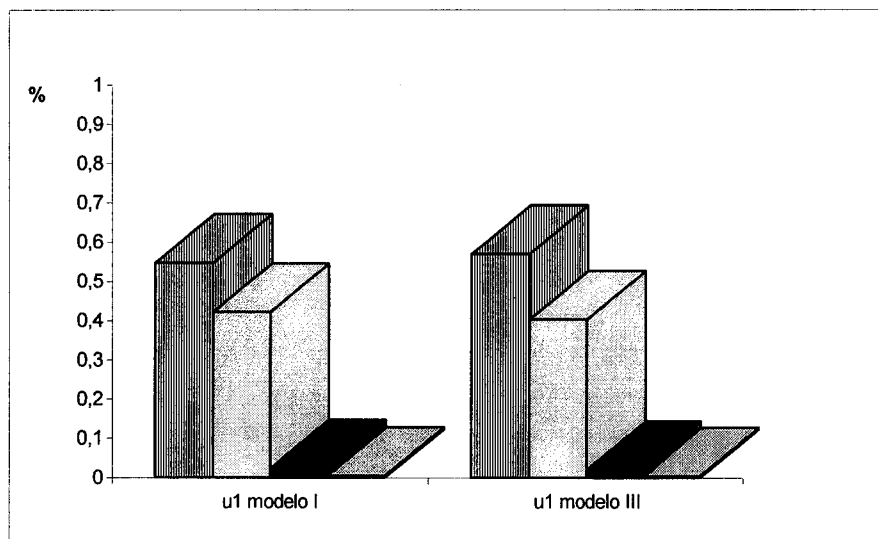


**Figura 5.1** - Estruturas por estádios de desenvolvimento do modelo I.  
*Riscas verticais* - ovos; *ponteado* - larvas; *riscas obliquas* - pupas;  
*branco* - adultos. **t** - tempo em semanas.



**Figura 5.2** - Estruturas por estádios de desenvolvimento do modelo III.  
*Riscas verticais* - ovos; *ponteado* - larvas; *riscas obliquas* - pupas;  
*branco* - adultos. **t** - tempo em semanas.





**Figura 5.3** - Comparação dos vectores de estrutura estável (por estádios de desenvolvimento) dos modelos I e III.

*Riscas verticais* - ovos; *ponteados* - larvas; *riscas oblíquas* - pupas; *branco* - adultos.

termos de comportamento assintótico quer em termos de comportamento transiente. Acresce ainda que, em termos de comportamento assintótico e transiente, o modelo IV apresenta diferenças muito acentuadas nos resultados comparativamente aos outros modelos. Como referimos em 4.4., tentámos melhorar este modelo adaptando-o à realidade da população em estudo, considerando nulos os parâmetros referentes às transições indirectas, i.e., à fertilidade larvar e à transição do estágio larvar para o estágio adulto. No entanto, os resultados obtidos (ver 4.4.) ainda apresentam diferenças não negligenciáveis comparativamente com os modelos I, II e III.

Por outro lado, o modelo I é, dos modelos de estrutura etária, o mais realista e os modelos do tipo III são, frequentemente, os mais utilizados no estudo da dinâmica de populações caracterizadas por estádios de desenvolvimento (e.g. SÖNDGERATH & RICHTER, 1990; CHARLESWORTH, 1994; WEST, 1996; JARRY *et al.*, 1996; CASWELL *et al.*, 1996; NEUBERT & CASWELL, 2000).

Uma vez que os modelos I e II apresentam resultados muito semelhantes e que o modelo IV apresenta diferenças muito acentuadas nos resultados comparativamente aos outros modelos, a discussão dos resultados obtidos incide exclusivamente sobre os modelos I e III.

- *Quanto ao comportamento assintótico:*

No que respeita à taxa assintótica de crescimento, verificamos que esta é superior no modelo III relativamente ao modelo I embora próximas.

Quanto à taxa instantânea de crescimento per capita, verificamos que são muito próximas em ambos os modelos.

Já no que respeita ao vector de estrutura da população estável, verificamos que no modelo III há uma percentagem mais elevada de indivíduos nos estádios mais precoces de desenvolvimento relativamente ao modelo I. Contudo, em termos globais, as estruturas da população estável são razoavelmente próximas nos dois modelos (Tabela 5.I e Figura 5.3.).

- *Quanto ao comportamento transiente:*

No que respeita à taxa de convergência para a estrutura da população estável, verificamos que a referida taxa no modelo III é bastante superior à do modelo I.

No que respeita ao período de tempo necessário para que a estrutura da população estabilize, verificamos que há uma grande diferença entre os dois modelos, uma vez que, enquanto que no modelo III a estabilidade é atingida ao fim de 26 semanas, já no modelo I isso só acontece decorridas 1040 semanas

No que respeita às estruturas intermédias, verificamos que as abundâncias por estádios de desenvolvimento nos dois modelos são bastante diferentes, só se aproximando decorridas mais de 520 semanas (Tabela 5.II. e Figuras 5.1. e 5.2.).

- *Quanto à análise de sensibilidade:*

No que respeita à análise de sensibilidade, observamos que o parâmetro de maior sensibilidade no modelo III é o parâmetro correspondente à passagem do estágio larvar para o estágio pupal, sendo contudo o parâmetro correspondente à sobrevivência dos ovos um dos mais sensíveis em ambos os modelos.

Em suma, no que respeita ao comportamento assintótico, concluímos haver pouca diferença entre os dois modelos quanto aos valores das taxas de crescimento

assintótico e aos valores das taxas instantâneas de crescimento e quanto à estrutura da população estável. No que respeita ao comportamento transiente, concluímos haver grandes diferenças entre os dois tipos de modelos quer quanto à taxa de convergência para a estrutura da população estável quer quanto ao tempo necessário para que a estabilidade da população seja atingida.

## 5.2. Considerações Finais

Da análise dos resultados obtidos para os modelos I e III, concluímos não existirem diferenças consideráveis nos dois tipos de modelo no que respeita ao comportamento assintótico da população, existindo todavia diferenças muito acentuadas no que respeita ao comportamento transiente.

Os modelos estruturados por estádios de desenvolvimento do tipo do modelo III parecem-nos assim uma alternativa razoável para o estudo da dinâmica de uma população quando os dados disponíveis não permitem uma abordagem do tipo do modelo I, se o objectivo do estudo for o conhecimento do comportamento assintótico da população. Em contrapartida, se o objectivo for o conhecimento das estruturas intermédias e/ou o período de tempo necessário para que a população estabilize, então o modelo III parece-nos um modelo pouco fiável e que pode inclusivamente induzir em erro.

Colocamos todavia a hipótese de as diferenças encontradas poderem dever-se à forma como foram estimados os parâmetros no modelo III. Com efeito, no seu habitat natural, onde existem outros factores de mortalidade, a estrutura da população deve ser não apenas estável mas também estacionária, e os parâmetros do modelo III foram estimados com base na estrutura da população estável mas não estacionária criada em condições laboratoriais.

Colocamos ainda a hipótese de os modelos por nós construídos serem pouco fiáveis na aplicação ao estudo de populações de *Sesamia nonagrioides* em condições naturais, uma vez que a população em estudo provinha por um lado, de uma amostra de reduzida dimensão e com uma única geração e, por outro lado, de uma criação em condições laboratoriais a temperatura controlada e constante (25°C).

Segundo os resultados obtidos na análise de sensibilidade, os esforços desenvolvidos no sentido do controlo de populações da espécie deveriam incidir sobre a taxa de sobrevivência dos ovos. Contudo, para tirar conclusões, seria necessário um estudo aprofundado em termos de análise de sensibilidade de dados de campo.

O trabalho desenvolvido constitui uma primeira abordagem à modelação de populações desta espécie e permite aliar os nossos esforços aos desenvolvidos por biólogos através da investigação laboratorial e de campo. A informação recolhida constitui, estamos em crer, um material de base importante para futuros estudos nesta área.

Em termos de trabalhos futuros a desenvolver nesta área, cremos que seria interessante: (1) a aplicação dos dois tipos de modelos (I e III) a uma população de *Sesamia nonagrioides*, mas com o estágio larvar subdividido nas sete fases características deste estágio; (2) a aplicação dos dois tipos de modelos a uma população criada em laboratório a uma temperatura mais próxima da existente em condições naturais, com várias gerações sucessivas, e proveniente de uma amostra de maior dimensão; (3) a aplicação do modelo III a dados de campo; e (4) melhorar o tipo de modelo quer fazendo as taxas vitais dependerem simultaneamente da idade e do estágio de desenvolvimento do indivíduo, quer introduzindo no modelo factores de aleatoriedade ambiental.

Tratando-se a espécie *Sesamia nonagrioides* de uma praga das culturas de regadio, nomeadamente do milho, frequentemente cultivadas na região do Alentejo, o desenvolvimento de estudos subsequentes ao presente trabalho poderá contribuir para a identificação dos estádios de desenvolvimento em que deverão ser aplicados os meios de luta mais eficazes tendo em vista o controlo da praga.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKÇAKAYA, H.R., BURGMAN, M. A. & GINZBURG, L. R. 1999 – *Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises Using RAMAS Ecolab*. Second edition. Ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 285 pp.
- ANDERSEN, P. K. & KEIDING, N. 1996 – Survival analysis. In Armitage, P. & David, H. A. (eds.) *Advances in Biometry*. Ed. John Wiley & Sons, Inc. Pp: 177-199.
- BENGTSSON, K. 1993 – *Fumana procumbens* on Öland – population dynamics of a disjunct species at the northern limit of its range. *Journal of Ecology*, 81: 745-758.
- BILLINGSLEY, P. 1995 – *Probability and Measures*. Third Edition. Ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. 593 pp.
- CAREY, J. R. 1982 – Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. *Ecological Modelling*, 16: 125-150.
- CASELLA, G. & BERGER, R. L. 1990 - *Statistical Inference*. Ed. Duxbury Press, Belmont. 650 pp.
- CASWELL, H. - 1989 - *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. First Edition. Ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- CASWELL, H., 1996 - Matrix methods for population analysis. In Caswell, H. & Tuljapurkar, S. (eds.) *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Ed. Chapman & Hall. Pp: 19-58.
- CASWELL, H. 2000a - Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81(3): 619-627.
- CASWELL, H. 2000b - *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Second Edition. Ed. Sinauer Sunderland, Massachusetts. 722 pp.
- CASWELL, H., NISBET, R. M., ROOS, A. M. & TULJAPURKAR, S. 1996 - Structured-Population Models: many methods, a few basic concepts. In Caswell, H. & Tuljapurkar, S. (eds.) *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Ed. Chapman & Hall. Pp: 3-17.

- CHARLESWORTH, B. 1994 – *Evolution in Age-Structured Populations*. Ed. Cambridge University Press, Cambridge. 306 pp.
- CHEKE, R. A. 1978 – Theoretical rates of increase of gregarious and solitarius populations of the desert locust. *Oecologia*, 35: 161-171.
- CHEKE, R. A. 1995 – Potential rates of increase of solitarius and gregarious phases of the African armyworm *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ecological Entomology*, 20: 319-325.
- COLLETT, D. 1994 – *Modelling survival Data in Medical Research*. Ed. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton. 347 pp.
- COCHRAN, M. E. & ELLNER, S. 1992 – Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured. *Ecological Monographs*, 62: 345-364.
- CROUSE, D. T., CROWDER, L. B. & CASWELL, H. 1987 – A stage based population model for Loggerhead Sea Turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68(5): 1412-1423.
- CUSHING, J. M. 1998 - *An Introduction to Structured Population Dynamics*. Ed. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia. 193 pp.
- DURRETT, R. 1999 – *Essentials of Stochastic Processes*. Ed. Springer, New York. 281 pp.
- FELLER, W. 1968 – *An Introduction to Probability Theory and its Applications*. Third Edition. Ed. Wiley Int. Eds., New York. 509 pp.
- FLEISCHER, S. J. & GAYLOR, M. J. 1988 - *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miriadae) population dynamics: nymphal development, life tables and Leslie matrices on selected weeds and cotton. *Environmental Entomology*, 17(2): 246-253.
- FRAUENTHAL, J. C. 1986 – Analysis of age-structured models. In Hallam , T. G. & Levin, S. *Mathematical Ecology*. Ed. Springer-Verlag, Berlin. 457 pp.
- FIGUEIREDO, D. C. 1993 - *Ecobiologia das Populações de Sesamia nonagrioides LEFEBVRE (Lepidoptera: Noctuidae) no Sul de Portugal*. Tese de doutoramento, Universidade de Évora. 311 pp.
- FLEMING, T. R. & HARRINGTON, D. P. 1991 – *Counting Processes and Survival Analysis*. Ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. 429 pp.

- GIBBONS, J. D. & CHAKRABORTI, S. 1992 - *Nonparametric Statistical Inference*. Ed. Marcel Dekker, Inc., New York. 544 pp.
- GILLESPIE, M. J. & FISHER, L. 1979 – Confidence bands for the Kaplan-Meier survival curve estimate. *The Annals of Statistics*, 7(4): 920-924.
- GINZBURG, L.V. & GOLENBERG, E. M. 1985 – *Lectures in Theoretical Population Biology*. Ed. Prentice-Hall Inc., New Jersey. 246 pp.
- GOODMAN, L. A. 1969 - The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors. *Biometrics*, 25: 659-681.
- HANSEN, P. E. 1989 – Leslie matrix models. *Mathematical Population Studies*, 2(1): 37-67.
- HEPPELL, S. S., CASWELL, H. & CROWDER, L. B. 2000 - Life history and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, 81(3): 654-665.
- HOFFMAN, G. D. & HOGG, D. B. 1991 – Potato leafhopper (Homoptera:Cicadellidae) in water-stressed Alfalfa: population consequences and field tests. *Environmental Entomology*, 20(4): 1065-1073.
- HORVITZ, C., SCHEMSKE, D. W. & CASWELL, H. 1996 – The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. In Caswell, H. & Tuljapurkar, S. (eds.) *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Ed. Chapman & Hall. Pp: 247-271.
- IMPAGLIAZZO, J. 1989 - Stable population theory and applications. In Levin, S. A. , Hallan, T. G. & Gross, L. J. (Eds.) *Applied Mathematical Ecology*. Ed. Springer-Verlag, Berlin. Pp: 408-427.
- JARRY, M., KHALADI, M. & GOUTEUX, J.-P., 1996 - A matrix model for studying tsetse fly populations. *Entomologia Experiments et Applicata*, 78: 51-60.
- KLEINBAUM, D. G. 1995 – *Survival Analysis: a Self-learning Text*. Ed. Springer-Verlag, New York. 324 pp.
- KROON, H. DE, GROENENDAEL, J., VAN & EHRLÉN, J. 2000 - Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, 81(3): 607-618.
- LE, C. T. 1997 – *Applied Survival Analysis*. Ed John Wiley & Sons, Inc., New York. 257 pp.

- LEFKOVITCH, L. P. 1965 - The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21: 1-18.
- LEFKOVITCH, L. P. 1966 - A theoretical evaluation of population growth after removing individuals from some age groups. *Bulletin of Entomological Research*, 57: 437-445.
- LESLIE, P. H. 1945 - On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183-212.
- LESLIE, P. H. 1948 - Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35: 213-245.
- LINDSEY, J. K. 1997 - *Applying Generalized Linear Models*. Ed. Springer-Verlag, New York. 256 pp.
- MONAGAN, M.B., GEDDES, K.O., HEAL, K.M., LABAHN, G. & VORKOETTER, S.M. 1998 - *Mapple V - Programming Guide*. Ed. Springer, New York. 377 pp.
- MOOD, A. M., GRAYBILL, F. A. & BOES, D. C. 1974 - *Introduction to the Theory of Statistics*. Third Edition. Ed. McGraw-Hill, New York. 564 pp.
- MURTEIRA, B. J. F. 1990 - *Probabilidades e Estatística. Vol II*. Segunda Edição Ed. McGraw-Hill, Lisboa. 463 pp.
- NEUBERT, M. G. & CASWELL, H. 2000 - Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, 81(6): 1613-1628.
- PACHARES, J. 1960 - Tables of confidence limits for the binomial distribution. *Journal of the American Statistical Association*, 55(291): 521-533.
- PARMAR, M. K. B. & MACHIN, D. 1995 - *Survival Analysis: a Practical Approach*. Ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. 255 pp.
- PEARSON, E. S. & HARTLEY, H. O. 1966 - *Biometrika Tables for Statisticians. Vol 1*. Third edition. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- REDFERN, D. 1996 - *The Mapple Handbook*. Ed. Springer, New York. 495 pp.
- RENSHAW, E. 1995 - *Modelling Biological Populations in Space and Time*. Ed. Cambridge University Press, Cambridge. 403 pp.
- ROSS, S. 1996 - *Stochastic Processes*. Second Edition. Ed. John Wiley & Sons, Inc. New York. 510 pp.



- SÆTHER, B.-E. & BAKKE, Ø. 2000 - Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81(3): 642-653.
- SALTELLI, A. 2000 – What is sensitivity analysis? In Saltelli, A., Chan, K. & Scott, E. M. (eds.) *Sensitivity Analysis*. Ed. John Wiley & Sons, Ltd. Pp: 1-13.
- SCHUMACHER, M. 1984 – Two-sample tests of Cramér-von Mises- and Kolmogorov-Smirnov-type for randomly censored data. *International Statistical Review*, 52(3): 263-281.
- SMITH, D. & KEYFITZ, N. 1977 – *Mathematical Demography*. Ed. Springer-Verlag, Berlin. 514 pp.
- SMITH, G. C. & TROUT, R. C. 1994 - Using Leslie matrices to determine wild rabbit population growth and the potential for control. *Journal of Applied Ecology*, 31: 223-230.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995a - *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Third Edition. Ed. W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995b – *Statistical Tables*. Third Edition. Ed. W. H. Freeman and Company, New York. 199 pp.
- SÖNDGERATH, D. & RICHTER, O. 1990 - An extension of the Leslie matrix model for describing population dynamics of species with several development stages. *Biometrics*, 46: 595-607.
- SYKES, Z. M. 1969 - On discrete stable population theory. *Biometrics*, 25: 285-293.
- STUART, A., ORD, K. & ARNOLD, S. 1999 – *Kendall's Advanced Theory of Statistics – Vol. 2A – Classical Inference & the Linear Model*. Sixth Edition. Ed. Arnold, London. 885 pp.
- TAYLOR, H. M. & KARLIN, S. 1994 – *An Introduction to Stochastic Modelling*. Ed. Academic Press, San Diego. 566 pp.
- TIENDEREN, P. H. VAN 2000 - Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. *Ecology*, 81(3): 666-679.
- TULJAPURKAR, S. 1990 - *Population Dynamics in Variable Environments*. Lecture Notes in Biomathematics, 85. Ed. Springer-Verlag, Berlin. 154 pp.

- USHER, M. B. 1966 – A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, 3: 355-367.
- USHER, M. B. 1969a – A matrix model for forest management. *Biometrics*, 25: 309-315.
- USHER, M. B. 1969b – A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests – two extensions. *Journal of Applied Ecology*, 6: 347-348.
- USHER, M. B. 1972 – Developments in the Leslie Matrix Model. In Jeffers, J. N. R. (ed.) *Mathematical Models in Ecology*. Ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp: 29-60.
- WEST, C. J. 1995 - Sustainability of *Beilschmiedia tawa* - dominated forest in New Zealand: populations predictions based on transition matrix model analysis. *Australian Journal of Botany*, 43: 51-71.
- WISDOM, M. J., MILLS, L. S. & DOAK, D. F. 2000 - Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology*, 81(3): 628-641.

## **ANEXOS**

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

## Conjunto A

DIETA 1												
P. Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo	
7	5	3	4	3	4	5	5	12	29	7	m	
7	5	3	5	5	3	3	5	13	29	8	m	
7	4	3	3	5	5	3	5	12	28	5	f	
7	5	4	4	5	5	3	4	12	30	-	-	
7	5	5	4	3	5	4	4	13	30	8	f	
7	4	4	3	4	4	3	5	14	27	-	-	
7	6	4	5	4	5	3	5	15	32	7	f	
7	5	4	4	4	4	4	4	14	29	6	m	
7	5	3	4	4	6	4	5	14	31	-	-	
7	5	3	4	4	7	3	4	14	30	-	-	
7	5	3	5	3	6	4	5	15	31	7	f	
7	4	3	5	6	5	4	4	13	31	5	m	
7	4	4	4	4	5	3	5	14	29	8	m	
7	4	4	4	5	5	3	5	13	30	9	m	
7	5	4	4	4	4	4	5	13	30	7	m	
7	4	4	4	5	3	4	5	14	29	7	m	
7	4	3	5	5	4	4	5	14	30	5	f	
7	4	4	5	5	4	3	4	14	29	5	f	
7	5	3	5	4	4	3	4	14	28	8	m	
7	6	4	3	5	4	4	4	14	30	9	f	
7	6	4	4	4	4	4	5	14	31	9	f	
7	4	3	4	5	4	3	4	14	27	7	m	
7	4	4	3	4	4	3	5	14	27	7	m	
7	5	4	4	5	5	3	5	13	31	6	f	

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

DIETA 1		(continuação)									
P. Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo
7	4	4	3	4	5	4	6	15	30	9	f
7	4	3	3	5	4	5	5	16	29	7	f
7	4	4	3	5	5	4	5	12	30	7	m
7	5	4	3	5	4	3	5	12	29	7	f
7	5	4	4	5	4	3	4	14	29	8	f
7	5	4	3	5	4	3	5	14	29	6	f
7	5	3	4	5	3	4	5	13	29	7	m
7	4	3	3	5	4	3	6	14	28	9	m
7	3	3	3	4	5	3	6	15	27	6	m
7	5	3	3	5	5	3	5	14	29	8	m
7	4	3	3	4	6	3	5	14	28	10	f
7	5	3	3	5	5	4	5	14	30	7	f
7	5	3	3	6	5	4	4	14	30	8	m
7	5	3	3	5	5	4	3	15	28	8	m
7	5	3	3	4	5	3	5	14	28	4	m
7	5	3	4	4	4	3	5	14	28	8	m
7	5	4	3	4	5	3	4	15	28	9	f
7	4	4	4	5	3	4	6	14	30	8	f
7	4	4	3	4	5	3	7	13	30	8	f
7	4	3	4	5	4	4	4	15	28	9	m
7	5	4	4	5	4	4	4	14	30	7	f
7	3	4	3	4	4	4	5	14	27	7	f
7	5	4	5	4	5	3	5	16	31	6	f
7	4	3	3	4	5	5	5	12	29	6	m
7	4	3	4	4	5	3	4	14	27	7	m

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; Adulto - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 1		(continuação)									
P. Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo
7	4	4	4	5	4	3	7	14	31	8	f
7	4	3	4	3	5	4	6	12	29	7	m
7	6	4	3	5	3	4	5	14	30	9	m
7	6	3	4	5	3	4	5	13	30	10	m
7	5	3	4	4	3	3	4	12	26	10	f
7	5	2	4	5	4	3	4	14	27	8	m
7	4	3	5	5	4	4	5	14	30	8	m
7	4	4	3	4	5	3	6	15	29	7	m
7	4	4	3	4	3	3	4	12	25	8	m
7	5	3	4	4	4	4	5	12	29	9	f
7	4	4	3	3	3	5	4	12	26	6	m
7	4	4	4	3	5	3	5	13	28	5	m
7	5	3	3	5	6	3	5	14	30	-	-
7	5	4	4	4	5	3	6	14	31	4	f
7	4	3	4	3	6	4	5	15	29	8	f
7	5	4	3	4	3	3	5	14	27	10	f
7	4	4	4	4	4	3	5	15	28	9	m
7	3	2	4	3	4	3	5	14	24	11	m
7	5	4	4	4	3	4	5	12	29	7	m
7	4	5	3	6	3	3	4	12	28	9	f
7	3	3	4	4	4	3	4	13	25	8	m
7	3	4	4	3	3	4	5	15	26	9	f
7	3	4	4	3	4	3	4	16	25	10	f

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; Adulto - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 1		(continuação)									
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo
7	3	4	3	3	4	3	3	11	23	9	m
7	3	4	3	4	4	3	3	12	24	7	m
7	3	3	3	3	4	4	3	11	23	7	m
7	4	4	3	3	3	3	3	12	23	7	m
7	4	3	3	4	4	3	3	12	24	-	-
7	5	2	3	5	5	3	3	13	26	7	f
7	5	3	3	4	5	3	3	14	26	8	f
7	5	3	4	6	3	4	5	14	30	9	f
7	5	4	3	4	3	4	5	15	28	9	f
7	5	4	3	4	4	4	4	16	28	9	f
7	5	2	3	4	5	4	3	15	26	10	f
7	5	3	3	3	4	3	6	15	27	9	f
7	6	5	3	4	3	3	6	15	30	8	f
7	5	3	3	5	4	3	3	11	26	6	m
7	5	4	4	3	6	5	4	11	31	4	m
7	5	4	3	4	5	3	4	13	28	8	m
7	5	3	4	5	3	3	5	12	28	6	f

(continua)

Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; Adulto - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

Conjunto A											
DIETA 2	(continuação)										
P. Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo
7	4	4	3	4	5	6	6	13	32	8	f
7	5	5	4	3	3	4	4	14	28	8	f
7	3	3	3	4	4	3	6	12	26	6	m
7	6	5	4	5	5	3	5	13	33	7	f
7	5	4	5	4	3	3	5	13	29	8	m
7	4	4	3	3	4	3	4	16	25	8	m
7	4	4	4	4	3	4	6	13	29	9	f
7	5	4	3	5	3	3	5	14	28	5	f
7	6	3	5	5	4	4	5	15	32	9	f
7	5	4	5	5	4	4	6	14	33	9	f
7	5	3	5	4	4	3	3	14	27	7	m
7	5	4	3	5	4	5	5	15	31	8	m
7	4	4	4	4	4	5	5	14	30	9	m
7	4	3	4	5	4	3	5	13	28	9	m
7	4	4	3	4	4	3	5	12	27	8	f
7	5	3	4	5	5	3	6	15	31	7	f
7	4	4	3	4	5	4	7	15	31	9	f
7	4	3	3	5	4	5	5	16	29	7	f
7	4	3	3	5	5	4	5	14	29	10	f
7	5	4	5	5	4	3	5	14	31	6	f
7	5	3	4	5	4	3	5	14	29	7	m

(continua)



## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; Adulto - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

DIETA 2		(continuação)										
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo	
7	5	3	3	5	4	3	5	15	28	16	f	
7	5	3	4	5	3	3	5	13	28	7	m	
7	4	4	3	5	4	4	5	12	29	7	m	
7	3	4	3	5	5	3	6	15	29	6	f	
7	5	3	4	6	5	3	5	16	31	10	f	
7	4	3	3	4	6	4	5	14	29	8	m	
7	5	3	3	5	5	4	5	14	30	7	f	
7	4	4	3	6	5	3	4	13	29	7	m	
7	5	4	3	5	6	5	3	14	31	6	f	
7	6	3	3	4	5	3	4	14	28	4	f	
7	5	4	4	4	4	3	5	14	29	7	f	
7	3	3	4	5	4	4	4	14	27	10	m	
7	5	4	4	5	4	4	4	16	30	8	f	
7	3	4	3	4	4	4	5	14	27	7	m	
7	5	4	5	4	5	3	5	16	31	9	f	
7	4	3	3	4	5	5	5	12	29	8	m	
7	4	3	4	4	5	3	4	15	27	7	f	

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 2		(continuação)									
P. Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo
7	3	4	3	6	4	5	6	13	31	7	m
7	6	3	4	5	3	4	6	15	31	11	f
7	5	4	5	5	5	4	6	15	34	11	f
7	5	3	5	4	3	3	4	15	27	8	f
7	5	4	4	5	4	4	5	12	31	9	f
7	3	4	3	4	5	3	6	15	28	9	f
7	4	2	3	5	3	4	4	15	25	9	m
7	3	3	4	3	4	3	5	14	25	6	m
7	3	4	4	4	4	4	5	12	28	7	m
7	4	5	3	6	3	3	6	16	30	9	f
7	5	5	3	4	3	5	4	14	29	8	f
7	3	4	4	5	3	4	5	15	28	14	f
7	3	4	4	4	5	3	3	13	26	4	m
7	5	4	3	3	4	5	3	11	27	16	m
7	5	4	3	4	4	3	4	13	27	10	f

(continua)

Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 2		(continuação)									
P. Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	sexo
7	3	3	3	3	6	4	3	14	25	8	m
7	4	4	3	3	3	4	3	12	24	8	m
7	4	3	3	4	4	3	3	15	24	9	m
7	5	2	3	4	5	4	3	15	26	12	f
7	4	3	3	5	5	4	3	14	27	8	f
7	4	4	4	6	3	4	5	12	30	9	m
7	4	4	2	4	6	6	4	12	30	6	m
7	5	4	3	4	4	4	4	16	28	7	f
7	5	2	4	4	5	4	4	16	28	10	f
7	6	3	3	3	4	3	6	15	28	8	m
7	6	5	3	4	3	3	4	15	28	10	m
7	6	3	3	5	4	3	3	11	27	7	m
7	5	4	4	3	6	5	4	14	31	7	f
7	4	4	3	3	5	3	5	13	27	7	m
7	5	3	4	5	5	4	4	13	30	6	m

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; Adulto - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

## Conjunto B

DIETA 93ovos		(continuação)								
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto
7	5	4	4	4	5	4	5	12	31	9
7	5	3	5	5	4	3	4	14	29	10
7	4	3	3	5	5	4	6	12	30	10
7	5	4	4	5	4	3	4	15	29	9
7	5	5	4	3	5	4	5	12	31	9
7	4	4	3	4	4	3	5	13	27	8
7	6	4	5	4	4	3	6	15	32	9
7	5	4	4	4	5	4	4	15	30	2
7	5	3	4	4	6	4	5	14	31	9
7	4	3	4	4	6	3	4	13	28	8
7	5	3	5	3	6	3	5	15	30	8
7	4	3	5	6	5	4	5	13	32	12
7	5	4	4	4	5	3	5	13	30	9
7	4	4	4	5	6	3	5	13	31	9
7	5	4	4	4	7	4	5	13	33	10
7	4	4	4	5	3	3	4	14	27	9
7	5	3	4	5	4	4	4	14	29	11
7	4	4	5	5	4	3	4	14	29	8
7	5	3	5	4	4	4	5	15	30	10
7	6	4	3	5	5	3	4	12	30	4
7	6	4	5	4	5	4	5	13	33	9

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** **P. Incubação** - período de incubação dos ovos; **L1, ..., L7** - duração dos diferentes estádios larvares;

**D.N.**- duração do estágio ninfal ou pupal; **D.L.** - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

DIETA 93ovos		(continuação)								
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto
7	4	3	4	5	4	3	4	14	27	9
7	4	4	3	4	4	4	4	13	27	9
7	5	4	4	5	5	3	5	13	31	5
7	4	4	3	4	5	4	6	15	30	10
7	4	3	3	5	4	4	5	16	28	10
7	4	4	4	5	6	4	5	12	32	9
7	5	4	3	5	4	4	5	13	30	10
7	5	4	4	4	4	3	4	14	28	10
7	5	4	3	5	6	3	5	14	31	10
7	5	3	4	5	3	3	5	14	28	10
7	4	3	3	5	4	4	6	14	29	7
7	3	3	3	4	4	3	6	15	26	8
7	5	3	3	5	3	3	5	14	27	10
7	4	3	3	4	6	5	5	15	30	10
7	5	3	3	5	5	4	5	14	30	5
7	5	3	3	6	5	3	4	14	29	10
7	5	3	3	5	5	4	3	15	28	10
7	5	3	3	4	5	3	5	14	28	8
7	5	3	4	4	4	3	4	14	27	10
7	5	4	3	4	5	3	4	15	28	10
7	4	4	4	5	3	4	6	14	30	10
7	4	4	4	4	5	3	7	13	31	6
7	4	3	4	5	4	4	4	14	28	10

(continua)

Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

DIETA 93ovos	(continuação)									
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto
7	5	4	4	5	4	4	4	14	30	9
7	3	4	3	4	4	4	5	13	27	9
7	5	4	5	4	5	3	5	16	31	10
7	4	3	5	4	5	5	-	-	26	-
7	4	3	4	4	6	3	4	13	28	10
7	5	3	5	4	5	4	5	14	31	6
7	5	3	4	5	4	4	6	12	31	8
7	5	4	5	4	4	3	4	14	29	10
7	5	4	5	4	5	3	5	13	31	10
7	3	3	5	4	4	3	4	15	26	10
7	5	3	5	5	4	4	6	12	32	9
7	6	4	4	5	5	2	4	14	30	7
7	4	3	4	5	-	-	-	-	16	-
7	5	3	6	5	5	3	5	13	32	11
7	5	3	5	5	6	3	4	15	31	9
7	4	4	4	4	7	4	4	16	31	9
7	4	4	5	6	6	4	5	14	34	9
7	5	3	5	5	5	4	5	13	32	9
7	4	4	4	5	5	3	6	15	31	11
7	4	4	4	5	5	3	5	13	30	11
7	4	3	-	-	-	-	-	-	7	-
7	4	4	3	5	4	4	4	14	28	9
7	5	-	-	-	-	-	-	-	5	-
7	5	-	-	-	-	-	-	-	5	-

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** **P. Incubação** - período de incubação dos ovos; **L1, ..., L7** - duração dos diferentes estádios larvares;

**D.N.**- duração do estágio ninfal ou pupal; **D.L.** - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 87ovos		(continuação)								
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto
7	6	3	3	5	4	4	6	13	31	9
7	4	2	3	5	3	4	6	14	27	5
7	4	4	3	5	3	4	5	14	28	6
7	5	3	4	5	3	4	5	15	29	10
7	6	3	5	4	3	4	5	12	30	8
7	4	4	4	4	5	5	4	13	30	4
7	4	3	5	5	4	3	5	14	29	5
7	5	3	3	3	4	3	5	12	26	9
7	4	4	3	5	4	3	4	13	27	9
7	4	3	4	4	4	3	5	13	27	8
7	5	4	4	3	3	3	5	12	27	8
7	4	3	4	3	5	3	5	13	27	6
7	5	5	4	4	6	4	4	12	32	9
7	4	4	4	4	4	5	5	12	30	6
7	5	3	3	3	6	4	5	14	29	10
7	5	3	4	3	3	4	5	15	27	8
7	4	4	4	4	4	3	6	14	29	10
7	5	3	4	3	4	3	5	12	27	5
7	3	4	4	5	3	4	3	12	26	9
7	3	3	3	5	3	4	4	13	25	9
7	3	3	4	4	4	3	4	15	25	8
7	4	4	4	3	4	3	3	15	25	10
7	3	3	4	3	5	3	3	14	24	4

(continua)

## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** P. Incubação - período de incubação dos ovos; L1, ..., L7 - duração dos diferentes estádios larvares;

D.N.- duração do estágio ninfal ou pupal; D.L. - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 87ovos		(continuação)								
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto
7	3	4	3	3	4	4	3	11	24	10
7	4	4	3	4	4	3	3	12	25	10
7	3	3	3	3	4	4	3	13	23	7
7	4	3	3	3	5	4	4	11	26	9
7	3	3	4	4	4	3	3	15	24	10
7	5	3	3	5	4	3	4	12	27	9
7	5	3	3	3	5	3	3	12	25	7
7	5	3	4	5	3	4	4	12	28	7
7	5	4	3	4	3	3	5	14	27	8
7	6	4	3	5	4	3	4	16	29	8
7	5	3	3	3	5	4	3	15	26	9
7	5	3	3	3	4	4	5	15	27	6
7	5	5	3	4	4	3	6	14	30	7
7	5	3	3	5	5	3	3	12	27	9
7	5	4	4	3	4	3	4	11	27	4
7	5	4	3	4	5	4	4	14	29	10
7	4	3	4	5	3	3	5	12	27	10
7	4	4	3	3	4	4	4	14	26	9
7	4	5	3	3	4	4	6	14	29	9
7	5	5	3	5	4	4	3	12	29	2
7	5	4	3	5	5	3	6	15	31	4
7	5	3	5	6	4	4	4	13	31	10
7	4	6	3	5	4	3	4	12	29	7
7	4	4	3	-	-	-	-	-	11	-

(continua)



## Anexo I - Dados (adaptado de FIGUEIREDO, 1993).

**Legenda:** **P. Incubação** - período de incubação dos ovos; **L1, ..., L7** - duração dos diferentes estádios larvares;

**D.N.**- duração do estágio ninfal ou pupal; **D.L.** - duração total larvar; **Adulto** - n.º de dias no estágio adulto. Unidade: dias.

Cada linha da Tabela refere-se a um indivíduo da respectiva amostra. Fizeram-se duas experiências para cada tipo de alimentação (Dieta e Milho).

MILHO 87ovos		(continuação)									
P.Incubação	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	D.N.	D.L.	Adulto	
7	4	4	4	4	4	3	5	14	28	9	
7	3	5	-	-	-	-	-	-	8	-	
7	5	2	4	5	5	4	5	15	30	9	
7	4	4	4	4	5	4	5	13	30	8	
7	4	3	4	4	4	4	5	12	28	8	
7	4	3	3	5	4	3	3	13	25	9	
7	5	5	3	4	6	4	4	14	31	8	
7	5	3	2	4	3	4	4	15	25	9	
7	4	5	3	3	4	3	6	12	28	9	
7	5	3	4	4	4	3	5	14	28	8	
7	5	3	5	4	5	3	7	14	32	10	
7	4	3	3	3	5	3	7	14	28	10	
7	4	-	-	-	-	-	-	-	4	-	
7	5	3	3	5	4	4	6	15	30	10	
7	5	4	4	4	3	3	5	12	28	10	
7	4	3	4	4	6	3	5	13	29	10	
7	5	4	5	5	4	4	5	15	32	2	
7	4	3	3	5	4	4	6	12	29	10	
7	3	3	3	3	4	4	-	-	20	-	
7	5	3	4	3	4	3	4	13	26	10	
7	4	3	3	4	5	3	5	12	27	11	
7	4	3	3	4	5	3	4	12	26	11	