



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

Mestrado em Matemática Aplicada – Biénio 1999/2001

**UM MODELO ESTRUTURADO PARA O
ESTUDO DA DINÂMICA DA POPULAÇÃO
DA SARDINHA IBERO-ATLÂNTICA**

Ana Bela Batista dos Santos

Dissertação apresentada para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Orientador: Prof. Doutor Russell Gerardo Alpizar-Jara

Esta dissertação não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

Mestrado em Matemática Aplicada – Biénio 1999/2001

**UM MODELO ESTRUTURADO PARA O
ESTUDO DA DINÂMICA DA POPULAÇÃO
DA SARDINHA IBERO-ATLÂNTICA**



159563

Ana Bela Batista dos Santos

Dissertação apresentada para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Orientador: Prof. Doutor Russell Gerardo Alpizar-Jara

Esta dissertação não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

Ao Luís

À minha mãe, ao meu tio e ao meu irmão

Agradecimentos

O meu profundo agradecimento ao Prof. Doutor Russell Alpizar-Jara pela orientação deste trabalho, pelos conhecimentos que me transmitiu e pelo apoio, disponibilidade e incentivo que sempre me manifestou.

Uma palavra de gratidão muito especial à Investigadora do INIAP (IPIMAR), Manuela Azevedo, pela motivação e valiosas sugestões numa fase inicial deste trabalho. Agradecer também aos Investigadores do INIAP (IPIMAR) Alexandra Silva, Alberto Murta e Yorgos Stratoudakis e também a toda a equipa interdisciplinar que trabalha no projecto Pelágicos (<http://ipimar-iniap.ipimar.pt/pelagicos>) financiado pela Fundação para a Ciência e Tecnologia.

À Área Departamental de Engenharia Electrotécnica da Escola Superior de Tecnologia da Universidade do Algarve, agradeço a flexibilidade de horário que possibilitou a execução deste trabalho.

Ao Prof. Tuljapurkar, ao Prof. Karim Erzini, à Dra. Elizabeth N. Brooks e à Mestre Helena Reis o meu agradecimento por terem fornecido referências bibliográficas de difícil acesso.

Aos amigos e colegas de mestrado Elsa Amaro e Luís Rendas manifesto a minha gratidão, pela companhia, apoio, ajuda e tantas outras coisas difíceis de transpor para palavras.

Quero também agradecer aos colegas e amigos Conceição Ribeiro, Carlos Sousa e Pedro Cardoso por todo o seu apoio e encorajamento.

Agradeço também à Lara e ao Isménio a ajuda prestada nos momentos difíceis.

À minha prima Lúcia quero agradecer pelas lições de gramática.

Ao Luís agradeço por toda a ajuda com o Matlab, mas em especial pelo apoio, carinho e compreensão.

Por fim, quero agradecer profundamente à minha mãe, ao meu tio e ao meu irmão, pelo apoio e confiança que em mim sempre depositaram.

Resumo

No presente trabalho apresenta-se um modelo de populações estruturadas do tipo de Leslie/Lefkovich, com o objectivo de realizar projecções a curto e longo prazo da abundância do *stock* ibero-atlântico de sardinha (*Sardina pilchardus*), recurso de grande importância para o sector pesqueiro nacional. Para além da estimação da taxa assintótica de crescimento, o modelo determinístico permite determinar parâmetros cuja interpretação biológica é de grande relevância para a compreensão da dinâmica do recurso, tais como o momento da população, o valor reprodutivo e o tempo médio de uma geração. Os resultados obtidos através do modelo determinístico indicam, para o *stock* de sardinha, que a população projectada está próxima do equilíbrio, que cada recruta dá origem a aproximadamente um novo recruta e que o tempo de uma geração é ligeiramente superior a 3 anos. Uma análise de sensibilidade do modelo indica que as taxas anuais de fertilidade e sobrevivência nas idades mais jovens têm maior influência no crescimento assintótico da população de sardinha. Apresenta-se uma versão estocástica do modelo, onde as taxas vitais da população são sujeitas a vários cenários de variabilidade. Obtém-se assim, distribuições empíricas para os parâmetros de interesse bem como para a população total e comparam-se os resultados para os vários cenários apresentados.

A structured population model for iberio-atlantic sardine dynamics

Abstract

The work reported herein presents the development of a structured population Leslie/Lefkovich type model, in order to make short and long term projections for the iberio-atlantic sardine (*Sardina pilchardius*) stock abundance, which is a resource of great importance for the national fishing sector. In addition to the asymptotic population growth rate, other parameters such as the population momentum, the reproductive value and the generation mean time are reported. The main results indicate that the population is near equilibrium; each recruit gives origin to approximately onenew recruit, and the generation time is slightly above 3 years. A sensibility analysis of the model shows that the annual fertility and survival rates of the younger ages have a major influence on the sardine population asymptotic growth rate. A stochastic version of the model is presented, where the population vital rates are subjected to several variability scenarios. The empirical distributions of growth rates, population totals and other relevant parameters are obtained to facilitate comparison and statistical inference for various scenarios.

Índice

Agradecimentos.....	i
Resumo.....	ii
Abstract.....	iii
Índice.....	iv
Lista dos principais termos e abreviaturas.....	vi
Capítulo 1 – Introdução	1
Capítulo 2 – Modelos Estruturados	4
2.1 O grafo do ciclo de vida.....	4
2.2 O modelo matricial.....	5
2.3 Solução da equação de projecção.....	7
2.3.1 O efeito dos valores próprios.....	8
2.4 Um teorema fundamental.....	10
2.4.1 Condições necessárias e suficientes para a irredutibilidade e a primitividade.....	11
2.5 Taxa de crescimento da população: O teorema da ergodicidade (forte).....	12
2.6 Valor reprodutivo dos recrutas.....	13
2.6.1 Taxa do valor reprodutivo à nascença ou recrutamento.....	14
2.7 Dinâmica a curto prazo e convergência.....	15
2.7.1 Razão de amortecimento para o equilíbrio e convergência.....	16
2.7.2 O período de oscilações.....	16
2.7.3 Uma medida para a distância à distribuição da estrutura estável.....	17
2.7.4 Momento da população.....	17
2.8 Análise de sensibilidade.....	18

2.8.1 Sensibilidade dos valores próprios.....	19
2.8.2 Análise de elasticidade.....	20
2.8.3 Sensibilidade dos vectores próprios dominantes.....	21
Capítulo 3 – Modelo estruturado para o <i>stock</i> ibero-atlântico de sardinha	24
3.1 Pressupostos do modelo.....	24
3.2 Estrutura e parâmetros do modelo.....	25
3.3 Interpretação biológica dos parâmetros.....	27
3.3.1 Comportamento a longo prazo.....	27
3.3.2 Comportamento a curto prazo.....	29
3.3.3 Outros parâmetros relevantes da população.....	30
3.4 Análise de sensibilidade.....	31
Capítulo 4 – Modelos Estruturados com variabilidade ambiental	35
4.1 Introdução.....	35
4.2 Desenvolvimento do modelo.....	35
4.3 Teoremas para inferência estatística.....	39
4.4 Uma diferença relevante, aparentemente mínima.....	42
4.5 A taxa estocástica de crescimento, $\ln \lambda_s$	43
Capítulo 5 – Modelo estocástico estruturado para o <i>stock</i> ibero-atlântico de sardinha	45
5.1 A ligação entre as taxas vitais e o ambiente.....	45
5.2 Estrutura e parâmetros do modelo.....	46
5.2.1 Comportamento a longo prazo.....	47
5.2.2 Comportamento de curto prazo.....	56
Capítulo 6 – Conclusões e considerações finais	58
Bibliografia	61

Lista dos principais termos e abreviaturas

\mathcal{N}_i	... nodo i , $i = 0, \dots, n$;
\mathbf{A}	... matriz de projecção da população;
\mathbf{N}_t	... vector representante da estrutura da população por estádios em tempo t ;
$N_{i,t}$... número de indivíduos no estádio i em tempo t ;
P_i	... probabilidade de sobrevivência e permanência dos indivíduos no estádio i ;
G_i	... probabilidade de sobrevivência e transição dos indivíduos do estádio i para o estádio $i + 1$;
Fe_i	... fertilidade dos indivíduos no estádio i ;
λ_i	... valores próprios de uma matriz;
\mathbf{V}_i	... vectores próprios direitos da matriz \mathbf{A} ;
\mathbf{W}_i	... vectores próprios esquerdos da matriz \mathbf{A} ;
\mathbf{W}_i^T	... vector transposto do vector \mathbf{W}_i ;
\mathbf{W}_i^*	... vector transconjugado de \mathbf{W}_i ;
\mathbf{I}	... matriz identidade;
\mathbf{D}	... matriz semelhante a \mathbf{A} ;
\mathbf{V}	... matriz formada pelos vectores próprios direitos \mathbf{V}_i ;
\mathbf{W}	... matriz formada pelos vectores próprios esquerdos \mathbf{W}_i ;
$\overline{\mathbf{W}}$... matriz conjugada de \mathbf{W} ;

$\Re(\lambda)$... parte real do número complexo λ ;
$\Im(\lambda)$... coeficiente da parte imaginária do número complexo λ ;
$\bar{\lambda}$... conjugado do número complexo λ ;
$M_{(\cdot)}$... espaço das matrizes quadradas de ordem (\cdot) ;
0	... matriz nula;
P	... matriz de permutação;
o	... ordem de um grafo;
$\rho_e(\cdot)$... raio espectral de uma matriz;
T	... matriz de transição;
F_e	... matriz de fertilidade;
R	... matriz da próxima geração;
R_0	... valor reprodutivo à nascença;
T_g	... tempo de uma geração;
$\ \cdot\ $... norma de um vector;
cae	... coeficiente de amortecimento para o equilíbrio;
$\mathcal{P}_{(\cdot)}$... período das oscilações do valor próprio $\lambda_{(\cdot)}$;
$\Delta(\cdot, \cdot)$... distância entre dois vectores;
m	... momento da população;
1	... vector formado por 1's;
$\langle \cdot, \cdot \rangle$... produto interno de dois vectores;
dA	... matriz formada pelos diferenciais totais dos seus elementos, da_{ij} ;
S	... matriz de sensibilidade;
o	... produto de Hadamard;
E	... matriz de elasticidade;
S_i	... taxa instantânea de sobrevivência no estádio i ;
F_i	... coeficiente de mortalidade devida à pesca no estádio i ;
M_i	... coeficiente de mortalidade natural no estádio i ;

ρ	... número de recrutas de sardinha por adulto;
f_i	... fracção de sardinhas adultas no estádio i ;
Ω	... espaço de amostragem;
\mathcal{F}	... σ -álgebra de subconjuntos de Ω ;
(Ω, \mathcal{F}, P)	... espaço de probabilidade;
X	... variável aleatória;
$E(\cdot)$... esperança matemática;
$\xrightarrow{q.c.}$... convergência quase certa;
$\ln \lambda_s$... taxa estocástica de crescimento;
σ	... desvio padrão;
\xrightarrow{d}	... convergência em distribuição;
$N(0,1)$... lei normal unitária;
$\Phi(x)$... função de distribuição da lei Normal unitária;
R_t	... taxa de crescimento em tempo t ;
N_t	... tamanho total da população;
$(\hat{\cdot})$... estimador;
Var	... variância;
Lognormal(a, b^2)	... lei lognormal;
Beta(α, β)	... lei beta;
i.i.d.	... independentes e identicamente distribuídas.

Capítulo 1 – Introdução

A dinâmica das populações animais tem sido objecto de estudo de vários autores, nomeadamente no que se refere à dinâmica de populações sujeitas a exploração. A formulação e proposta de medidas para a gestão dos recursos da pesca requerem a realização de projecções a curto e longo prazo da sua abundância e captura. Os modelos mais usados nas pescas são modelos determinísticos e baseiam-se na teoria dos modelos demográficos. Outros modelos, como os modelos de tabelas de vida, têm também sido usados por apresentarem uma estrutura simples e permitirem uma interpretação biológica directa dos seus parâmetros, mas pressupõem que a população é estável. Os modelos que são considerados como extensões das tabelas de vida têm como precursores Leslie (1945), Lewis (1942) e Bernadelli (1941), sendo os artigos de Leslie (1945, 1948a, 1948b) os que tiveram mais influência no seu desenvolvimento inicial. Posteriormente, Lefkovitch (1965) introduziu os modelos matriciais classificados por estádios de desenvolvimento, como alternativa à idade cronológica e Usher (1966) sugeriu os modelos matriciais classificados por tamanhos. Em 1967, Keyfitz e Goodman demonstraram a analogia entre os modelos matriciais e os modelos de equações integrais e de equações às diferenças. Keyfitz, em 1968, compilou toda a teoria subjacente a estes desenvolvimentos no livro *Introduction to the mathematics of population*. Só a partir dessa altura é que os ecologistas começaram a utilizar mais regularmente este tipo de modelos. Mais recentemente, estes modelos têm sido usados para estudar a dinâmica de várias espécies de peixes:

- Hayes (2000), num contexto geral;
- Pertierra *et al.* (1997), para a anchova (*Engraulis encrasicolus*);
- Lo *et al.* (1995), também para a anchova (*Engraulis mordax*) e para a sardinha do Oceano Pacífico (*Sardinops sagax*);

-
- Smith *et al.* (1992), novamente para a sardinha do Oceano Pacífico;
 - Kareiva *et al.* (2000), para o salmão (*Oncorhynchus tshawytscha*);
 - Hinrichsen (2002), também para a mesma espécie de salmão;
 - Caswell *et al.* (1984), para o salmão do Oceano Atlântico (*Salmo salar*);
 - Heifetz *et al.* (1998), para o “sablefish” (*Anoplopoma fimbria*);
 - Quinlan *et al.* (1999), para o sável do Oceano Atlântico (*Brevoortia tyrannus*));
 - Carvalho *et al.* (2001), para o Galhudo Malhado (*Squalus Acanthias Linneus*).

Outras aplicações de interesse na área dos modelos estruturados são Alpizar-Jara *et al.* (2001), para os perus selvagens e Reis (2000), para insectos. Uma outra aplicação de interesse para o estudo da população de sardinha (*Sardina pilchardus*) é fornecida por Zwolinsky (2003).

No presente trabalho é desenvolvido um modelo estruturado de populações, do tipo de Leslie/Lefkovich, em que a população projectada, sardinha (*Sardina pilchardus*), depende fortemente da fecundidade e sobrevivência das fêmeas adultas em cada estágio. Na prática, a informação para estimar estas taxas vitais é difícil de obter, em particular quando se trata da fase não explorada do recurso cujas estimativas apresentam muita variabilidade.

O modelo desenvolvido neste trabalho é usado para projectar, a curto e longo prazo, a abundância do stock ibero-atlântico de sardinha, sendo este um recurso de grande importância para o sector pesqueiro nacional.

Após esta breve introdução, no Capítulo 2 apresenta-se a definição e os principais fundamentos teóricos dos modelos estruturados, incluindo a sua descrição através do grafo do ciclo de vida das populações e o potencial da análise dos modelos determinísticos. Enuncia-se o Teorema de Perron-Frobenius e são definidos vários parâmetros de interesse biológico, assim como as suas interpretações. Finalmente, apresentam-se as principais técnicas de análise de perturbação: análise de sensibilidade e análise de elasticidade.

No Capítulo 3 são aplicados os conceitos e as técnicas anteriormente referidos para o desenvolvimento de um modelo para o caso da população da sardinha ibero-atlântica. Analisam-se vários parâmetros biológicos, efectuam-se projecções sob vários horizon-

tes temporais e posteriormente procede-se à análise de perturbação do modelo, identificando os parâmetros aos quais a taxa assintótica de crescimento é mais sensível.

No Capítulo 4 são apresentados alguns conceitos e os resultados teóricos principais de modo a incorporar variabilidade ambiental nos modelos tratados no Capítulo 2.

No Capítulo 5 é desenvolvido um modelo mais abrangente para a população da sardinha ibero-atlântica, pois, em virtude da análise de perturbação efectuada no Capítulo 3, considera-se que os parâmetros relativos à fertilidade e à sobrevivência são afectados por variabilidade estocástica, que irá reflectir a variabilidade ambiental a que a população está sujeita.

No Capítulo 6 são discutidos os resultados obtidos e retiram-se as conclusões do presente trabalho.

Por fim convém referir que para a implementação do modelo foi utilizado o programa MATLAB 6.1 (Mathworks, 2001).

Alguns dos resultados da aplicação prática deste trabalho, em particular do Capítulo 3, foram publicados nas actas do *X Congresso da Sociedade Portuguesa de Estatística* (Santos *et al.*, 2003).

Capítulo 2 – Modelos estruturados

O ciclo de vida é a unidade fundamental de descrição de um ser vivo. O estudo do ciclo de vida no sentido da dinâmica das populações requer uma forma de relacionar o indivíduo e a população. A dinâmica de uma população é determinada pelas taxas vitais dos indivíduos que a compõem, isto é, taxas de nascimento, crescimento, maturidade, fertilidade e mortalidade. Os modelos estruturados de populações fornecem, de forma explícita, a ligação entre o indivíduo e a população, sendo construídos em torno de uma simples descrição do ciclo de vida das populações.

2.1 O grafo do ciclo de vida

Para a construção do grafo dirigido do ciclo de vida de uma população deve ter-se em conta:

- a escolha de uma colecção finita e discreta de s estádios em função dos quais é descrito o ciclo de vida;
- a escolha cuidadosa de um intervalo de projecção, definindo a unidade discreta de tempo do modelo. A estrutura do grafo e a matriz resultante dependem da unidade de tempo considerada;
- a criação de um *nodo* (ou vértice) (Wilson *et al.*, 1990) para cada estádio. A ordem da sua numeração é irrelevante, mas é por vezes conveniente iniciar a numeração nos indivíduos mais jovens (recrutas). Assim considera-se que \mathcal{N}_i representa o nodo i .

Na criação do grafo é habitual colocar uma linha direita ou um arco, isto é, uma *aresta* de \mathcal{N}_i para \mathcal{N}_j se um indivíduo no estádio i em tempo t pode contribuir (por

desenvolvimento ou reprodução) para os indivíduos do estágio j em tempo $t + 1$. Se um indivíduo no estágio i em tempo t pode contribuir para os indivíduos do mesmo estágio i em tempo $t + 1$ (por exemplo, permanecendo no mesmo estágio entre duas unidades temporais consecutivas), coloca-se um arco de \mathcal{N}_i para ele próprio e esse arco é denominado por *laço*. Denomina-se por $a_{i+1,j+1}$ o coeficiente na aresta de \mathcal{N}_j para \mathcal{N}_i que representa o número de indivíduos no estágio i em tempo $t + 1$ por indivíduo no estágio j em tempo t . Estes coeficientes podem ser probabilidades de transição ou valores reprodutivos.

2.2 O modelo matricial

O grafo do ciclo de vida é isomorfo à matriz quadrada, $s \times s$, \mathbf{A} , chamada matriz de projecção da população na equação

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{N}_t, \quad (2.1)$$

onde $\mathbf{N}_t = \{N_{i,t}, i = 0, 1, 2, \dots, s - 1\}$ é o vector que representa a estrutura da população por estádios em tempo t . A regra para gerar a matriz das projecções é simples: $a_{i+1,j+1}$ é o coeficiente do arco de \mathcal{N}_j para \mathcal{N}_i no grafo do ciclo de vida. A título de exemplo, considere-se o grafo do ciclo de vida de uma população apresentado na Figura 2.1.

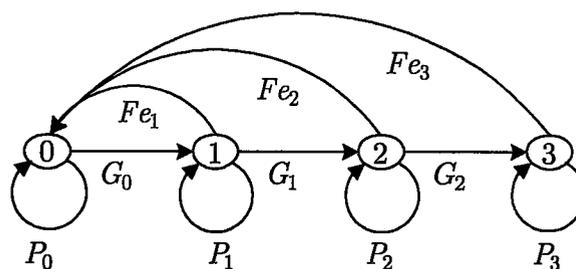


Figura 2.1: Grafo do ciclo de vida para um modelo *standard* classificados por estádios.

A matriz de projecção correspondente ao grafo da Figura 2.1 é

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} P_0 & F_e_1 & F_e_2 & F_e_3 \\ G_0 & P_1 & 0 & 0 \\ 0 & G_1 & P_2 & 0 \\ 0 & 0 & G_2 & P_3 \end{bmatrix}.$$

Esta matriz possui:

- elementos não negativos na diagonal principal, correspondentes a indivíduos que sobrevivem e permanecem no mesmo estágio com probabilidade P_i ;
- elementos não negativos na subdiagonal, correspondentes a indivíduos no estágio i que sobrevivem e transitam para o estágio $i + 1$ com probabilidade G_i ;
- elementos não negativos no restante da primeira linha da matriz \mathbf{A} , correspondentes à fertilidade dos indivíduos no estágio i , $F e_i$.

Quando a classificação por estádios coincide com as idades ou classes etárias, então estamos no caso das matrizes de Leslie (1945).

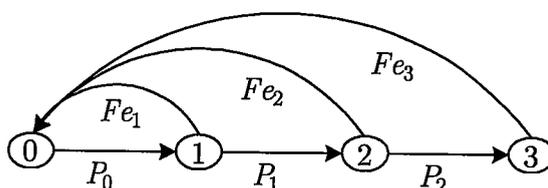


Figura 2.2: Grafo do ciclo de vida para um modelo *standard* classificado por idades.

A matriz de projecção correspondente ao grafo da Figura 2.2 é

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & F e_1 & F e_2 & F e_3 \\ P_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}.$$

Esta matriz possui:

- elementos não negativos na subdiagonal, correspondentes a indivíduos que sobrevivem, com probabilidade P_i , tornando-se uma unidade de tempo mais velhos;
- elementos não negativos na primeira linha, correspondentes à fertilidade *per-capita* da classe etária i , $F e_i$.

É de notar que não é necessário construir o grafo do ciclo de vida para obter a matriz de projecção da população, mas fazê-lo obriga a tomar em consideração as transições que ocorrem durante um intervalo de tempo da projecção.

Por vezes, é conveniente classificar os indivíduos segundo dois ou mais estádios, por exemplo através dos seguintes métodos:

- combinar a idade, o tamanho, ou o estádio com a localização geográfica. Tais modelos podem incorporar variação espacial nas taxas vitais e nos processos que transferem os indivíduos de um local para outro. Existe vasta literatura sobre tais modelos na demografia humana, onde são chamados modelos multi-regionais. Os ecologistas chamam-lhes modelos de *metapopulações* (Heifetz, *et al.*, 1998);
- combinar múltiplas classificações demográficas, tais como a idade e o tamanho, a idade e o estádio, etc.. Estes modelos são chamados modelos multi-estádio ou multidimensionais (Land *et al.*, 1982, Law, 1983, Schoen, 1988, Van Groenendael *et al.*, 1988).

Estes modelos têm o mesmo tipo de matriz de projecção, consistindo a diferença no facto de cada multiestádio corresponder a uma submatriz e não a um elemento.

2.3 Solução da equação de projecção

Usando o modelo (2.1) podemos projectar sucessivamente uma população a partir de uma determinada condição inicial, N_0 , e obter a solução explícita para a projecção da população em tempo t ,

$$N_t = A^t \cdot N_0. \quad (2.2)$$

Vão agora estudar-se as propriedades desta equação matricial, uma vez que a solução analítica deste sistema de equações produz as ferramentas básicas para a análise demográfica. Os valores próprios λ_i , $i = 1, \dots, s$, e os vectores próprios direitos, V_i , e esquerdos, W_i , de A a eles associados, satisfazem

$$AV_i = \lambda_i V_i \quad (2.3)$$

$$W_i^* A = \lambda_i W_i^*, \quad (2.4)$$

onde W_i^* é o vector transconjugado de W_i . Os valores próprios são soluções da equação característica

$$\det(A - \lambda I) = 0. \quad (2.5)$$

A dinâmica da população é determinada pelo comportamento de A^t . Se A fosse uma matriz diagonal a resposta seria imediata,

$$\mathbf{A}^t = \begin{bmatrix} a_{11}^t & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & a_{22}^t & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & a_{ss}^t \end{bmatrix},$$

e os elementos da matriz corresponderiam aos seus valores próprios.

Se \mathbf{A} não é diagonal, mas possui vectores próprios linearmente independentes, é *semelhante* a uma matriz diagonal \mathbf{D} cujos elementos são os valores próprios λ_i . Isto é, existe uma matriz não-singular \mathbf{V} tal que:

$$\mathbf{V}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{V} = \mathbf{D}, \text{ ou de modo equivalente}$$

$$\mathbf{A} = \mathbf{V}\mathbf{D}\mathbf{V}^{-1}, \text{ conseqüentemente}$$

$$\mathbf{A}^t = \mathbf{V}\mathbf{D}^t\mathbf{V}^{-1}, \text{ i.e.,}$$

$$\mathbf{A}^t = \mathbf{V} \begin{bmatrix} \lambda_1^t & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \lambda_s^t \end{bmatrix} \mathbf{V}^{-1}. \quad (2.6)$$

$\mathbf{V}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{V} = \mathbf{D} \Rightarrow \mathbf{A}\mathbf{V} = \mathbf{V}\mathbf{D}$; assim as colunas de \mathbf{V} são os vectores próprios direitos de \mathbf{A} , \mathbf{V}_i .

$\mathbf{V}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{V} = \mathbf{D} \Rightarrow \mathbf{V}^{-1}\mathbf{A} = \mathbf{D}\mathbf{V}^{-1}$; assim, as linhas de \mathbf{V}^{-1} são os conjugados dos vectores próprios esquerdos, \mathbf{W}_i , de \mathbf{A} . Então pode escrever-se

$$\begin{aligned} \mathbf{N}_t &= \mathbf{A}^t\mathbf{N}_0 \\ &= \mathbf{V}\mathbf{D}^t\overline{\mathbf{W}}\mathbf{N}_0 \\ &= \sum_i \lambda_i^t \mathbf{V}_i \mathbf{W}_i^* \mathbf{N}_0. \end{aligned} \quad (2.7)$$

2.3.1 O efeito dos valores próprios

O comportamento a longo e a curto prazo⁽¹⁾ de \mathbf{N}_t , depende dos valores próprios⁽²⁾ λ à medida que eles são sucessivamente elevados a potências mais elevadas. Os valores próprios são soluções da equação característica, podendo ser reais ou complexos. A sua contribuição para a solução pode ser resumida como se segue:

⁽¹⁾ Na literatura inglesa é utilizado o termo "transient behavior".

⁽²⁾ De modo a não tornar a notação demasiado pesada, omitiremos os índices dos valores próprios nesta secção.

-
- Se λ é positivo, então λ^t conduz a um crescimento exponencial se $\lambda > 1$ ou um decrescimento exponencial se $\lambda < 1$.
 - Se $-1 < \lambda < 0$, então λ^t provoca oscilações decrescentes com um período igual a 2.
 - Se $\lambda < -1$, então λ^t provoca oscilações divergentes com período 2.
 - Os valores próprios complexos produzem oscilações. Se⁽³⁾ $\lambda = \Re e(\lambda) + \Im m(\lambda)i$, utilizando a forma trigonométrica ou polar dos complexos, pode escrever-se $\lambda = |\lambda|(\cos(\theta) + i \text{sen}(\theta))$, onde $|\lambda| = \sqrt{(\Re e(\lambda))^2 + (\Im m(\lambda))^2}$ é a magnitude (ou módulo) de λ e $\theta = \arctg(\Im m(\lambda)/\Re e(\lambda))$ é o ângulo formado por λ no plano complexo (plano D'Argand). Elevando λ à t -ésima potência obtém-se $\lambda^t = |\lambda|^t (\cos(t\theta) + i \text{sen}(t\theta))$.

Os valores próprios complexos surgem em pares conjugados, de modo que $\bar{\lambda} = \Re e(\lambda) - \Im m(\lambda)i$ também será um valor próprio. A solução para a equação da projecção irá conter assim termos da forma $\lambda^t + \bar{\lambda}^t = |\lambda|^t 2 \cos(t\theta)$.

Assim, à medida que um valor próprio complexo é elevado a potências cada vez mais elevadas, a sua magnitude $|\lambda|^t$ cresce ou decresce exponencialmente, dependendo do facto de $|\lambda| > 1$ ou $|\lambda| < 1$. O seu ângulo no plano complexo aumenta θ vezes em cada unidade de tempo, completando uma oscilação com período $2\pi/\theta$.

Apesar do facto de λ ser real ou complexo, a fronteira entre o crescimento ou decrescimento da população é quando $|\lambda| = 1$.

A equação (2.7) pode escrever-se como:

$$\mathbf{N}_t = \sum_i c_i \lambda_i^t \mathbf{V}_i, \text{ onde } c_i = \mathbf{W}_i^* \mathbf{N}_0. \quad (2.8)$$

Esta decompõe o crescimento de uma população classificada por estádios num conjunto de contribuições exponenciais associadas a cada valor próprio.

O conjunto dos valores próprios da matriz de projecção (referido como o espectro dos valores próprios da matriz) revela assim grande importância na dinâmica da população. Muita desta informação é independente das condições particulares da população

⁽³⁾ i designa aqui a unidade imaginária, $i = \sqrt{-1}$.

inicial, uma vez que as condições iniciais afectam apenas os coeficientes c_i e não os valores próprios ou os vectores próprios.

2.4 Um teorema fundamental

O teorema que iremos enunciar nesta secção é de primordial importância para a análise assintótica dos modelos aqui referidos. Nesse sentido, irão introduzir-se alguns conceitos fundamentais para a sua compreensão.

Uma matriz \mathbf{A} diz-se não-negativa se todos os seus elementos são maiores ou iguais a zero e representa-se por $\mathbf{A} \geq \mathbf{0}$. As matrizes não-negativas podem ser classificadas em matrizes redutíveis e irredutíveis; as matrizes irredutíveis por sua vez podem ser classificadas como primitivas e não primitivas.

Definição 2.1: Seja M_s o espaço das matrizes quadradas de ordem s . Uma matriz $\mathbf{A} \in M_s$ diz-se redutível se verificar uma das seguintes condições:

- i)* $s = 1$ e $\mathbf{A} = \mathbf{0}$;
- ii)* $s \geq 2$, existe uma matriz de permutação $\mathbf{P} \in M_s$ e $\exists r \in \mathbb{N} : 1 \leq r \leq s - 1$ tal que

$$\mathbf{P}^T \mathbf{A} \mathbf{P} = \begin{bmatrix} \mathbf{B} & \mathbf{C} \\ \mathbf{0} & \mathbf{H} \end{bmatrix}$$

onde $\mathbf{B} \in M_r$, $\mathbf{H} \in M_{s-r}$, $\mathbf{C} \in M_{r,s-r}$ e $\mathbf{0} \in M_{s-r,r}$ é a matriz nula.

Uma matriz diz-se *irredutível*, se não for redutível.

Definição 2.2: Uma matriz $\mathbf{A} \in M_s$ diz-se primitiva se for irredutível e possuir apenas um valor próprio de módulo máximo.

Uma propriedade característica das matrizes primitivas é:

$$\exists n \in \mathbb{N} : \mathbf{A}^n > \mathbf{0}.$$

No contexto dos grafos do ciclo de vida de populações diz-se que um *caminho* do nodo \mathcal{N}_i para o nodo \mathcal{N}_j é uma sequência de arestas, no sentido das setas, que começa em \mathcal{N}_i e acaba em \mathcal{N}_j e não passando por nenhum nodo mais do que uma vez. Um laço é um caminho de um nodo para si mesmo. A *ordem* de um caminho ou de um laço é o número de arcos que este contém.

Se o grafo do ciclo de vida de uma matriz não-negativa contém um caminho entre um qualquer par de nodos distintos \mathcal{N}_i e \mathcal{N}_j então o grafo diz-se *fortemente conexo* (Horn *et al.*, 1985, Basilevsky, 1983). Esta é uma propriedade característica das matrizes irredutíveis. A maior parte dos grafos de ciclos de vida são irredutíveis.

Uma condição suficiente para o grafo do ciclo de vida de uma população ser primitivo é a existência de quaisquer duas classes etárias adjacentes com fertilidade positiva (Sykes, 1969, Demetrius, 1971). Para modelos classificados por estádios, irredutíveis, uma condição suficiente para serem primitivos é a presença de pelo menos um laço. A maior parte das matrizes de projecção de populações são primitivas. As únicas excepções significativas são, nas matrizes classificadas por idades, aquelas que possuem uma única classe reprodutiva (ex: salmão do Pacífico, etc.). Uma matriz não primitiva diz-se *cíclica*.

2.4.1 Condições necessárias e suficientes para a irredutibilidade e a primitividade

É simples avaliar a irredutibilidade e primitividade de matrizes pequenas por inspecção do grafo do ciclo de vida, mas para matrizes de grande dimensão, essa pode ser uma tarefa difícil. Suponhamos que $\mathbf{A}_{s \times s}$ é uma matriz não negativa. Então (Horn *et al.*, 1985):

- \mathbf{A} é irredutível se e só se $(\mathbf{I} + \mathbf{A})^{s-1}$ é positiva;
- seja σ a ordem do menor arco do grafo do ciclo de vida representado em \mathbf{A} . A matriz \mathbf{A} é primitiva se e só se $\mathbf{A}^{s+\sigma(s-2)}$ é positiva. Uma vez que o expoente aumenta com σ , este resultado pode ser aplicado podendo σ ser a ordem de qualquer arco existente no grafo do ciclo de vida;
- a matriz \mathbf{A} é primitiva sse \mathbf{A}^{s^2-2s+2} é positiva.

É de salientar que o facto de uma matriz ser irredutível, ou primitiva, é determinado pela posição dos seus elementos a_{ij} , sendo independente dos seus valores numéricos. Assim, é por vezes conveniente avaliar essas propriedades utilizando a *matriz de adjacência* de \mathbf{A} , matriz que possui zeros nos elementos homólogos aos zeros de \mathbf{A} e 1's nos elementos homólogos aos elementos positivos de \mathbf{A} .

Existe um conjunto de resultados, colectivamente conhecido como teorema de Perron-Frobenius, que descreve as propriedades dos valores próprios e vectores próprios

de uma matriz \mathbf{A} não-negativa e primitiva e cujas múltiplas aplicações vão muito para além do contexto deste trabalho (MacCluer, 2000).

Teorema 2.1 (Perron-Frobenius): Seja $\mathbf{A} \in M_s$ e suponha-se também que \mathbf{A} é não negativa e primitiva. Então:

- a) O raio espectral⁽⁴⁾, ρ_e , da matriz \mathbf{A} é positivo e designa-se por λ_1 ;
- b) λ_1 é um valor próprio de \mathbf{A} de módulo máximo;
- c) Existem dois vectores positivos \mathbf{V}_1 e \mathbf{W}_1 tais que $\mathbf{A}\mathbf{V}_1 = \lambda_1\mathbf{V}_1$ e $(\mathbf{W}_1)^T \mathbf{A} = (\mathbf{W}_1)^T \lambda_1$;
- d) λ_1 é um valor próprio simples de \mathbf{A} , algebricamente (e, conseqüentemente, também geometricamente);
- e) $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbf{A}^t}{(\lambda_1)^t} = \mathbf{B} = \mathbf{V}_1 \mathbf{W}_1^T > \mathbf{0}$, onde os vectores \mathbf{W}_1 e \mathbf{V}_1 estão escalonados de modo que $\mathbf{W}_1^T \mathbf{V}_1 = 1$.

Para uma demonstração, pode consultar-se por exemplo Horn *et al.* (1985), ou Seneta (1980). Outras referências relevantes são Cohen (1979) e Caswell (2001).

2.5 Taxa de crescimento da população: o teorema da ergodicidade (forte)

Uma população diz-se ergódica se o seu eventual comportamento é independente do seu estádio inicial. A maior parte dos modelos matriciais invariantes no tempo são ergódicos na asserção mais forte do termo. Neste contexto, o conceito de ergodicidade é uma consequência do teorema de Perron-Frobenius. Portanto o valor próprio dominante, λ_1 , determina as propriedades ergódicas do crescimento da população. Considerando novamente (2.8), tem-se

$$\mathbf{N}_t = c_1 \lambda_1^t \mathbf{V}_1 + c_2 \lambda_2^t \mathbf{V}_2 + c_3 \lambda_3^t \mathbf{V}_3 + \dots$$

onde os valores próprios estão numerados por ordem decrescente de grandeza em valor absoluto. Dividindo ambos os membros da equação por λ_1^t , vem

$$\frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} = c_1 \mathbf{V}_1 + c_2 \frac{\lambda_2^t}{\lambda_1^t} \mathbf{V}_2 + c_3 \frac{\lambda_3^t}{\lambda_1^t} \mathbf{V}_3 + \dots \quad (2.9)$$

Então quando $t \rightarrow \infty$, vem

⁽⁴⁾ O raio espectral de uma matriz é por definição o máximo dos módulos dos seus valores próprios.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_t}{\lambda_1^t} = c_1 \mathbf{V}_1. \quad (2.10)$$

Este resultado é conhecido como o teorema de ergodicidade (forte) (Cohen, 1979), onde se mostra que, se \mathbf{A} for primitiva, a dinâmica a longo prazo da população é descrita pela taxa de crescimento da população λ_1 e pela estrutura da população estável \mathbf{V}_1 .

Uma vez que os vectores próprios são determinados “a menos de uma constante”, \mathbf{V}_1 pode ser escalonado de forma conveniente, por exemplo, de modo a que a soma dos seus elementos seja igual a 1, representando assim proporções, ou de modo que a sua soma seja 100 e assim represente percentagens.

Por outro lado, por (2.8), podemos verificar que o tamanho da população total é assintoticamente proporcional a uma soma pesada da população inicial, onde os pesos são fornecidos por \mathbf{W}_1 , isto é, \mathbf{W}_1 fornece as contribuições relativas de cada idade ou estágio à população estável. Consequentemente, este vector pode ser interpretado como vector associado ao valor reprodutivo. O vector \mathbf{W}_1 é usualmente normalizado de modo a que o seu primeiro elemento seja igual à unidade, para que se possa comparar o valor reprodutivo de cada um dos estádios relativamente ao valor reprodutivo dos recrutas.

2.6 Valor reprodutivo dos recrutas

$$\text{Considerando agora } \mathbf{A} = \mathbf{T} + \mathbf{F}_e \quad (2.11)$$

onde \mathbf{T} e \mathbf{F}_e são matrizes não-nulas e não-negativas tais que

$$\sum_{i=1, \dots, s} t_{ij} \leq 1, \quad j = 1, \dots, s, \quad (2.12)$$

onde t_{ij} são os elementos da matriz \mathbf{T} ; as matrizes \mathbf{T} e \mathbf{F}_e são denominadas por *matriz de transição* e *matriz de fertilidade*, respectivamente.

Uma vez que as matrizes \mathbf{T} são matrizes triangulares inferiores e que não se consideram populações imortais, os elementos $t_{ii} < 1, \forall i$, logo

$$\rho_e(\mathbf{T}) < 1, \quad (2.13)$$

onde $\rho_e(\mathbf{T})$ representa o raio espectral de \mathbf{T} .

O resultado (2.13) pode mostrar-se ser equivalente a

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbf{T}^k = \mathbf{0} \quad (\text{Horn } et \text{ al.}, 1985). \quad (2.14)$$

Uma matriz com esta propriedade diz-se convergente. Verifica-se que,

$(\mathbf{I} + \mathbf{T} + \mathbf{T}^2 + \dots + \mathbf{T}^{n-1})(\mathbf{I} - \mathbf{T}) = \mathbf{I} - \mathbf{T}^n$, então

$\mathbf{I} + \mathbf{T} + \mathbf{T}^2 + \dots + \mathbf{T}^{n-1} = (\mathbf{I} - \mathbf{T}^n)(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$, e por (2.14),

$\mathbf{I} + \mathbf{T} + \mathbf{T}^2 + \dots = (\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$.

Seja $\mathbf{R} = \mathbf{F}_e(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$. (2.15)

Então

$\mathbf{R}\mathbf{N}_0 = \mathbf{F}_e\mathbf{N}_0 + \mathbf{F}_e\mathbf{T}\mathbf{N}_0 + \mathbf{F}_e\mathbf{T}^2\mathbf{N}_0 + \dots$, (2.16)

que representa a distribuição com respeito ao estágio aquando do nascimento de todos os descendentes recém-nascidos acumulados durante a vida inteira da população \mathbf{N}_0 . Irá chamar-se ao raio espectral de \mathbf{R} , $\rho_e(\mathbf{R})$, o valor reprodutivo à nascença do modelo, R_0 , e a \mathbf{R} a matriz da próxima geração (Caswell, 2001, Cushing *et al.*, 1994). Os elementos r_{ij} de \mathbf{R} fornecem a produção esperada durante o tempo de vida de descendentes do tipo $i - 1$ de um indivíduo que se encontra no estágio $j - 1$. \mathbf{R} projecta a população de uma geração para a próxima e R_0 é a taxa de crescimento por geração. Quando existe apenas um tipo de descendentes, R_0 representa também o número esperado de descendentes produzidos por um indivíduo durante a sua vida.

2.6.1 Taxa do valor reprodutivo à nascença ou recrutamento

O resultado principal que irá ser apresentado nesta secção é de algum modo uma generalização de um teorema devido a Cushing *et al.* (1994).

Teorema 2.2 (Li *et al.*, 2002): Suponhamos um modelo matricial *standard* para a dinâmica de uma população que satisfaça (2.1) e (2.11), e assumindo que a matriz de projecção $\mathbf{A} = \mathbf{T} + \mathbf{F}_e$ é irredutível, onde \mathbf{T} é não-nula e satisfaz (2.13). Designe-se o factor de crescimento $\rho_e(\mathbf{A})$ por λ_1 e o valor reprodutivo à nascença $\rho_e(\mathbf{R})$, por R_0 , onde $\mathbf{R} = \mathbf{F}_e(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$. Suponha-se $R_0 > 0$. Então

$$\rho_e(\mathbf{T} + \mathbf{F}_e / R_0) = 1 \tag{2.17}$$

e verifica-se uma das seguintes condições:

$$\lambda_1 = R_0 = 1, \quad 1 < \lambda_1 < R_0, \text{ ou } \quad 0 < R_0 < \lambda_1 < 1. \tag{2.18}$$

Como \mathbf{A} é uma matriz primitiva não negativa, o inverso de λ_1 pode ser interpretado como um factor para o escalonamento das matrizes de fertilidade e de transição de modo a obter um modelo com qualquer população inicial, eventualmente estacionária, isto é, $\rho_e(\mathbf{A}/\lambda_1) = 1$. De modo semelhante, uma vez que $R_0 > 0$, pode deixar-se a

matriz de transição fixa e escalonar apenas a matriz das fertilidades pelo inverso de R_0 . Assim, no modelo resultante cada população inicial tenderá para uma população estacionária, que é única a menos de uma constante multiplicativa. No caso dos modelos matriciais classificados por idades (matrizes de Leslie), o valor reprodutivo à nascença da matriz \mathbf{R} , $R_0 = r_{11}$, é dado pela expressão seguinte:

$$R_0 = Fe_0 + \sum_{i=1}^{s-1} \left(Fe_i \prod_{j=0}^{i-1} P_j \right), \quad (2.19)$$

que pode ser interpretada como o número esperado de descendentes por um novo indivíduo no decurso do seu tempo de vida. Neste caso, R_0 iguala a taxa do valor reprodutivo à nascença definido em artigos mais antigos (Bernardelli 1940, Lewis 1942).

A interpretação de $\lambda_1 = R_0 = 1$ é:

Para cada população inicial, deverá existir uma classe de recém-nascidos que durante a sua vida produzirão pelo menos o mesmo número de descendentes na mesma classe. Além disso, existe uma população de recém-nascidos (que corresponde às linhas não-nulas de \mathbf{F}_e) que durante a sua vida irá reproduzir-se exactamente se e só se existe uma população estacionária (no entanto, é de notar que esta população de recém-nascidos não faz parte, em geral, de uma população estacionária). No caso das matrizes de Leslie, $R_0 = 1$ se e só se $\lambda_1 = 1$, isto é, qualquer população é eventualmente estacionária se e só se o número esperado de descendentes por um novo indivíduo no decurso do seu tempo de vida é 1. A partir dos resultados referidos, podem obter-se medidas para o *tempo de uma geração*, ou seja o tempo necessário para que a população aumente proporcionalmente a um factor R_0 (Caswell, 2001), isto é,

$$T_g = \frac{\ln R_0}{\ln \lambda_1}. \quad (2.20)$$

2.7 Dinâmica a curto prazo e convergência

O valor próprio dominante da matriz \mathbf{A} fornece a taxa assintótica de crescimento da população. A população crescerá com esta taxa se as actuais condições ambientais se mantiverem indefinidamente. Este é portanto um acontecimento de difícil concretização, sendo por vezes útil calcular medidas para a dinâmica de curto prazo. A aproximação mais simples é a projecção por simulação numérica, que mostra exactamente o que acontece à população partindo de quaisquer condições iniciais específicas.

2.7.1 Razão de amortecimento para o equilíbrio e convergência

Uma aproximação mais geral para o comportamento a curto prazo consiste em utilizar a equação (2.8) para estudar a taxa de convergência para a estrutura da população estável e as oscilações produzidas pelos valores próprios subdominantes durante a convergência (ver por exemplo Lefkovich, 1971). A eventual taxa de convergência para a estrutura da população estável é dominada pelos valores próprios com o segundo maior módulo. Partindo de (2.9), verifica-se que a convergência será tanto mais rápida quanto maior for o valor de λ_1 relativamente aos outros valores próprios. Este facto conduz à definição de *coeficiente de amortecimento para o equilíbrio*, isto é,

$$\text{cae} = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|}. \quad (2.21)$$

A partir de (2.9) obtém-se,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} - c_1 \mathbf{V}_1 - c_2 (\text{cae})^{-t} \mathbf{V}_2 \right) = \mathbf{0}, \quad (2.22)$$

Assim, para valores elevados de t ,

$$\left\| \frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} - c_1 \mathbf{V}_1 \right\| \leq k (\text{cae})^{-t} = k e^{-t \ln(\text{cae})}, \quad (2.23)$$

para alguma constante k . Isto é, a convergência para a estrutura estável é assintoticamente exponencial, com uma ordem pelo menos tão rápida como $\ln(\text{cae})$.

2.7.2 O período de oscilações

Quando os valores próprios complexos são elevados a sucessivas potências, produzem oscilações na distribuição dos estádios, com um período dado por

$$\mathcal{P}_k = \frac{2\pi}{\theta_k} = \frac{2\pi}{\text{arc tg}(\Im m(\lambda_k) / \Re e(\lambda_k))}, \quad (2.24)$$

onde θ_k é o ângulo formado por λ_k no plano complexo e $\Re e(\lambda_k)$ e $\Im m(\lambda_k)$ são as partes real e imaginária de λ_k , respectivamente.

A componente oscilatória de maior período é a que está associada a λ_2 . Nos modelos classificados por idades, \mathcal{P}_2 é aproximadamente igual à idade média da primeira reprodução na população estável. Assim, seria de esperar que perturbações na distribuição etária estável fossem seguidas por oscilações amortecidas com um período aproximadamente igual ao tempo de uma geração.

Em ciclos de vida complexos⁽⁵⁾, \mathcal{P}_2 não pode ser identificado com a idade média de reprodução, mas continua a medir o período das oscilações fornecidas pelo maior valor próprio subdominante.

2.7.3 Uma medida para a distância à distribuição da estrutura estável

No âmbito do estudo da dinâmica a curto prazo, é útil poder medir a distância entre duas distribuições por estádios, ou entre uma distribuição de estados observada e a distribuição estável. Keyfitz (1968, p. 47) propôs uma medida para analisar esta distância, equivalente a

$$\Delta(\mathbf{X}, \mathbf{V}_1) = \frac{1}{2} \sum_i |x_i - v_i|, \quad (2.25)$$

onde se considera que $\|\mathbf{V}_1\| = 1$ e $\mathbf{X} = \frac{\mathbf{N}_t}{\|\mathbf{N}_t\|}$ e $\|\mathbf{N}_t\|$ representa o tamanho total da população, num instante t . Esta é uma medida comum para a distância entre dois vectores probabilísticos. O seu valor máximo é 1 e o seu mínimo é 0, quando os vectores são idênticos.

2.7.4 Momento da população

Considere-se que uma população está a crescer com um conjunto de determinadas taxas vitais, e imagine-se que instantaneamente se mudam essas taxas para um conjunto de taxas estacionárias, isto é, de modo a que $\lambda_1 = 1$. A população eventualmente deixará de crescer, mas, a não ser que a sua estrutura coincida com a estrutura da população estável das novas taxas vitais, não deixará de crescer imediatamente. Assim, o seu tamanho final será diferente do tamanho que possuía quando as taxas vitais foram alteradas. A esta diferença Keyfitz chamou *momento da população*.

Seja $t = 0$ o instante em que as taxas vitais são alteradas, o vector da população é $\mathbf{N}(0) = \mathbf{N}_0$, então o momento m é dado por

$$m = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\|\mathbf{N}_t\|}{\|\mathbf{N}_0\|}. \quad (2.26)$$

Designando a nova matriz de projecção por \mathbf{A}^+ ,

⁽⁵⁾ Isto é, intrincados.

onde $a_{1,j}^+ = \frac{1}{R_0} \cdot a_{1,j}$, $j = 1, \dots, s$ e com valores próprios λ_i^+ . Considerem-se ambas as matrizes \mathbf{A} e \mathbf{A}^+ , primitivas. Uma vez que $\lambda_1^+ = 1$,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^+} = \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{N}_t = ((\mathbf{W}_1^+)^* \mathbf{N}_0) \mathbf{V}_1^+ = (\mathbf{W}_1^+)^T \mathbf{N}_0 \mathbf{V}_1^+. \quad (2.27)$$

Assim,

$$m = \frac{\mathbf{1}^T ((\mathbf{W}_1^+)^T \mathbf{N}_0) \mathbf{V}_1^+}{\mathbf{1}^T \mathbf{N}_0}, \quad (2.28)$$

onde $\mathbf{1}$ é um vector cujos elementos são todos iguais à unidade.

Quando $m > 1$, a população estabiliza com um valor superior ao seu valor quando $t = 0$. Quando $m < 1$, a população continuará a diminuir antes de estabilizar, pelo que esta medida é de considerável interesse para espécies em declínio, uma vez que permite contabilizar o declínio da população e ter esse factor em conta nas medidas de gestão da população.

2.8 Análise de sensibilidade

Os resultados da análise de perturbações são muitas vezes mais interessantes, mais robustos e mais úteis do que a estimação de parâmetros por si. A análise de perturbações é utilizada em vários contextos (Tuljapurkar *et al.*, 1997), nomeadamente para:

- prever os resultados de futuras alterações nas taxas vitais, nomeadamente as que podem resultar de estratégias designadas para proteger espécies ameaçadas (em vias de extinção), através do aumento de λ_1 , ou para controlar espécies invasoras (pragas), através da redução de λ_1 ;
- quantificar os efeitos de mudanças no passado, por exemplo, supondo que algumas diferenças ambientais (naturais ou resultantes de manipulação experimental) tenham produzido diferenças nas taxas vitais, e consequentemente em λ_1 , em duas ou mais populações. Através da análise de perturbações poder-se-á assim quantificar cada uma das diferenças nas taxas vitais e o seu contributo para as diferenças observadas em λ_1 ;
- prever a acção da selecção natural, pois a variação genética produz indivíduos cujas taxas vitais são perturbadas pelos valores globais da população. A partir destes indivíduos, a selecção natural escolhe as perturbações cujos efeitos aumentam mais rapidamente. Através deste tipo de análise,

pode obter-se uma resposta para as taxas vitais sujeitas a uma maior pressão selectiva;

- elaborar esquemas para amostragem, pois esta análise indica onde devem ser feitos os maiores esforços para melhorar a precisão das estimativas para λ_1 através do esforço na melhoria das estimativas das taxas vitais relativamente às quais λ_1 é mais sensível, uma vez que os erros nessas estimativas são aqueles que mais afectam λ_1 .

A análise de perturbação que explora os efeitos, essencialmente no crescimento da população, de mudanças nas taxas vitais, fornece uma abordagem para a questão de determinar a importância dos acontecimentos da história da vida das populações para o crescimento das mesmas (Horvitz *et al.*, 1997). Esta análise tornou-se habitual na prática demográfica e usualmente designa-se por análise de sensibilidade. Este trabalho irá concentrar-se no tipo de análise de perturbação prospectiva, que explora o facto da taxa assintótica de crescimento, λ_1 , ser função das taxas vitais. Como esta análise projecta as consequências de mudanças futuras nas taxas vitais, tornou-se bastante importante na teoria da história da vida (Caswell, 2000).

2.8.1 Sensibilidade dos valores próprios

Uma maneira simples e geral de introduzir a sensibilidade dos valores próprios, aplicável a matrizes de qualquer estrutura, foi introduzida por Caswell (1978). Assim, as equações que definem os valores próprios e os vectores próprios direitos e esquerdos associados são (2.3) e (2.4). De modo a tornar a escrita menos pesada, deixar-se-ão de considerar os índices. Tomando diferenciais totais em ambos os lados de (2.3), $\mathbf{A}\mathbf{V}_i = \lambda_i\mathbf{V}_i$, vem

$$\mathbf{A}(d\mathbf{V}) + (d\mathbf{A})\mathbf{V} = \lambda(d\mathbf{V}) + (d\lambda)\mathbf{V} \quad (2.29)$$

onde $d\mathbf{A} = [da_{ij}]$ é a matriz cujos elementos são os diferenciais totais dos elementos a_{ij} . Efectuando em ambos os membros o produto escalar com o vector próprio esquerdo associado \mathbf{W} obtém-se:

$$\langle \mathbf{A}(d\mathbf{V}), \mathbf{W} \rangle + \langle (d\mathbf{A})\mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle = \lambda \langle (d\mathbf{V}), \mathbf{W} \rangle + \langle (d\lambda)\mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle. \quad (2.30)$$

Expandindo o produto escalar e simplificando termos, fica:

$$d\lambda = \frac{\langle (d\mathbf{A})\mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle}{\langle \mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle} = \frac{\mathbf{W}^* d\mathbf{A} \mathbf{V}}{\mathbf{W}^* \mathbf{V}}. \quad (2.31)$$

Suponha-se que apenas um dos elementos da matriz (a_{ij}) é alterado, mantendo todas as outras constantes. Então $d\mathbf{A}$ contém apenas um elemento não nulo, da_{ij} . Neste caso (2.31) reduz-se a

$$d\lambda = \frac{\overline{w_i v_j} da_{ij}}{\langle \mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle}. \quad (2.32)$$

Dividindo ambos os membros por da_{ij} e reescrevendo os diferenciais como derivadas parciais obtém-se:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\overline{w_i v_j}}{\langle \mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle}. \quad (2.33)$$

A sensibilidade de λ a alterações em a_{ij} é assim proporcional ao produto do conjugado do i -ésimo elemento do vector associado ao valor reprodutivo pelo j -ésimo elemento da estrutura da população estável. Se $\langle \mathbf{V}, \mathbf{W} \rangle = 1$, então

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \overline{w_i v_j} \quad (2.34)$$

é o elemento s_{ij} da matriz de sensibilidade \mathbf{S} . Esta pode ser escrita como

$$\mathbf{S} = \frac{\overline{\mathbf{W}} \mathbf{V}^T}{\mathbf{V}^* \mathbf{W}}. \quad (2.35)$$

Um caso de particular interesse que diz respeito à sensibilidade do valor próprio dominante relativamente a cada um dos elementos da matriz de projecção, pode representar-se por

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \overline{w_{1i}} \cdot v_{1j} = w_{1i} \cdot v_{1j}, \text{ uma vez que } \mathbf{W}_1 \text{ é um vector real.}$$

2.8.2 Análise de elasticidade

A elasticidade é uma medida de perturbação nos modelos matriciais de projecção que quantifica as alterações proporcionais, essencialmente na taxa assintótica de crescimento da população, como função das alterações nas taxas vitais (Kroon *et al.*, 2000). A elasticidade, ou sensibilidade proporcional, de λ relativamente a cada um dos elementos a_{ij} da matriz de projecção é definida como

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln a_{ij}}. \quad (2.36)$$

Consequentemente, pode definir-se a matriz de elasticidade

$$\mathbf{E} = \frac{1}{\lambda} \mathbf{S} \circ \mathbf{A}, \quad (2.37)$$

onde \circ representa o produto de Hadamard.

Uma característica importante desta matriz é o facto da soma de todos os seus elementos ser unitária (Kroon *et al.*, 1986, 2000, Caswell, 2001), isto é,

$$\sum_{i,j} e_{ij} = 1. \quad (2.38)$$

Esta propriedade permite a comparação da importância relativa de diferentes tipos de transições no ciclo de vida (por exemplo, crescimento e reprodução) (Kroon *et al.*, 2000). Permite também medir as contribuições de cada a_{ij} para λ , pois

$$\lambda = \lambda \sum_{i,j} e_{ij} = \lambda \sum_{i,j} \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \sum_{i,j} a_{ij} s_{ij}. \quad (2.39)$$

Outra propriedade importante da matriz de elasticidade, \mathbf{E} , é o facto da soma dos elementos de linhas e colunas correspondentes ser igual (Van Gronendoel *et al.*, 1994, Caswell, 2001), isto é

$$\mathbf{1}^T \mathbf{E} = (\mathbf{E} \mathbf{1})^T. \quad (2.40)$$

Uma consequência útil para os modelos classificados por idades é poder inferir-se que, a elasticidade de λ relativamente a todas as fertilidades é igual à elasticidade de λ relativamente à probabilidade de sobrevivência dos indivíduos do estágio 0, P_0 .

2.8.3 Sensibilidade dos vectores próprios dominantes

A perturbação dos elementos da matriz de projecção \mathbf{A} provoca alterações nos seus vectores próprios direitos e esquerdos. Pode obter-se uma expressão para a sensibilidade dos vectores próprios a partir da seguinte dedução (Caswell, 2001, Faddeev *et al.*, 1963 e Desoer, 1967). Considerando as mesmas condições da secção 2.8.1, partindo de (2.3), $\mathbf{A} \mathbf{V}_1 = \lambda_1 \mathbf{V}_1$, e tomando diferenciais totais em ambos os lados, obtém-se

$$(d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1 + \mathbf{A} (d\mathbf{V}_1) = (d\lambda_1) \mathbf{V}_1 + \lambda_1 (d\mathbf{V}_1). \quad (2.41)$$

Se $d\lambda_1$ for conhecido, então a equação anterior é linear em $d\mathbf{V}_1$:

$$(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I}) d\mathbf{V}_1 = (d\lambda_1 \mathbf{I} - d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1. \quad (2.42)$$

Como $(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})$ é singular, a equação anterior não pode ser resolvida directamente para $d\mathbf{V}_1$. No entanto, pode escrever-se qualquer solução como combinação linear dos vectores próprios:

$$d\mathbf{V}_1 = \sum_{m=1}^s k_m \mathbf{V}_m, \quad (2.43)$$

para algum coeficiente k_m . O valor de k_1 é irrelevante uma vez que $(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})$ é singular. Tomando $k_1 = 0$, obtém-se

$$d\mathbf{V}_1 = \sum_{m \neq 1}^s k_m \mathbf{V}_m. \quad (2.44)$$

Considerando novamente (2.41) e efectuando o produto escalar em ambos os membros com \mathbf{W}_j , onde $j \neq 1$:

$$\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle + \langle \mathbf{A} (d\mathbf{V}_1), \mathbf{W}_j \rangle = d\lambda_1 \langle \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle + \lambda_1 \langle d\mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle, \quad (2.45)$$

como $\langle \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle = 0$,

$$\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle + \langle \mathbf{A} (d\mathbf{V}_1), \mathbf{W}_j \rangle = \lambda_1 \langle d\mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle, \quad (2.46)$$

e como $\langle \mathbf{A} (d\mathbf{V}_1), \mathbf{W}_j \rangle = \mathbf{W}_j^* \mathbf{A} (d\mathbf{V}_1) = \lambda_j \mathbf{W}_j^* (d\mathbf{V}_1) = \lambda_j \langle d\mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle$, então

$$\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle + \lambda_j \langle d\mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle = \lambda_1 \langle d\mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle, \quad (2.47)$$

isto é,

$$\langle d\mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle = \frac{\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle}{\lambda_1 - \lambda_j}. \quad (2.48)$$

Considerando (2.44),

$$\sum_{m \neq 1}^s k_m \langle \mathbf{V}_m, \mathbf{W}_j \rangle = \frac{\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle}{\lambda_1 - \lambda_j} \quad (2.49)$$

e conseqüentemente

$$k_j = \frac{\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_j \rangle}{\lambda_1 - \lambda_j}. \quad (2.50)$$

Então o diferencial total do vector próprio direito \mathbf{V}_1 é

$$d\mathbf{V}_1 = \sum_{m \neq 1}^s \frac{\langle (d\mathbf{A}) \mathbf{V}_1, \mathbf{W}_m \rangle}{\lambda_1 - \lambda_m} \mathbf{V}_m. \quad (2.51)$$

Suponha-se agora que apenas um dos elementos da matriz de projecção, a_{ij} , é perturbado. Então obtém-se

$$\frac{\partial \mathbf{V}_1}{\partial a_{ij}} = \sum_{m \neq 1}^s \frac{v_j^{(1)} \bar{w}_i^{(m)}}{\lambda_1 - \lambda_m} \mathbf{V}_m = v_j^{(1)} \sum_{m \neq 1}^s \frac{v_j^{(1)} \bar{w}_i^{(m)}}{\lambda_1 - \lambda_m} \mathbf{V}_m, \quad (2.52)$$

onde $v_j^{(m)}$ é o j -ésimo elemento de \mathbf{V}_m .

Tendo em conta que os vectores próprios esquerdos de \mathbf{A} são os vectores próprios direitos de \mathbf{A}^* , então

$$d\mathbf{W}_1 = \sum_{m \neq 1}^s \frac{\langle (d\mathbf{A}^*) \mathbf{W}_1, \mathbf{V}_m \rangle}{\bar{\lambda}_1 - \bar{\lambda}_m} \mathbf{W}_m \quad (2.53)$$

e

$$\frac{\partial \mathbf{W}_1}{\partial a_{ij}} = w_i^{(1)} \sum_{m \neq 1}^s \frac{\bar{v}_j^{(m)}}{\lambda_1 - \lambda_m} \mathbf{W}_m. \quad (2.54)$$

Pode desta forma obter-se uma ferramenta adicional para analisar mais detalhadamente o efeito que as perturbações nos elementos da matriz de projecção provocam nas variáveis de resposta do modelo, taxa assintótica de crescimento, vector da estrutura estável da população e vector associado ao valor reprodutivo.

Apresentada a teoria subjacente aos modelos estruturados, no Capítulo 3 vão aplicar-se os conceitos e as técnicas anteriormente referidas para o desenvolvimento de um modelo para o *stock* de sardinha ibero-atlântica.

Capítulo 3 – Modelo estruturado para o *stock* ibero-atlântico de sardinha

3.1 Pressupostos do modelo

O modelo usado no presente trabalho é um modelo estruturado por estádios, que foi adaptado para estudar a evolução do *stock* ibero-atlântico de sardinha. Tal como na maioria dos modelos que pretendem descrever um fenómeno biológico, houve a necessidade de estabelecer algumas restrições e suposições relativamente às taxas vitais que formam o modelo de base. Assim, os principais pressupostos são:

- a população considera-se fechada, isto é, não é tomada em conta a emigração nem a imigração;
- a proporção de machos e fêmeas é considerada 1:1, devido à insuficiência de dados que permitam estabelecer outro tipo de relação;
- as taxas vitais da população permanecem constantes ao longo do tempo;
- geralmente, os modelos estruturados por estádios consideram apenas as fêmeas, pois são elas que propagam a espécie. No entanto, como se assume a proporção 1:1 de machos e fêmeas, considera-se a população total sem alterar a estrutura do modelo;
- é assumido que a desova ocorre no início do ano (Cadima, 2000) e que o censo é feito imediatamente antes da desova;
- considera-se que existe independência da densidade da população;
- considera-se que não existe variabilidade ambiental.

3.2 Estrutura e parâmetros do modelo

O modelo utilizado projecta a população da sardinha ibero-atlântica em tempo discreto, sendo a unidade temporal considerada o *ano*. A população considera-se estruturada por 7 estádios de desenvolvimento, respectivamente 0, 1, 2, 3, 4, 5 e 6⁺. Os primeiros seis estádios coincidem com as respectivas idades. No entanto, o último é um estádio que engloba todas as idades superiores a 6 anos, por ser difícil identificar a idade nas sardinhas de maior comprimento. Esta classificação é feita de acordo com os dados disponibilizados por investigadores do INIAP (Instituto Nacional de Investigação Agrária e das Pescas) e considerando características do ciclo de vida da espécie como se ilustra na Figura 3.1.

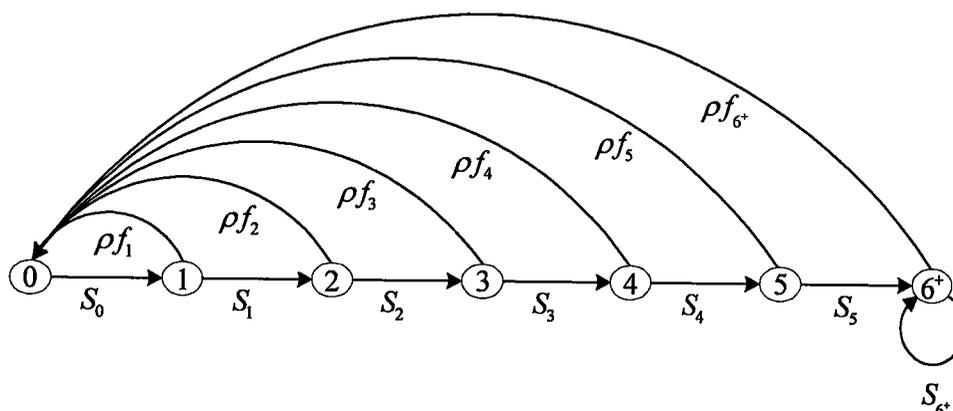


Figura 3.1 – Representação do ciclo de vida da sardinha ibero-atlântica através do correspondente grafo.

Nesta figura os nodos representam os estádios da população. As linhas indicam a sobrevivência e transição para o estádio seguinte, o laço no nodo 6⁺ indica a sobrevivência e permanência nesse mesmo estádio. Os arcos indicam a contribuição dos sucessivos estádios para a renovação da espécie.

O modelo usado é do tipo:

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{N}_t, \quad t = 0, 1, \dots, \quad (3.1)$$

sendo $\mathbf{N}_t = \{N_{i,t}, i = 0, \dots, 6^+\}$ o vector que representa a estrutura da população em tempo t e \mathbf{A} , a matriz das projecções, dada por

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} \rho f_0 & \rho f_1 & \rho f_2 & \rho f_3 & \rho f_4 & \rho f_5 & \rho f_{6^+} \\ S_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & S_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & S_5 & S_5 \end{bmatrix}. \quad (3.2)$$

Neste modelo, $N_{i,t}$ representa o número de indivíduos no estágio i no início do ano t e S_i representa a taxa instantânea de sobrevivência dos indivíduos em cada estágio com $S_i = \exp(-F_i - M_i)$, $i = 0, \dots, 6^+$. S_i é considerada como um modelo exponencial, função de dois coeficientes: o coeficiente de mortalidade devida à pesca, F_i , e o coeficiente de mortalidade devida a todas as outras causas, designado por mortalidade natural, M_i (Cadima, 2000). A taxa instantânea de sobrevivência dos indivíduos no estágio 5 considera-se igual à do estágio 6^+ ($S_5 = S_{6^+}$), uma vez que, novamente, pela dificuldade na identificação da idade das sardinhas de maior comprimento, se considera a mortalidade por pesca no estágio 5 igual à do estágio 6^+ ($F_5 = F_{6^+}$). As taxas de fertilidade, ρf_i , são função de dois factores:

ρ , que representa o número de recrutas de sardinha por adulto;

f_i , que representa a fracção de sardinhas adultas em cada estágio.

Os parâmetros considerados diferem da abordagem usual dos modelos estruturados referentes a populações de peixes (Getz *et al.*, 1989, Quinn *et al.*, 1999), uma vez que se pretende tomar em consideração o número de recrutas à pescaria e não o número de ovos resultantes de cada postura, pois a mortalidade nas fases larvares que antecedem a fase explorável do recurso costuma ser muito elevada, resultando numa sobrevivência muito reduzida até ao recrutamento (Cadima, 2000, Hayes, 2000).

No contexto da estimativa de parâmetros para o modelo, foi realizada a análise prévia de uma série histórica de dados sobre a estrutura etária da população de sardinha (ICES, 2002) para a determinação do número de recrutas por adulto, ρ . Adoptou-se para ρ o valor mediano obtido nessa análise (Cadima, 2000, Hayes, 2000, Smith *et al.*, 1992, Lo *et al.*, 1995) e, para a aplicação do modelo, assumiu-se numa primeira abordagem que ρ se mantém constante.

Não se possui informação que permita determinar, para cada idade e ano, o coeficiente de mortalidade natural, M_i . Assim adoptou-se o valor de $M_i = 0.33 \text{ ano}^{-1}$, que

está relacionado com a longevidade da espécie, valor esse assumido constante para todas as idades (Brodziak *et al.*, 1998, ICES, 2002, Pestana, 1989).

A população inicial de sardinhas, $N_{i,0}$, e o coeficiente de mortalidade por pesca, F_i , em cada idade, reportam-se ao ano de 1998 e foram estimados na avaliação do *stock* de sardinha realizada no ano de 2001 (ICES, 2002) com o método Integrated Catch-at-age Analysis, ICA (Patterson *et al.*, 1996). A fracção de sardinhas maduras, f_i , em cada idade, foi estimada a partir de amostras obtidas durante o período de desova da sardinha (INIAP). Salienta-se ainda que a denominação dos parâmetros é feita de acordo com a notação usual na investigação relativa aos recursos pesqueiros. Na Tabela 3.1 apresentam-se os dados de entrada para o modelo.

Tabela 3.1: Dados de entrada para aplicação do modelo ao *stock* ibero-atlântico de sardinha.

	$\rho = 0.68$	$M_i = 0.33 \text{ ano}^{-1}$	
i	N_i	$F_i \text{ (ano}^{-1}\text{)}$	f_i
0	7813×10^6	0.04085	0.000
1	3934×10^6	0.09192	0.720
2	3005×10^6	0.22576	0.924
3	1246×10^6	0.44258	0.956
4	772×10^6	0.52126	0.987
5	372×10^6	0.44258	0.995
6 ⁺	343×10^6	0.44258	1.000
Total da população	17485×10^6		

3.3 Interpretação biológica dos parâmetros

3.3.1 Comportamento a longo prazo

Pelo que foi referido no Capítulo 2, pode verificar-se analiticamente ou a partir do grafo do ciclo de vida da população em estudo que a matriz de projecção, (3.2), é irredutível e primitiva. Como tal, a partir da equação característica de \mathbf{A} , o teorema de Perron–Frobenius e o teorema de ergodicidade (forte) garantem a existência de um valor próprio, λ_1 (real e superior a todos os outros em magnitude) e dois vectores

próprios reais associados, \mathbf{V}_1 e \mathbf{W}_1 , que determinam a dinâmica da população a longo prazo, na situação ideal do ambiente se manter constante. Assim, λ_1 , representa a taxa assintótica de crescimento da população. O vector próprio direito a ele associado \mathbf{V}_1 , normalizado (tal que $\|\mathbf{V}_1\| = 1$), representa a estrutura da população estável, ou em equilíbrio e o vector próprio esquerdo representa o vector associado ao valor reprodutivo.

Para o *stock* de sardinha determinou-se o valor próprio dominante, λ_1 , como sendo aproximadamente igual a 0.98. Deste modo o modelo indica que a população projectada está próxima da situação de equilíbrio, caso em que λ_1 é igual a 1. No entanto, este valor indica que a população está a decrescer ligeiramente, pelo que terá tendência para a extinção, se as actuais condições se mantiverem indefinidamente. Deverá assim ter-se especial cuidado com a gestão do recurso, uma vez que qualquer medida sobre a sua gestão deverá considerar uma eventual recuperação do mesmo. Na Figura 3.2 apresentam-se os gráficos que descrevem a dinâmica do *stock* da população num período de 50 e 100 anos. Embora este período de tempo não possa reflectir de toda a dinâmica assintótica, na verdadeira acepção da palavra, consideram-se estes horizontes temporais razoáveis para dar uma ideia do que acontece a longo prazo. Na Tabela 3.2 apresentam-se os valores obtidos para os vectores próprios associados ao valor próprio λ_1 . A análise destes valores indica que, na situação de equilíbrio, cerca de 63% da população será constituída por indivíduos dos grupos de idade 0 e 1. Indica também que os grupos que mais contribuem para a renovação da espécie em situação de equilíbrio são os de idade 1 e 2. Em suma, os indivíduos com idade não superior a 2 anos representam cerca de 80% da população em equilíbrio e são portanto de grande importância para a dinâmica da população.

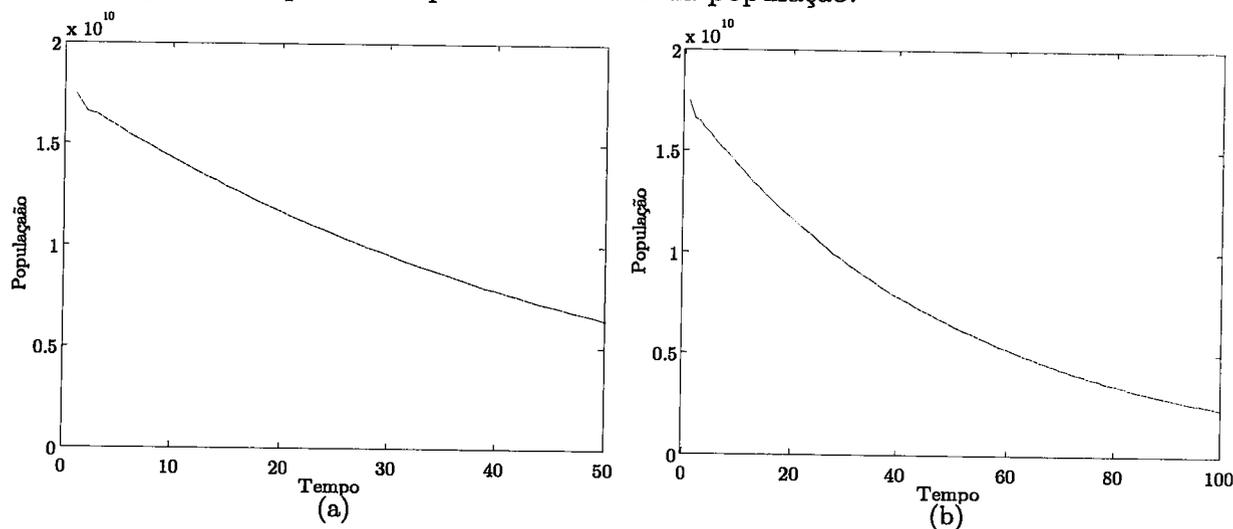


Figura 3.2: Projecção da população a um período de 50 anos, (a), e 100 anos (b).

Tabela 3.2: Vectores próprios associados a $\lambda_1 \approx 0.98$.

\mathbf{V}_1^T	0.3720	0.2620	0.1753	0.1026	0.0483	0.0211	0.0188
\mathbf{W}_1^T	1	1.42	1.3755	1.2547	1.2549	1.3088	1.3122

3.3.2 Comportamento a curto prazo

Quando se obtém o espectro dos valores próprios da matriz de projecção, ilustrado na Figura 3.3, facilmente se calcula o coeficiente de amortecimento para o equilíbrio da população. Para este modelo, o valor próprio subdominante, λ_2 , é um número complexo. Como tal, a estrutura da população irá sofrer oscilações antes de atingir o equilíbrio. Como $|\lambda_2| \approx 0.3601$, o coeficiente de amortecimento para o equilíbrio é $\text{cae} = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|} \approx 2.7216$, com uma ordem de grandeza de aproximadamente $\ln(\text{cae}) \approx 1.0012$. Assim, a medida proposta por Keyfitz (1968) para a distância em relação à distribuição da estrutura estável da população (2.26) é

$$\Delta(\mathbf{X}, \mathbf{V}_1) \approx 1.347 \times 10^{-7}, \text{ onde } \mathbf{X} = \frac{\mathbf{N}_{15}}{\|\mathbf{N}_{15}\|}.$$

Isto é, a estrutura da população aproxima-se da estrutura da população estável após um período de cerca de quinze anos, que se encontra ilustrado na Figura 3.4. Assim, no contexto da dinâmica a curto prazo da população, é ilustrada na Figura 3.5 a dinâmica do tamanho da população num período de 5 e 10 anos.

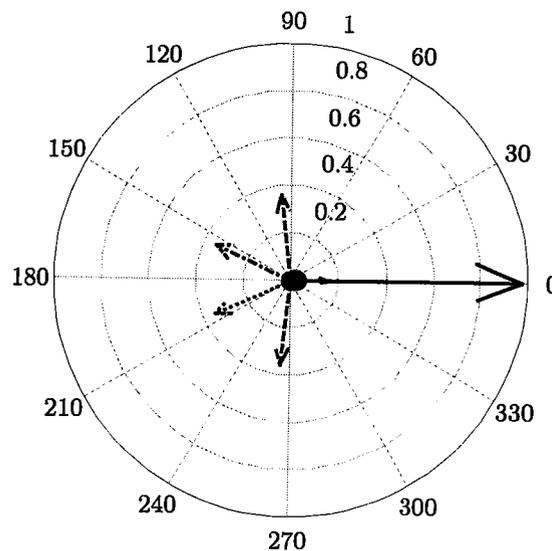


Figura 3.3: Diagrama do espectro dos valores próprios da matriz de projecção.

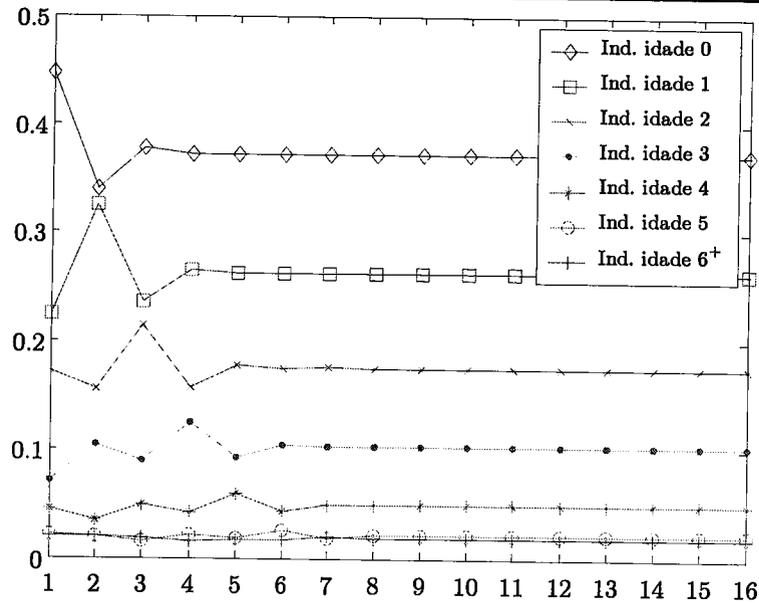


Figura 3.4: Representação gráfica da estrutura da população.

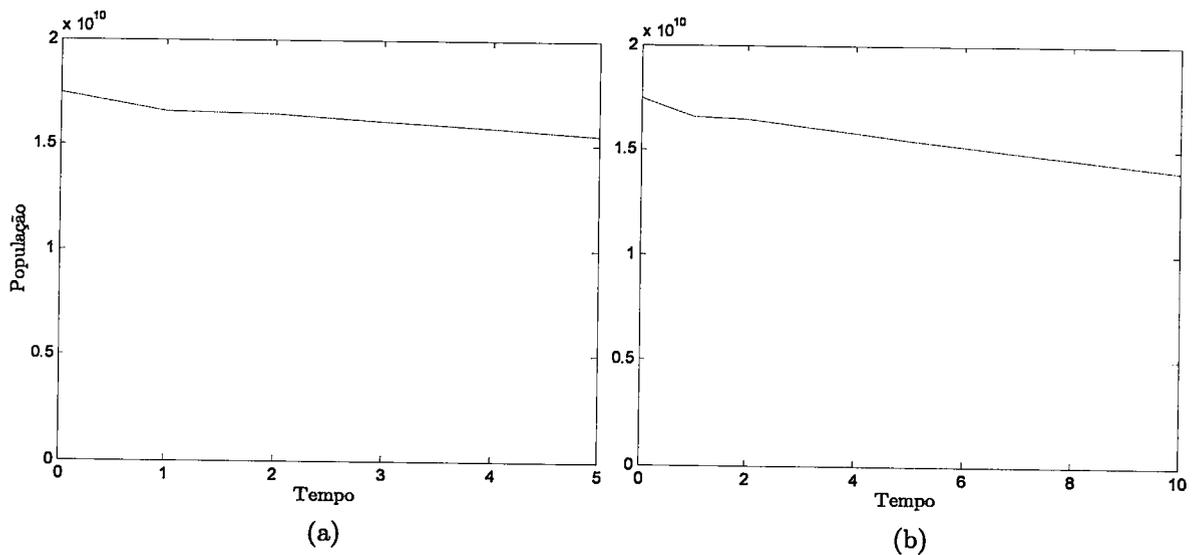


Figura 3.5: Gráfico da projecção da população: (a) para um período de 5 anos;
(b) para um período de 10 anos.

3.3.3 Outros parâmetros relevantes da população

Com base na discussão do capítulo anterior, obteve-se o momento da população, $m \approx 0.98005$, o qual revela a diminuição da população, antes da sua estrutura estabilizar. Como referido anteriormente, a estrutura da população estabiliza num período de aproximadamente 15 anos, assumindo que as taxas vitais permanecem constantes. Também foi obtida a taxa do valor reprodutivo dos recrutas, $R_0 \approx 0.93601$, e o tempo requerido para que a população aumente proporcionalmente

a R_0 , que representa o tempo de uma geração ($T_g \approx 3.2773$). Estes parâmetros são de grande importância para a melhor compreensão da dinâmica da população em estudo, fornecendo assim um complemento útil para a formulação e proposta de medidas para a gestão do recurso em causa.

A análise destes valores indica que a população irá diminuir ligeiramente antes de estabilizar e que num período ligeiramente superior a 3 anos a contribuição de cada recruta ao longo da sua vida é dada por um factor de aproximadamente 0.93 indivíduos.

3.4 Análise de sensibilidade

De acordo com o desenvolvimento efectuado na secção 2.8.1, obtivemos para a população em estudo a seguinte matriz, que traduz a sensibilidade do valor próprio dominante relativamente a cada um dos elementos a_{ij} da matriz de projecção (3.2). Uma representação gráfica desta matriz é dada na Figura 3.6.

$$S \approx \begin{bmatrix} - & 0.2135 & 0.1429 & 0.0836 & 0.0394 & 0.0172 & 0.0153 \\ 0.4306 & - & - & - & - & - & - \\ - & 0.2937 & - & - & - & - & - \\ - & - & 0.1793 & - & - & - & - \\ - & - & - & 0.1050 & - & - & - \\ - & - & - & - & 0.0516 & - & - \\ - & - & - & - & - & 0.0225 & 0.0201 \end{bmatrix}. \quad (3.3)$$

Verificou-se que o valor próprio dominante, ou taxa assintótica de crescimento da população é bastante sensível a possíveis alterações nos parâmetros relativos à sobrevivência, especialmente nas duas primeiras idades (0.4306 e 0.2937, respectivamente). A sensibilidade da taxa assintótica de crescimento aos parâmetros relativos à fertilidade, revela-se especialmente nas segunda e terceira idades (0.2135 e 0.1429, respectivamente), sendo nas restantes idades de pouca importância. Podemos assim inferir que o valor próprio dominante é especialmente sensível aos parâmetros do modelo relativos às três primeiras idades da população, isto é, pequenas alterações nesses parâmetros poderão provocar alterações consideráveis na taxa assintótica de crescimento da população. Tendo em conta que a população manifesta uma ligeira tendência para o declínio, estes parâmetros deverão, se possível, ser obtidos e analisados com grande cuidado.

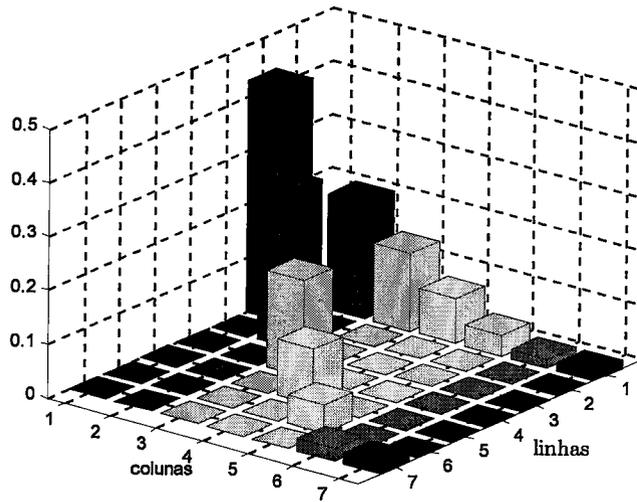


Figura 3.6: Gráfico da matriz de sensibilidade de λ_1 relativamente aos elementos a_{ij} da matriz de projecção.

Foi também obtida, a matriz de elasticidade que traduz a sensibilidade proporcional de λ_1 relativamente a cada um dos elementos a_{ij} da matriz de projecção (3.2). A sua representação gráfica encontra-se ilustrada na Figura 3.7.

$$\mathbf{E} \approx \begin{bmatrix} 0 & 0.1067 & 0.0916 & 0.0555 & 0.0270 & 0.0119 & 0.0106 \\ 0.3032 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1049 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0495 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0225 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0106 & 0.0095 \end{bmatrix}. \quad (3.4)$$

A partir da análise dos elementos desta matriz pode verificar-se que a elasticidade de λ_1 a futuras alterações nos parâmetros relativos à sobrevivência da idade zero é igual à soma da elasticidade de λ_1 no que diz respeito aos parâmetros relativos à fertilidade da população em estudo, isto é, a taxa assintótica de crescimento é muito sensível a alterações proporcionais futuras nos parâmetros relativos à sobrevivência na idade zero (0.3032), o que vem corroborar a análise de sensibilidade de λ_1 em relação a estes parâmetros. No entanto, λ_1 já não mostra agora a mesma ordem de sensibilidade relativamente a futuras alterações nos parâmetros relativos à fertilidade. Quanto à sensibilidade de λ_1 em relação a possíveis alterações proporcionais nos parâmetros relativos à sobrevivência dos indivíduos de idade um, esta é também de considerável

importância. Assim, a taxa assintótica de crescimento da população manifesta uma elevada sensibilidade relativamente a alterações futuras nos elementos relativos à sobrevivência nas idades zero e um, quer elas sejam alterações absolutas ou proporcionais. Já no que diz respeito aos parâmetros relativos à fertilidade, a taxa assintótica de crescimento é menos sensível a futuras alterações proporcionais nesses parâmetros. Este é um aspecto interessante, uma vez que as fertilidades das espécies pelágicas são muito difíceis de estimar e geralmente apresentam muita variabilidade.

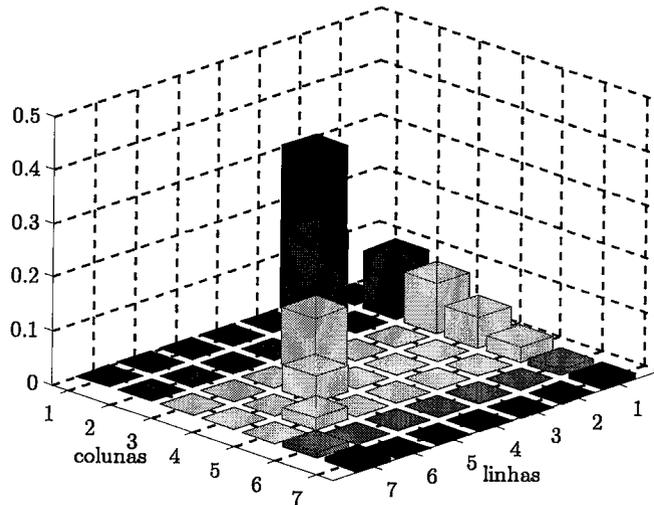
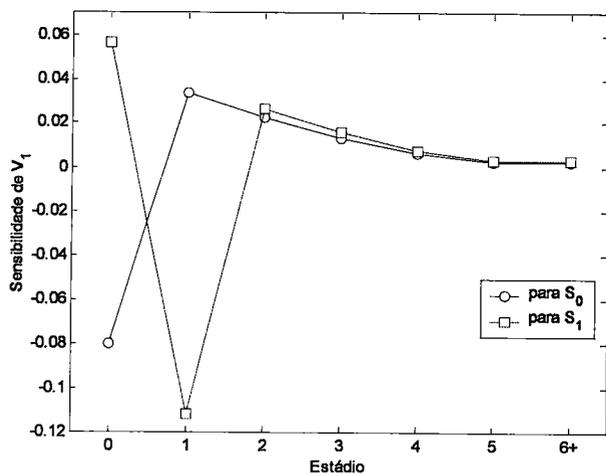
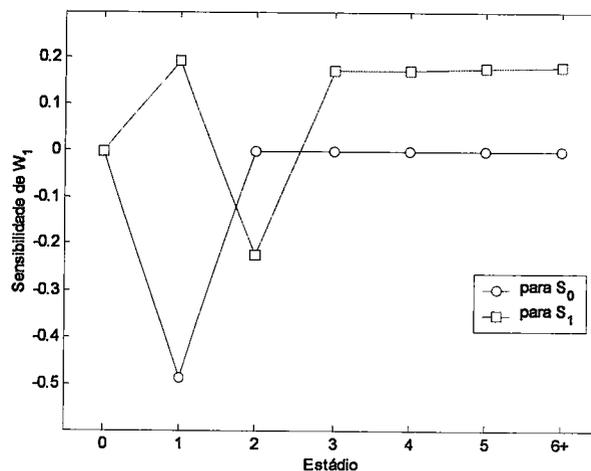


Figura 3.7: Gráfico da matriz de elasticidade de λ_1 relativamente aos elementos a_{ij} da matriz de projecção.

De modo a completar esta análise de sensibilidade prospectiva, foi também efectuada a análise de sensibilidade dos vectores próprios \mathbf{V}_1 e \mathbf{W}_1 relativamente aos parâmetros anteriormente classificados como mais sensíveis, S_0 e S_1 , de acordo com a secção 2.8.3. Dela pode retirar-se que um aumento da sobrevivência na idade i provoca aumentos na representação da idade $i + 1$ referente à distribuição etária estável, isto é, no elemento $i + 2$ do vector \mathbf{V}_1 . Uma vez que a distribuição etária estável está condicionada a somar a unidade, este facto provoca uma diminuição na representação de algumas das outras idades, ou estágio. Podemos também observar que um aumento dos valores relativos à sobrevivência S_i provoca um aumento nos elementos do vector associado ao valor reprodutivo \mathbf{W}_1 em todas as classes até à idade i , inclusive, e reduz o valor dos seus elementos em idades posteriores. Um aumento nos valores relativos à sobrevivência numa determinada idade provoca assim um aumento nos elementos do vector reprodutivo em idades anteriores, e provoca uma diminuição em idades ou estágio, posteriores. Na Figura 3.7 encontram-se expostas as representações gráficas desta última análise de sensibilidade efectuada.



(a)



(b)

Figura 3.7: Sensibilidade dos vetores próprios dominantes V_1 (a) e W_1 (b) da matriz de projecção relativamente aos elementos da matriz de projecção que revelam maior sensibilidade e elasticidade.

Da análise anteriormente efectuada e das características biológicas da espécie, resulta evidente a necessidade de incorporar no modelo variabilidade ambiental, de forma a conseguir uma melhor adaptação do modelo à realidade.

Capítulo 4 – Modelos estruturados com variabilidade ambiental

4.1 Introdução

A teoria demográfica, que inclui taxas vitais aleatórias de modo a considerar a variabilidade ambiental, é construída com base em poderosas propriedades gerais sobre os produtos de matrizes aleatórias. O desenvolvimento desta teoria para as taxas vitais aleatórias representa a junção de duas áreas de estudo. Uma remonta a 1928 quando Norton (1928) examinou padrões determinísticos, previsíveis, de variações temporais arbitrárias nas taxas vitais; esta área de estudo renasceu como demografia ergódica no trabalho de Coale (1957) e de Lopez (1961), e foi posteriormente mais desenvolvida por Seneta (1981). A outra, mais recente, surge como consequência do interesse na teoria das taxas vitais aleatórias variando no tempo, cuja importância foi revelada por Pollard (1968, 1973), Sykes (1969), Le Bras (1971), e Lee (1974). Estas duas áreas distintas foram reunidas por Cohen (1977, 1979), surgindo assim uma teoria ergódica demográfica associada às taxas vitais markovianas. O trabalho de Cohen realçou a ligação desta teoria com a teoria dos produtos de matrizes aleatórias, que possui uma vasta aplicação nas ciências. A partir daí a teoria da demografia aleatória tem sido desenvolvida, tanto de um modo formal como nas suas aplicações (Tuljapurkar 1980, 1982, 1986, 1989, 1990).

4.2 Desenvolvimento do modelo

Para descrever uma população estruturada, com taxas vitais aleatórias, generaliza-se o modelo considerado no Capítulo 2.

Assim, em tempo t , considera-se o vector da população \mathbf{N}_t . Durante o intervalo t a $t + 1$ o processo demográfico actua neste vector, e o seu efeito global está contido numa matriz das taxas vitais \mathbf{A}_{t+1} , dependente de t e do acaso $\omega \in \Omega$, onde Ω é o espaço de amostragem. A dinâmica da população é fornecida pela equação

$$\mathbf{N}_{t+1}(\omega) = \mathbf{A}_{t+1}(\omega)\mathbf{N}_t(\omega), \quad (4.1)$$

onde ω indica uma realização particular do processo aleatório que produz as taxas vitais.

O modelo (4.1) realça o efeito acumulado da variação das taxas vitais no tempo. Este modelo tem sido bastante discutido com o objectivo de estabelecer resultados assimp-tóticos. Uma abordagem conveniente para estudar o comportamento a longo prazo de (4.1) consiste na utilização da teoria de uma classe de processos estocásticos (os *processos subaditivos*). Para tal, é necessária a definição de alguns conceitos que irão ser introduzidos.

Definição 4.1: Seja \mathcal{I} um conjunto de índices tal que $\mathcal{I} = \mathbb{N}_0$. Um processo *estacionário* é um processo estocástico $\{X_t, t \in \mathcal{I}\}$ com a seguinte propriedade:

para todo o inteiro positivo k e quaisquer pontos t_1, \dots, t_k e h em \mathcal{I} , a distribuição conjunta de $\{X_{t_1}, \dots, X_{t_k}\}$ é a mesma que a distribuição conjunta de $\{X_{t_1+h}, \dots, X_{t_k+h}\}$ (Karlin *et al.*, 1975).

Definição 4.2: Se $x = (x_0, x_1, \dots)$ é uma sucessão real, seja $T_d x = (x_1, x_2, \dots)$ a sucessão “deslocada”. Chama-se a T_d o operador de “deslocamento”. Um conjunto A de sucessões reais diz-se invariante para os “deslocamentos” quando $T_d x$ é um elemento de A se e só se x é também um elemento de A . Um processo estacionário diz-se *ergódico* se $\Pr\{(X_0, X_1, \dots) \in A\}$ é ou zero ou um, quando A é um conjunto invariante para os “deslocamentos” (Karlin *et al.*, 1975).

Definição 4.3: Se (Ω, \mathcal{F}, P) é um espaço de probabilidade, uma correspondência mensurável $\mathcal{T} : \Omega \rightarrow \Omega$ diz-se que preserva uma medida de probabilidade se $P(\mathcal{T}^{-1}A) = P(A)$ para todo $A \in \mathcal{F}$. Qualquer processo estacionário $\{X_n\}$ pode ser considerado como sendo gerado por uma transformação que preserva a medida de probabilidade, no sentido em que existe uma variável X definida num espaço de probabilidade (Ω, \mathcal{F}, P) , e uma correspondência que preserva a medida de probabilidade $\mathcal{T} : \Omega \rightarrow \Omega$ tal que a sequência $\{X'_n\}$ definida por $X'_0 = X$ e $X'_n(\omega) = X(\mathcal{T}^n \omega)$,

$n \geq 1$, $\omega \in \Omega$, possui a mesma distribuição que $\{X_n\}$. Se \mathcal{T} preserva uma medida de probabilidade, um conjunto $A \in \mathcal{F}$ diz-se *invariante* se $\mathcal{T}^{-1}(A) = A$. A classe \mathcal{T} de todos os conjuntos invariantes é uma sub- σ -álgebra de \mathcal{F} , chamada σ -álgebra invariante, e \mathcal{T} diz-se *ergódica* se todos os conjuntos em \mathcal{T} possuem probabilidade 0 ou 1 (Hall *et al.*, 1980).

Esta última definição é mais abrangente. Pode assim dizer-se que, para um processo estocástico ser ergódico, a distribuição de probabilidade da(s) variável(eis) aleatória(s) tem de convergir para uma distribuição estacionária e as estatísticas estacionárias calculadas têm de ser independentes das condições iniciais (isto é os valores) do processo estocástico.

Definição 4.4: Seja (Ω, \mathcal{F}, P) um espaço de probabilidade, onde Ω é um conjunto, \mathcal{F} é uma σ -álgebra de subconjuntos de Ω e P é uma medida de probabilidade definida em \mathcal{F} . Seja I um qualquer intervalo limitado (da forma (a, b) , $[a, b)$, $(a, b]$ ou $[a, b]$) de \mathbb{R} . Seja $\{\mathcal{F}_n, n \in I\}$ uma sucessão crescente de σ -álgebras dos conjuntos \mathcal{F} . Suponha-se que $\{Z_n, n \in I\}$ é uma sequência de variáveis aleatórias em Ω satisfazendo:

- (i) Z_n é mensurável com respeito a \mathcal{F}_n ,
- (ii) $E|Z_n| < \infty$,
- (iii) $E(Z_n | \mathcal{F}_m) = Z_m$ q.c. para todos $m < n$, $m, n \in I$.

Então, a sucessão $\{Z_n, n \in I\}$ diz-se uma *martingala* com respeito a $\{\mathcal{F}_n, n \in I\}$.

Definição 4.5: Um processo *subaditivo* é uma família de variáveis aleatórias reais x_{st} , todas definidas no mesmo espaço de probabilidade (Ω, \mathcal{F}, P) , onde os índices s e t ($s < t$) tomam valores no conjunto \mathbb{N}_0 (dos inteiros não negativos), que satisfaz três axiomas:

(S_1) Sempre que $s < t < u$,

$$x_{su} \leq x_{st} + x_{tu}.$$

(S_2) As distribuições conjuntas de $\{x_{st}\}$ são as mesmas de $\{x_{s+1, t+1}\}$.

(S_3) A esperança $g_t = E(x_{0t})$ existe e satisfaz

$$g_t \geq -ct$$

para c constante e para $\forall t > 1$ (Hall *et al.*, 1980).

Indicar-se-á agora o tipo de matrizes que serão consideradas. Seja $\mathbf{A}_1, \mathbf{A}_2, \dots$ uma sequência estacionária, ergódica de matrizes aleatórias quadradas de ordem k com elementos não-negativos. Irá supor-se que as matrizes $\{\mathbf{A}_i\}$ satisfazem duas hipóteses:

i) $\exists n_0 \in \mathbb{Z} : \mathbf{A}_{j+n_0} \dots \mathbf{A}_{j+1} \mathbf{A}_j > \mathbf{0}$, com probabilidade 1.

ii) Para alguma constante c , $1 < c < \infty$ e cada matriz \mathbf{A}_i ,

$1 \leq \max(\mathbf{A}_i) / \min(\mathbf{A}_i) \leq c$, com probabilidade 1. As quantidades, máximo e mínimo anteriormente referidas dizem respeito aos elementos positivos da matriz, isto é, $\min(\mathbf{A}_i) > 0$ e $\max(\mathbf{A}_i) > 0$.

A hipótese *i)* assegura que o efeito da população inicial irá desaparecer no limite (ergodicidade demográfica fraca). Isto é, garante que a dinâmica de (4.1) é estável, num sentido que se irá explicar. A equação (4.1) pode ser escrita como uma equação para a estrutura da população,

$$\mathbf{Y}_{t+1}(\omega) = \frac{\mathbf{A}_{t+1}(\omega) \mathbf{Y}_t(\omega)}{\|\mathbf{A}_{t+1}(\omega) \mathbf{Y}_t(\omega)\|}, \quad (4.2)$$

onde $\mathbf{Y}_t = \frac{\mathbf{N}_t}{\|\mathbf{N}_t\|}$. Escolham-se dois vectores de estrutura inicial da população \mathbf{B}_0 e

\mathbf{C}_0 , distintos. De seguida, aplicando a mesma sequência aleatória de taxas vitais a ambos, designem-se as sequências resultantes dos vectores de estrutura da população \mathbf{B}_t e \mathbf{C}_t , respectivamente. Então a condição de ergodicidade imposta implica que \mathbf{B}_t se aproxima de \mathbf{C}_t à medida que t aumenta. Isto é estabilidade, mas numa forma especial, uma vez que os vectores das estruturas etárias são estáveis, tendendo para um limite que é variante no tempo; ou seja, existe uma sequência de vectores da estrutura etária \mathbf{Y}'_t , digamos, e tanto \mathbf{B}_t como \mathbf{C}_t se aproximam de \mathbf{Y}'_t , à medida que t aumenta.

Em conjunto, as duas hipóteses anteriormente referidas definem um *conjunto ergódico* no sentido de Hajnal (1976). Para produtos de matrizes de Leslie $k \times k$ com taxas vitais não-nulas resulta $n_0 = k$ e em geral, se $\exists n_0$ então $n_0 \leq 2^k - 2$.

Suponha-se ainda que o processo $\mathbf{A}_1, \mathbf{A}_2, \dots$ está definido num espaço de probabilidade (Ω, \mathcal{F}, P) . Escreva-se \mathcal{M}_a^b para a σ -álgebra gerada por $\mathbf{A}_a, \dots, \mathbf{A}_b$ e seja

$$\phi(n) = \sup_{k \geq 0} \{ |P(B|A) - P(B)|; A \in \mathcal{M}_0^k, B \in \mathcal{M}_{k+n}^\infty, P(A) > 0 \}.$$

A condição $\phi(n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0$ (chamada “mixing” uniforme) é uma entre um número de condições *standard* para independência assintótica, nomeadamente as condições “*-mixing” e “mixing” forte. Assim, um processo “mixing” é ergódico.

4.3 Teoremas para inferência estatística

Teorema 4.1: Considere-se uma sucessão ergódica estacionária de matrizes $\{\mathbf{A}_t\}$ onde se verificam as hipóteses *i)* e *ii)* e tal que $E|\ln(\max \mathbf{A}_1)| < \infty$. Então, para todos $1 \leq i, j \leq k$,

$$t^{-1} \ln(\mathbf{A}_t \dots \mathbf{A}_1)_{ij} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{q.c.} \ln \lambda_s, \quad (4.3)$$

onde $\ln \lambda_s$ é uma quantidade constante, finita.

Além disso, se

$$E|\ln(\max(\mathbf{A}_1))|^2 < \infty \quad (4.4)$$

$$\text{e } \sum_{n=1}^{\infty} [\phi(n)]^{1/2} < \infty \quad (4.5)$$

então

$$\lim_{t \rightarrow \infty} t^{-1/2} E \left| \ln(\mathbf{A}_t \dots \mathbf{A}_1)_{ij} - t \ln \lambda_s \right| = \sigma \left(\frac{2}{\pi} \right)^{1/2}$$

existe para $0 \leq \sigma < \infty$ e se $\sigma > 0$, então

$(t\sigma^2)^{-1/2} \left\{ \ln(\mathbf{A}_t \dots \mathbf{A}_1)_{ij} - t \ln \lambda_s \right\} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{d} N(0,1)$, sendo a convergência “mixing” (no sentido de Rényi).

A convergência “mixing” no sentido de Rényi significa que:

$$P \left((t\sigma^2)^{-1/2} \left\{ \ln(\mathbf{A}_t \dots \mathbf{A}_1)_{ij} - t \ln \lambda_s \right\} \leq x | B \right) \rightarrow \Phi(x),$$

quando $t \rightarrow \infty$ para qualquer $-\infty < x < \infty$, onde $\Phi(x)$ é a função de distribuição da lei normal unitária, e para qualquer $B \in \mathcal{F}$ com $P(B) > 0$.

O Teorema 4.1 é uma extensão do resultado de Tuljapurkar *et al.* (1980), que estabelece um resultado semelhante, onde as matrizes $\{\mathbf{A}_t\}$ formam uma cadeia de Markov e a função $\phi(n)$ decresce geometricamente para zero. Além disso, a convergência “mixing” permite que a medida de probabilidade baseada na distribuição estacionária inicial seja substituída por uma qualquer medida de probabilidade que seja absolutamente contínua com respeito ao processo sem perturbar a distribuição limite.

Heyde *et al.* (1985) aplicaram o Teorema 4.1 ao modelo (4.1), e obtiveram o seguinte resultado.

Teorema 4.2: Sejam $N_{t+1} = \mathbf{A}_{t+1}N_t$, $t \geq 0$, e seja $Z_t = \mathbf{a}^T N_t$, onde \mathbf{a} é um vector não-nulo com elementos não-negativos. Então, sob as mesmas condições que (4.3) do Teorema 4.1,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} t^{-1} \ln Z_t = \ln \lambda_s, \text{ q.c.}$$

e, se as condições (4.4) e (4.5) do mesmo Teorema se mantiverem,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} t^{-1/2} E |\ln Z_t - t \ln \lambda_s| = \sigma \left(\frac{2}{\pi} \right)^{1/2}$$

existe para $0 \leq \sigma < \infty$ e se $\sigma > 0$, então

$$(t\sigma^2)^{-1/2} \{ \ln Z_t - t \ln \lambda \} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{d} N(0,1), \text{ "mixing"} \quad (4.6)$$

sendo a convergência "mixing" (no sentido de Rényi).

A quantidade σ na equação anterior determina a variância assíptótica do logaritmo do tamanho da população, supondo que \mathbf{a} é um vector formado por 1's ($\mathbf{a} = \mathbf{1}$).

O significado da distribuição lognormal foi originalmente referido por Lewontin *et al.* (1969) para populações sem estrutura etária. Suponha-se que o número do tamanho total da população segue a equação aleatória de crescimento

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= R_{t+1}N_t \\ &= R_{t+1}R_t \dots R_1 N_0, \end{aligned}$$

onde R_t representa a taxa de crescimento em tempo t e o ambiente é considerado independente e identicamente distribuído.

Então $\ln N_t$ será assíptoticamente normalmente distribuído com média $tE(\ln R)$,

onde $E(\ln R) = \frac{1}{t} \sum_{i=1}^{t+1} R_i$, e uma variância que depende da variância dos R_i 's. Uma

consequência deste facto é que a taxa média de crescimento ($\ln N_t / t$) para um t elevado, vai ser, em geral, menor do que a taxa de crescimento da média da população, uma vez que, pela desigualdade de Jensen,

$$\ln(E(N_t)/t) \rightarrow \ln(E(R)) \geq E(\ln R) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} E(\ln N_t).$$

Uma segunda consequência é o facto da distribuição de N_t ser assimétrica à esquerda, aumentando este aspecto à medida que t aumenta. Assim, as sucessões mais prováveis da população tenderão assíptoticamente para um valor abaixo da média.

Existe uma variedade de combinações de Z_j , $1 \leq j \leq t$, que também fornecem estimadores consistentes para $\ln \lambda_s$. No entanto, o estimador $t^{-1} \ln Z_t$ possui variância assíptótica mínima dentro da classe destes estimadores combinados (Heyde *et al.*, 1985).

Se $\sigma > 0$ puder ser estimado, o Teorema 4.2 fornece um meio para construir uma aproximação para intervalos de confiança para $\ln \lambda_s$.

De modo a obter um estimador consistente para σ , Heyde *et al.* (1985) estabeleceram ainda o próximo resultado.

Teorema 4.3: Sob as hipóteses (4.3), (4.4) e (4.5) tem-se

$$(\ln t)^{-1} \sum_{i=1}^t |\ln Z_i - i \ln \lambda| i^{-3/2} \xrightarrow{p} \sigma (2/\pi)^{1/2},$$

quando $t \rightarrow \infty$, onde \xrightarrow{p} denota a convergência em probabilidade, e

$$(\ln t)^{-1} \sum_{i=1}^t |\ln Z_i - i \widehat{\ln \lambda_s}| i^{-3/2} \xrightarrow{p} \sigma (2/\pi)^{1/2},$$

quando $t \rightarrow \infty$, onde $\widehat{\ln \lambda_s} = t^{-1} \ln Z_t$.

Para efeitos de inferência normalmente usar-se-ia o caso onde Z_t é o tamanho total da população $\|\mathbf{N}_t\| = N_t$. Então se $\hat{\sigma}$ é o estimador obtido a partir do Teorema 4.3 para σ a partir de uma realização $\mathbf{N}_{t_0}, \dots, \mathbf{N}_t$, onde t é elevado comparado com t_0 , um intervalo de confiança para a taxa de crescimento $\ln \lambda_s$, de aproximadamente $100(1 - \alpha)\%$ é

$$t^{-1} \ln N_t \pm z_{\alpha/2} \hat{\sigma} t^{-1/2}, \quad (4.7)$$

onde

$\alpha = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{z_\alpha}^{\infty} e^{-(1/2)u^2} du = 1 - \Phi(z_\alpha)$ e Φ representa a função de distribuição da lei normal unitária, $N(0,1)$.

Além disso, a convergência “mixing” no Teorema 4.2 pode ser utilizada para obter intervalos de confiança aproximados para o logaritmo do total da população num tempo posterior $\tau > t$. Escrevendo

$$W_u = (u\sigma^2)^{-1/2} \{\ln N_t - u \ln \lambda_s\},$$

tem-se que $P(|W_\tau| < z_{p/2} | |W_t| < z_{q/2}) \rightarrow 1 - p$

quando $\tau \rightarrow \infty$, para um t fixo e conseqüentemente um t elevado,

$P(|W_\tau| < z_{p/2}, |W_t| < z_{q/2}) \approx (1 - p)(1 - q)$, a qual resulta da convergência “mixing” uniforme. O índice u refere-se também ao tempo.

Mas,

$$\begin{aligned}
& P\left(\tau t^{-1}\left(\ln(N_t) - (t\sigma^2)^{1/2} z_{q/2}\right) - (\tau\sigma^2)^{1/2} z_{p/2} < \ln(N_t)\right. \\
& \quad \left.< \tau t^{-1}\left(\ln(N_t) + (t\sigma^2)^{1/2} z_{q/2}\right) + (\tau\sigma^2)^{1/2} z_{p/2}\right) \\
& \geq P(|W_\tau| < z_{p/2}, |W_t| < z_{q/2}).
\end{aligned}$$

Assim, um intervalo de confiança para o logaritmo do tamanho da população, de aproximadamente $100(1 - \alpha)\%$ é

$$\tau t^{-1} \ln(N_t) \pm \hat{\sigma} \min_{\alpha > q > 0} \left(\tau t^{-1/2} z_{q/2} + \tau^{1/2} z_{(\alpha - q)/2(1 - q)} \right). \quad (4.8)$$

A minimização de (4.8) em geral não é linear, mas podem obter-se resultados numéricos em alguns casos particulares.

A demonstração dos teoremas acima enunciados, encontra-se em (Heyde *et al.*, 1985).

Na prática os valores para t_0, \dots, t são frequentemente desconhecidos, portanto trabalha-se com diferenças a partir de t_0 . Assim, utilizando o Teorema 4.2,

$$(t - t_0)^{-1} (\ln N_t - \ln N_{t_0}) = \widehat{\ln \lambda_s} \quad (4.9)$$

é um estimador *fortemente consistente* para $\ln \lambda_s$, isto é, é um estimador convergente em média quadrática para $\ln \lambda_s$ e é também um estimador de máxima verosimilhança, enquanto que para estimar σ , pode utilizar-se

$$\hat{\sigma} = \left(\frac{\pi}{2}\right)^{1/2} \left(\frac{1}{\ln(t - t_0)} \sum_{j=1}^{t-t_0} j^{-3/2} \left| \ln N(t_0 + j) - \ln N(t_0) - j \widehat{\ln \lambda_s} \right| \right), \quad (4.10)$$

que é consistente para σ , isto é, converge em probabilidade para σ , em virtude do Teorema 4.3.

No entanto, Heyde *et al.* (1985) sugerem uma média deste estimador em duas épocas iniciais distintas, $t_0 + 1$ e $t_0 + 2$, de modo a reduzir a variância do estimador, isto é,

$$\begin{aligned}
\hat{\sigma}_1 = & \left(\frac{1}{2}\right) \left(\frac{\pi}{2}\right)^{1/2} \left(\frac{1}{\ln(t - t_0 - 1)} \sum_{j=1}^{t-t_0-1} j^{-3/2} \left| \ln N(t_0 + 1 + j) - \ln N(t_0 + 1) - j \widehat{\ln \lambda_s} \right| + \right. \\
& \left. + \frac{1}{\ln(t - t_0 - 2)} \sum_{j=1}^{t-t_0-2} j^{-3/2} \left| \ln N(t_0 + 2 + j) - \ln N(t_0 + 2) - j \widehat{\ln \lambda_s} \right| \right).
\end{aligned}$$

4.4 Uma diferença relevante, aparentemente mínima

Tal como no caso não estruturado, brevemente referido anteriormente, é também possível calcular a taxa de crescimento do tamanho médio da população,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln(E(N_t)) = \ln \mu.$$

A sua relação com a taxa de crescimento mais relevante, isto é, aquela que será observada em quase qualquer realização, $\ln \lambda_s$, anteriormente estudada é

$$\begin{aligned} \ln \mu &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln(E(N_t)) \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \left(E(\ln(N_t)) + \frac{\text{Var}(\ln(N_t))}{2} \right) \\ &= \ln \lambda_s + \frac{\sigma^2}{2}, \end{aligned}$$

como consequência de $\ln(N_t)$ ser assintoticamente normal com média $t \ln \lambda_s$ e variância $t\sigma^2$. Além disso $\ln \lambda_s \leq \ln \mu$, mas geralmente a desigualdade é estrita. Assim, é possível que a população média esteja a crescer (porque $\ln \mu > 0$) e no entanto cada realização do processo tende para a extinção com probabilidade 1 (porque $\ln \lambda_s < 0$), o que é explicado pelo comportamento da distribuição lognormal, que se torna cada vez mais assimétrica, à medida que t aumenta, e o tamanho médio da população fica dominado por populações muito elevadas, mas cada vez mais raras. Estas e outras propriedades de $\ln \lambda_s$ e de $\ln \mu$ foram amplamente investigadas por Cohen (1979) e Tuljapurkar (1982, 1990).

4.5 A taxa estocástica de crescimento, $\ln \lambda_s$

A taxa estocástica de crescimento pode ser calculada de várias maneiras. O seu cálculo analítico é praticamente impossível, uma vez que requer a distribuição conjunta estacionária para o ambiente e estrutura da população, requerendo também um cálculo posterior de uma média da taxa de crescimento ao longo da distribuição estacionária, em cada unidade de tempo. Restam então várias hipóteses para o seu cálculo por simulação numérica. Uma delas, e talvez a menos complexa resulta da aplicação do estimador (4.9). A precisão do estimador obtido, pode ser medida através de um intervalo de confiança para $\ln \lambda_s$, com um valor aproximado de 95%, através de

$$\widehat{\ln(\lambda_s)} \pm 1.96 \sqrt{\frac{\text{Var}(\bar{r}_t)}{T}},$$

onde $\bar{r}_t = \ln(N_{t+1}/N_t)$ e portanto $\widehat{\ln(\lambda_s)} = \frac{1}{T} \sum_{t=0}^{T-1} \bar{r}_t$.

Existem ainda outras abordagens para este cálculo, nomeadamente a chamada aproximação de Tuljapurkar (1982, 1990), que consiste, no desenvolvimento de uma fórmula de perturbação para $\ln \lambda_s$, como um desvio a partir de $\ln \lambda_1$. Esta abordagem não fará, no entanto, parte deste trabalho.

Na aplicação dos resultados anteriormente citados neste trabalho será estimada a distribuição empírica de λ_g baseada em simulações *Monte Carlo*, a qual pode posteriormente ser comparada com os resultados assintóticos.

Capítulo 5 – Modelo estocástico estruturado para o *stock* ibero-atlântico de sardinha

Após a análise de sensibilidade efectuada ao modelo construído no Capítulo 3, e também em função dos dados obtidos através do *Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine, and Anchovy* (ICES, 2002), que traduzem variações apreciáveis no recrutamento anual da população de sardinha, o modelo é expandido de modo a permitir variação estocástica nas taxas vitais, que possa reflectir a variabilidade processual e que de uma certa forma, reflecta também a variabilidade ambiental.

5.1 A ligação entre as taxas vitais e o ambiente

O pressuposto da imutabilidade das taxas vitais no modelo determinístico é muito restritivo e pouco realista. Com o objectivo de estabelecer uma ligação entre o ambiente e as taxas vitais, considera-se que os elementos das matrizes A_t (taxas de fertilidade e de sobrevivência) variam independentemente, seguindo distribuições paramétricas que têm em consideração aspectos da realidade biológica da espécie. Esta escolha da distribuição que descreve as taxas vitais dos elementos das matrizes A_t deve ser bastante cuidadosa, uma vez que a selecção de distribuições pouco apropriadas pode conduzir a resultados pouco satisfatórios (Caswell, 2001).

5.2 Estrutura e parâmetros do modelo

Tal como já foi referido, a estrutura desta versão do modelo é essencialmente a mesma.

$$\mathbf{N}_{t+1}(\omega) = \mathbf{A}_t(\omega) \cdot \mathbf{N}_t(\omega), \quad t = 0, 1, \dots, \omega \in \Omega.$$

A diferença reside no facto de se considerar que o ambiente influencia as taxas vitais, fertilidade e sobrevivência. Para tal, em cada estágio, as taxas de fertilidade, ρf_i , para efeitos de modelação, são consideradas como formando um único parâmetro, agora assumido como uma variável aleatória seguindo uma distribuição lognormal. Considera-se que estas variáveis aleatórias são independentes.

$$\rho f_i \sim \text{Lognormal}(a_i, b_i^2), \quad i = 0, \dots, 6^+.$$

Uma vez que estas taxas são inerentemente não negativas, assume-se que seguem uma distribuição lognormal. Para obter os parâmetros da distribuição desejada considerou-se $E(\rho f_i) = e^{a_i + (b_i^2)/2} = \widetilde{\rho f_i}$, sendo $\widetilde{\rho f_i}$ o valor “observado” utilizado na parte determinística do modelo. Para obter os valores para a variância, consideram-se coeficientes de variação, de modo a reflectir pequenas, médias e elevadas variações no ambiente (5%, 15-20% e 35%, respectivamente). No entanto são também considerados outros valores intermédios.

As taxas de sobrevivência em cada estágio foram tomadas como variáveis aleatórias independentes, seguindo uma distribuição beta $S_i \sim \text{Beta}(\alpha_i, \beta_i)$, $i = 0, \dots, 6^+$.

Como neste caso a taxa de sobrevivência é uma probabilidade, considerou-se a distribuição beta adequada (Kaye *et al*, 2003), uma vez que o seu suporte é o intervalo [0,1] e a distribuição possui uma forma bastante flexível. Tal como para as fertilidades, assumiu-se o valor “observado” nos dados existentes como o valor esperado da distribuição,

$$E(S_i) = \frac{\alpha_i}{\alpha_i + \beta_i} = \widetilde{S}_i.$$

A variância foi obtida considerando vários níveis do coeficiente de variação, como foi descrito no caso anterior.

Para a implementação do modelo, efectuaram-se simulações *Monte Carlo*. Assim, em ambiente MATLAB 6.1 (Mathworks, 2001), foram gerados números *pseudo* aleatórios seguindo as distribuições especificadas para cada uma das matrizes \mathbf{A}_t . Posteriormente a população inicial (ano 1998) foi projectada até ao número de anos pretendido através do produto matricial. Deste modo, obteve-se a distribuição empírica de um

estimador para a taxa estocástica de crescimento da população, $\widehat{\lambda}_g$, que permitiu obter intervalos de confiança para λ_g e realizar inferência estatística para outros parâmetros do modelo (Heyde *et al.*, 1985).

Consideraram-se vários horizontes temporais para as projecções, isto é, efectuaram-se projecções a curto prazo de modo a inferir sobre o comportamento a curto prazo da população e também projecções a “longo” prazo no sentido de inferir sobre o comportamento assintótico da população. Assim, foram efectuadas várias simulações, quer quanto ao horizonte temporal considerado, 5, 10, 50, 100 e 500 anos respectivamente, quer quanto ao coeficiente de variação ao qual foram sujeitas as taxas vitais, 5%, 10%, 15%, 20%, 25%, 30% e 35%.

Devido ao esforço computacional requerido para gerar os números aleatórios e os sucessivos produtos de matrizes, o “longo” prazo aqui considerado é um horizonte temporal de cerca de 500 anos, que parece ser bastante razoável para estudar o comportamento assintótico.

5.2.1 Comportamento a longo prazo

O modelo aqui considerado assume que os elementos de \mathbf{A}_t são descritos por um processo estocástico que é estacionário, ergódico e “mixing”. As matrizes estocásticas obtidas neste trabalho possuem a mesma estrutura da matriz \mathbf{A} , considerada no modelo determinístico, isto é, os seus elementos, nulos e não-nulos, estão nas mesmas posições que os correspondentes elementos da matriz \mathbf{A} . Esse facto é uma condição suficiente para que as matrizes \mathbf{A}_t pertençam a um conjunto ergódico (Tuljapurkar *et al.*, 1997). Além disso, as matrizes \mathbf{A}_t são independentes e identicamente distribuídas, pelo modo como foram construídas. Desta forma, a população em causa (sardinha ibero-atlântica), mediante os pressupostos considerados, irá ter um comportamento assintótico, descrito nos resultados do Capítulo 4, isto é, assintoticamente, o logaritmo do tamanho total da população seguirá uma distribuição normal,

$\ln(N_t) \sim N(t \ln \lambda_g, t\sigma^2)$, cuja média e variância aumentam linearmente com o tempo.

Nas Figuras 5.1 a 5.7 são apresentados histogramas para o estimador da taxa estocástica de crescimento da população, $\widehat{\lambda}_g$, para períodos de 100 e 500 anos, onde as taxas vitais da população foram sujeitas a coeficientes de variação de 5%, 10%, 15%, 20%, 25%, 30% e 35%. Tal como seria de esperar, à medida que o coeficiente de variação aumenta, torna-se maior a dispersão dos valores nos histogramas de $\widehat{\lambda}_g$, tanto após o

período de 100 anos como após o período de 500 anos. Em todas essas figuras pode verificar-se a redução de dispersão dos valores dos histogramas para o período de 500 anos comparativamente ao período de 100 anos.

De modo a diminuir a dispersão dos valores nos histogramas obtidos foram posteriormente efectuadas 10000 reamostragens pelo método *bootstrap* não paramétrico (Efron *et al*, 1993) de modo a obter um intervalo de cobertura de 95% para o valor médio de cada histograma (Caswell, 2001). Na Tabela 5.1 são apresentados os valores para os intervalos de confiança para $E(\lambda_s)$, após simulações para períodos de 100 e 500 anos, respectivamente, quando as taxas vitais foram sujeitas aos diferentes tipos de coeficientes de variação. Pode assim verificar-se que à medida que o coeficiente de variação a que as taxas vitais foram sujeitas aumenta, o valor médio de λ_s vai diminuir.

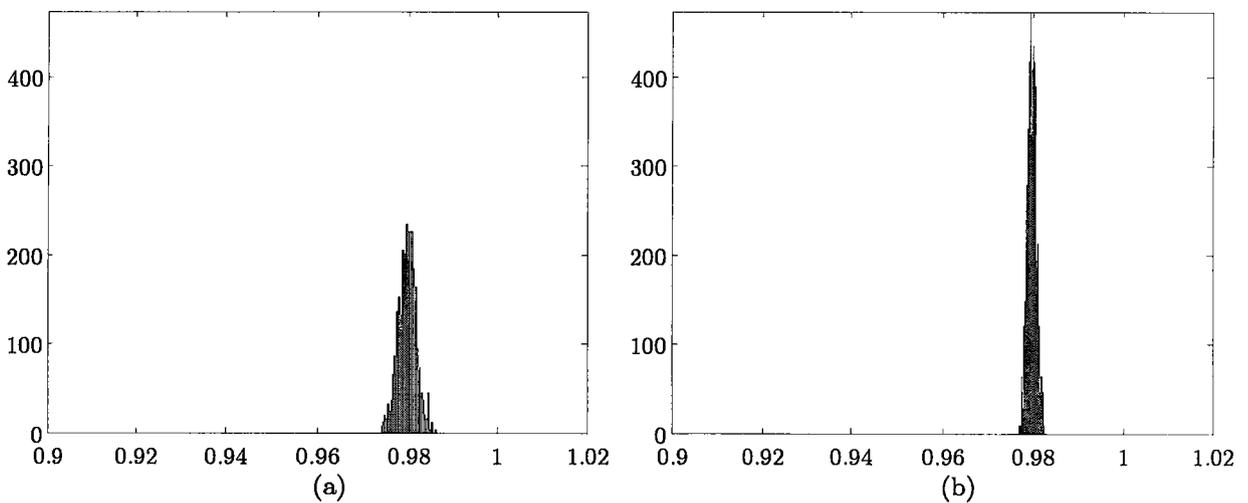


Figura 5.1: Histogramas de $\hat{\lambda}_s$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 5% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

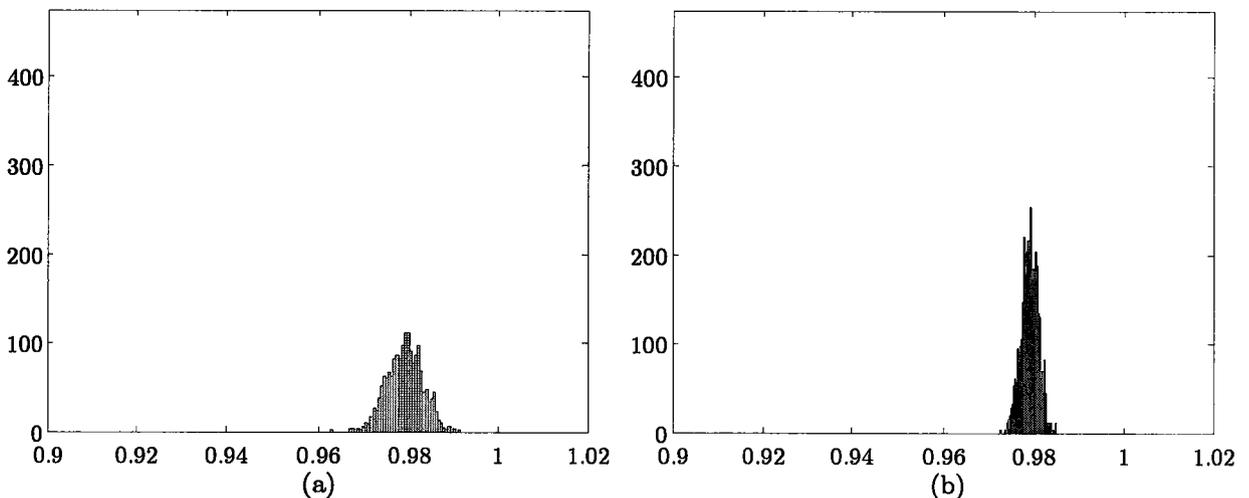


Figura 5.2: Histogramas de $\hat{\lambda}_s$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 10% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

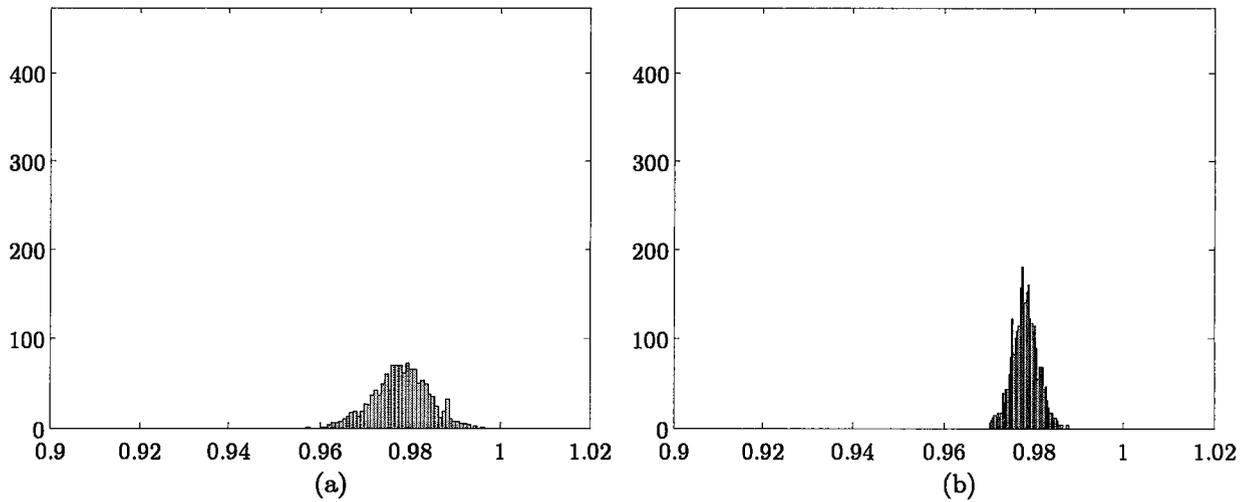


Figura 5.3: Histogramas de $\hat{\lambda}_0$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 15% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

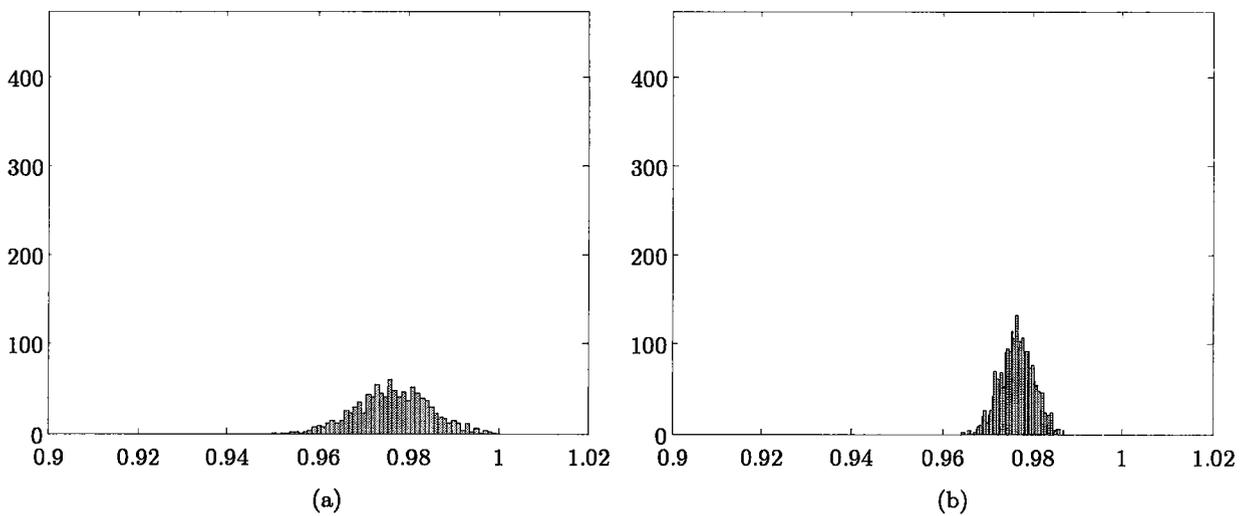


Figura 5.4: Histogramas de $\hat{\lambda}_0$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 20% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

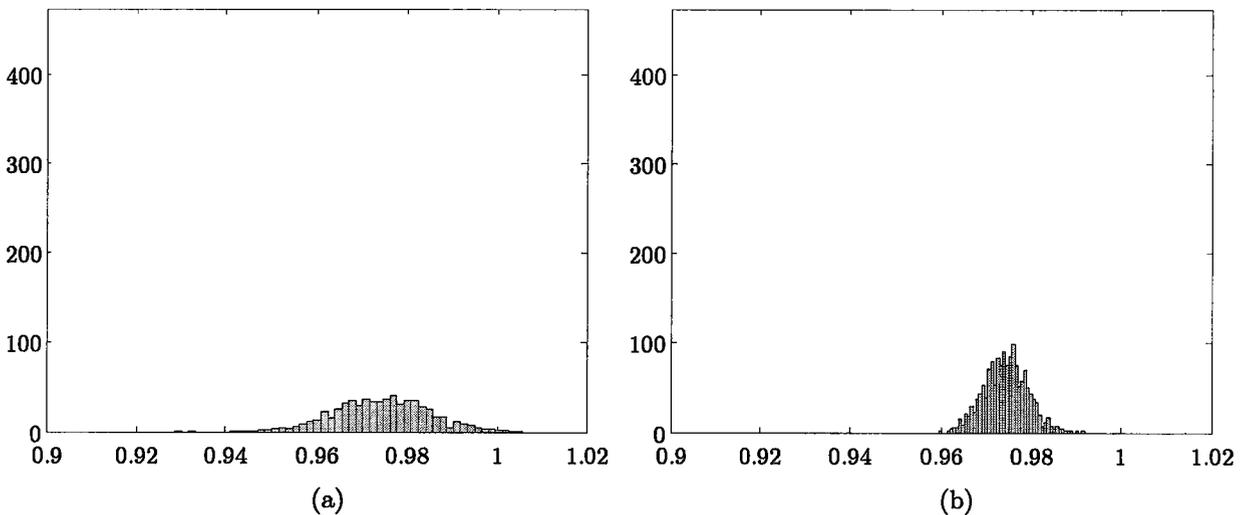


Figura 5.5: Histogramas de $\hat{\lambda}_0$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 25% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

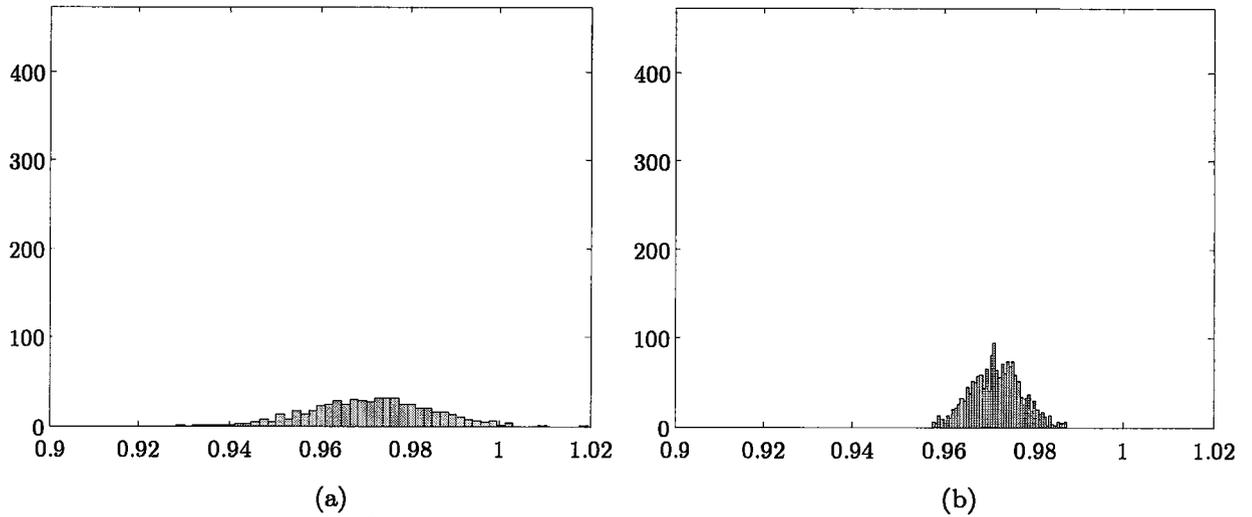


Figura 5.6: Histogramas de $\hat{\lambda}_s$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 30% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

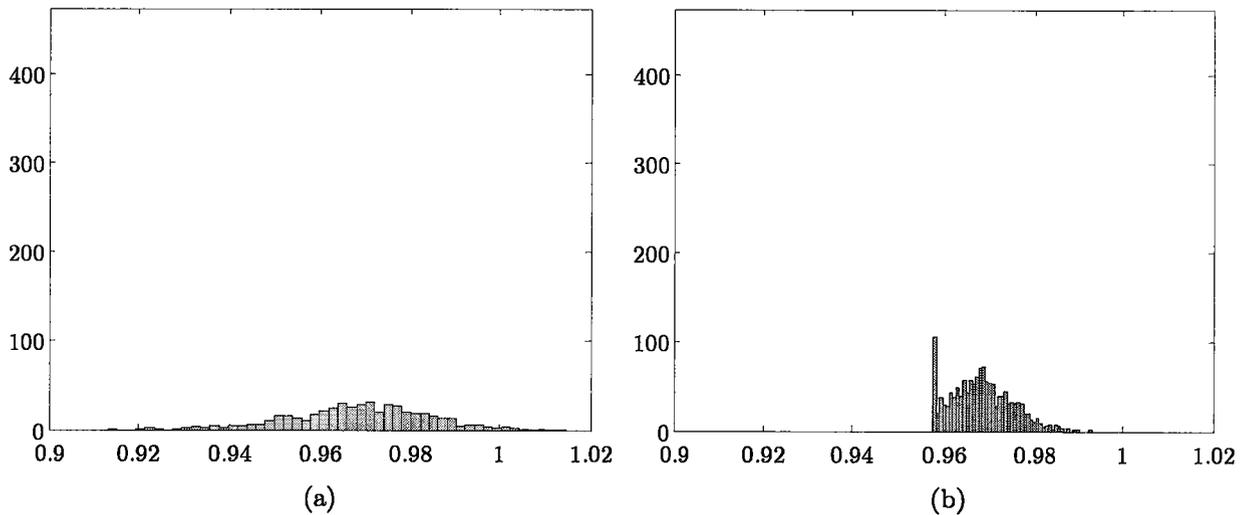


Figura 5.7: Histogramas de $\hat{\lambda}_s$ sujeito a um coeficientes de variação nas taxas vitais de 35% após um período de 100 anos, (a), e 500 anos, (b).

Tabela 5.1: Representação dos intervalos de 95% de cobertura para $E(\lambda_s)$.

Coeficiente de variação	Tempo 100 anos	Tempo 500 anos
5%	[0.97953, 0.97977]	[0.97971, 0.97982]
10%	[0.97882, 0.97931]	[0.97904, 0.97927]
15%	[0.97762, 0.97838]	[0.97789, 0.97823]
20%	[0.97602, 0.97702]	[0.97632, 0.97678]
25%	[0.97362, 0.97495]	[0.97409, 0.97468]
30%	[0.97071, 0.97232]	[0.97118, 0.97188]
35%	[0.96783, 0.96975]	[0.96787, 0.96868]

Como as matrizes são consideradas independentes e identicamente distribuídas, a ordem de convergência no caso estocástico é a mesma que a ordem da matriz média (cujos elementos são os valores médios das taxas vitais, que, como referido anteriormente, são os valores considerados no caso determinístico), pois, pode representar-se a matriz A_t como a soma dessa matriz média com uma outra matriz dos desvios em relação à matriz média (Caswell, 2001, Tuljapurkar, 1990). De modo a ilustrar esse facto, e em analogia com os resultados expostos no Capítulo 3, apresentam-se também resultados de simulação para o comportamento do tamanho total da população num período de 50 e 100 anos, quando as taxas vitais foram sujeitas a um coeficiente de variação de 5% e 35%, Figuras 5.8 e 5.9, respectivamente. Através da sua análise pode observar-se que a probabilidade da população se extinguir a curto prazo aumenta quando as taxas vitais são sujeitas a um maior coeficiente de variação. Nas Figuras 5.10 e 5.11 são também apresentados histogramas para as distribuições empíricas da população total, ao fim de 50 e 100 anos, novamente quando as taxas vitais foram sujeitas a um coeficiente de variação de 5% e 35%. Nesses histogramas foi também ajustada a curva de uma distribuição lognormal, com os parâmetros obtidos a partir da função de distribuição empírica do tamanho total da população. Da análise da Figura 5.11 pode observar-se que a população terá uma elevada probabilidade de extinção num período de 100 anos, quando as taxas vitais são sujeitas a um coeficiente de variação elevado (35%). De modo a corroborar os resultados teóricos esperados, foram também obtidos *Lognormal Q-Q plots*, para os valores das simulações da população total, utilizando o programa SPSS, Versão 11.5.0. Como conclusão, em todas essas representações gráficas (Figuras 5.12 e 5.13) parece ser razoável a inferência da população, nestas circunstâncias, e após o período de tempo indicado, descrever aparentemente o comportamento teoricamente esperado.

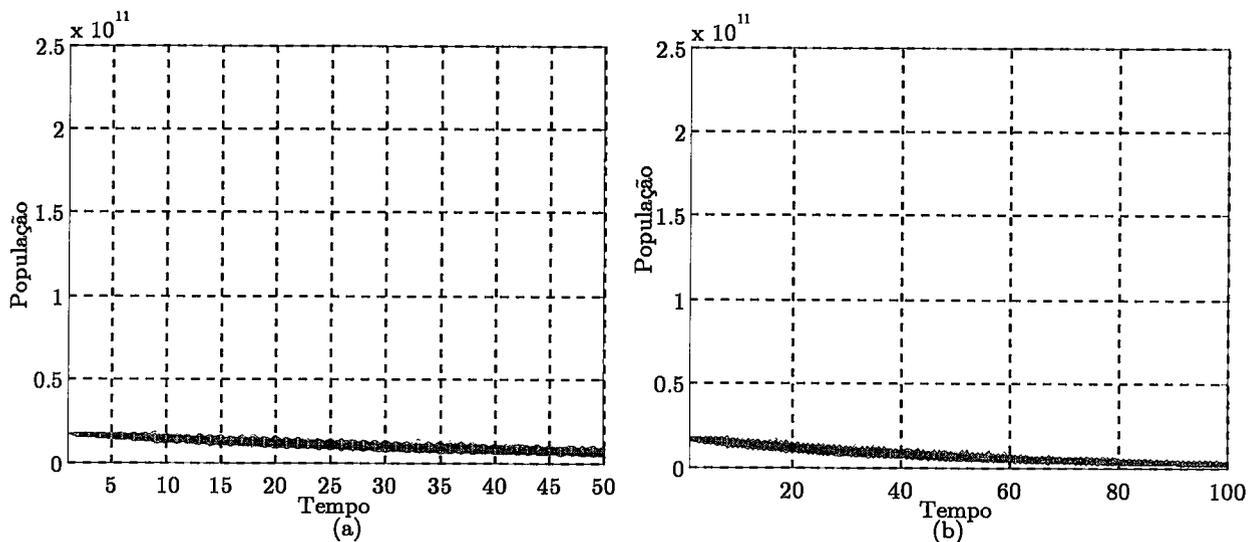


Figura 5.8: Resultados de simulação do tamanho da população total, quando as taxas vitais são sujeitas a um coeficiente de variação de 5%, durante um período de 50 anos, (a), e 100 anos, (b).

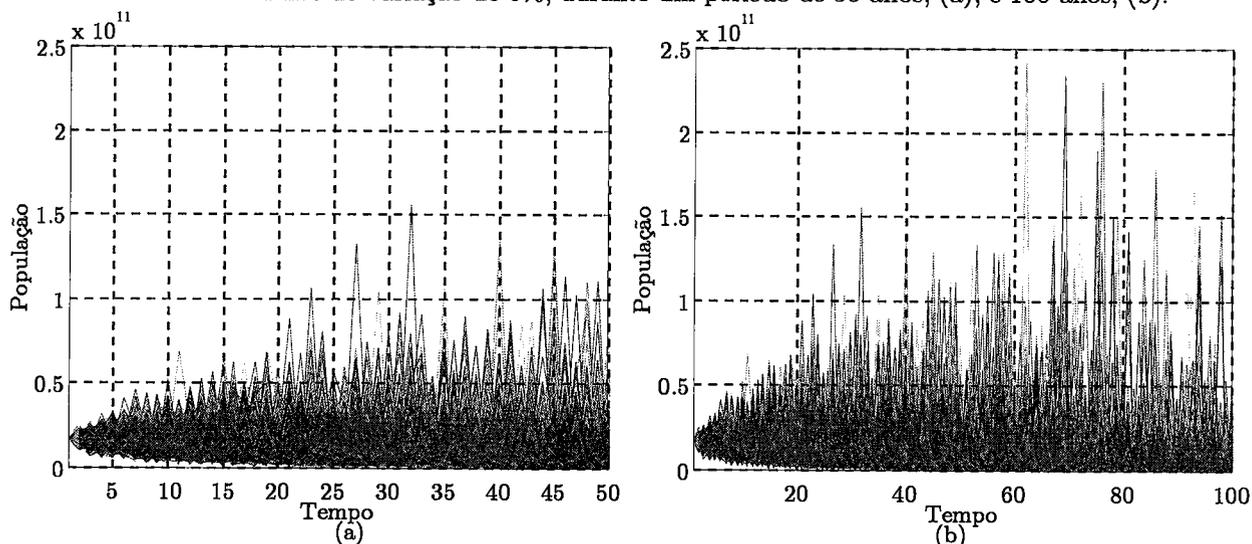


Figura 5.9: Resultados de simulação do tamanho da população total, quando as taxas vitais são sujeitas a um coeficiente de variação de 35%, durante um período de 50 anos, (a), e 100 anos, (b).

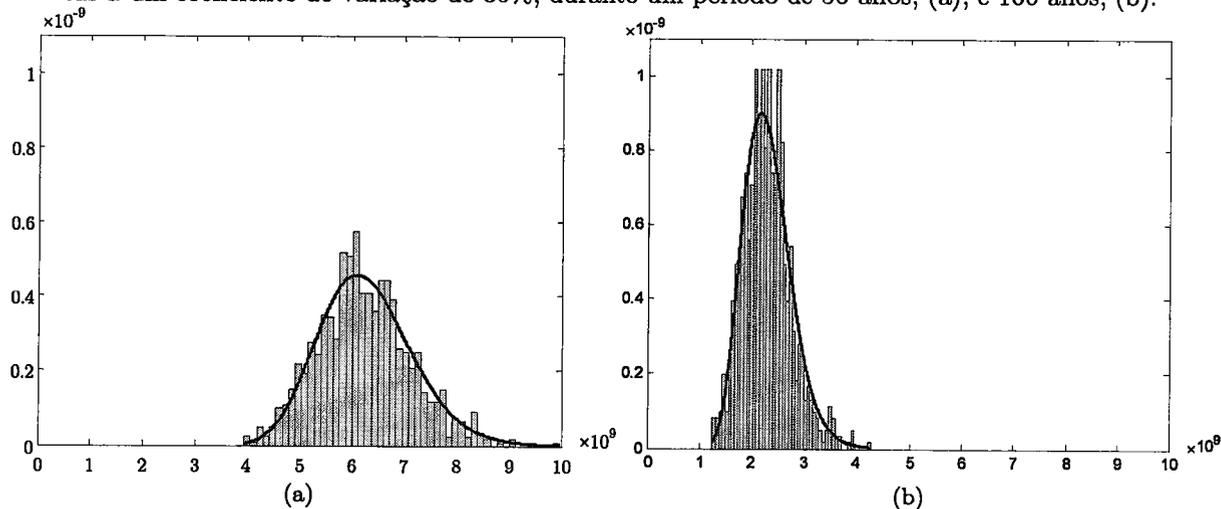


Figura 5.10: Histograma para as distribuições empíricas da população total sujeita a coeficientes de variação nas taxas vitais de 5%, após um período de 50 anos, (a), e 100 anos, (b).

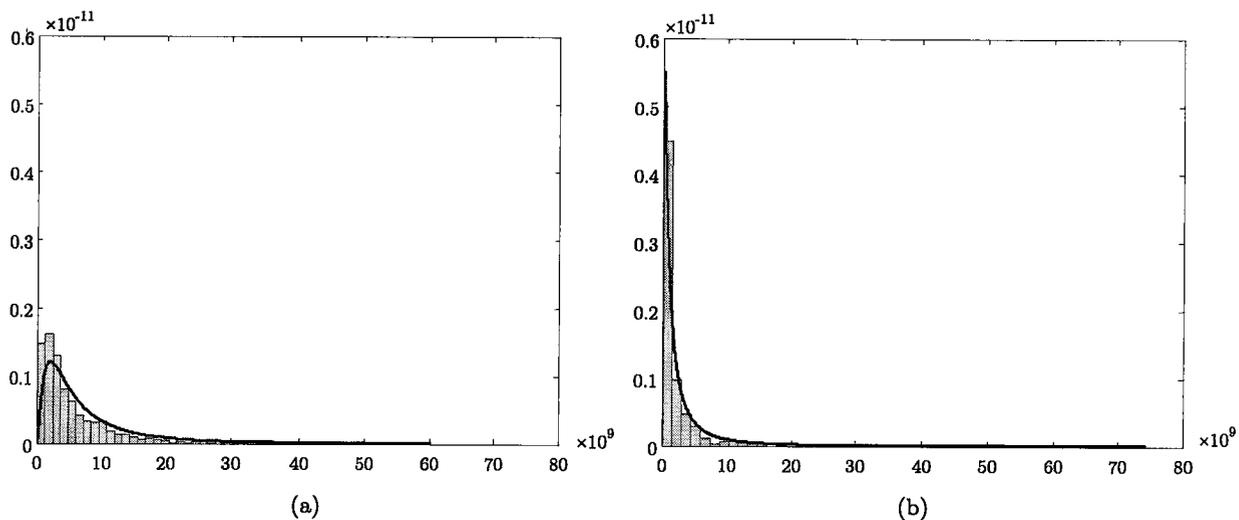


Figura 5.11: Histograma para as distribuições empíricas da população total, sujeita a coeficientes de variação nas taxas vitais de 35%, após um período de 50 anos, (a), e 100 anos, (b).

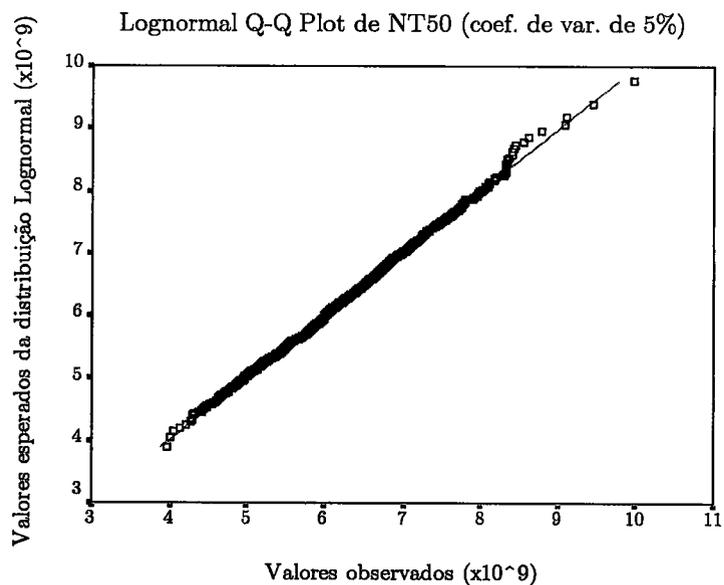


Figura 5.12 (a): *Lognormal Q-Q plot* para a população total, quando as taxas vitais foram sujeitas a coeficientes de variação de 5%, após um período de 50 anos.

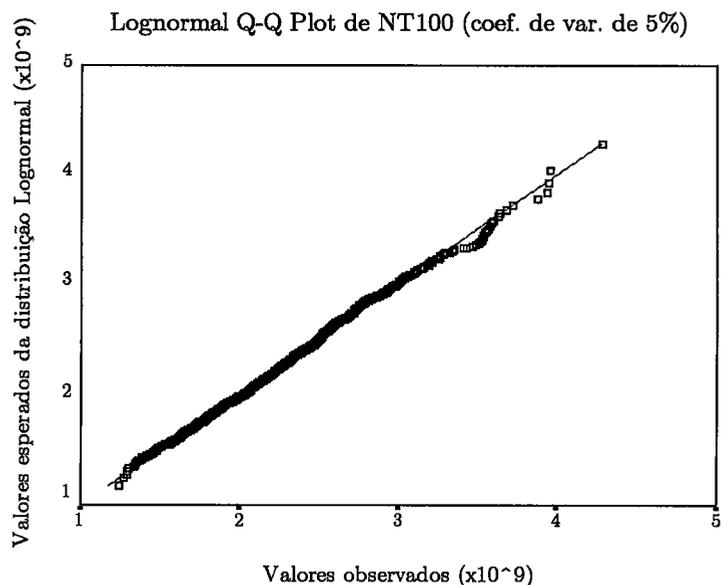


Figura 5.12 (b): *Lognormal Q-Q plot* para a população total, quando as taxas vitais foram sujeitas a coeficientes de variação de 5%, após um período de 100 anos.

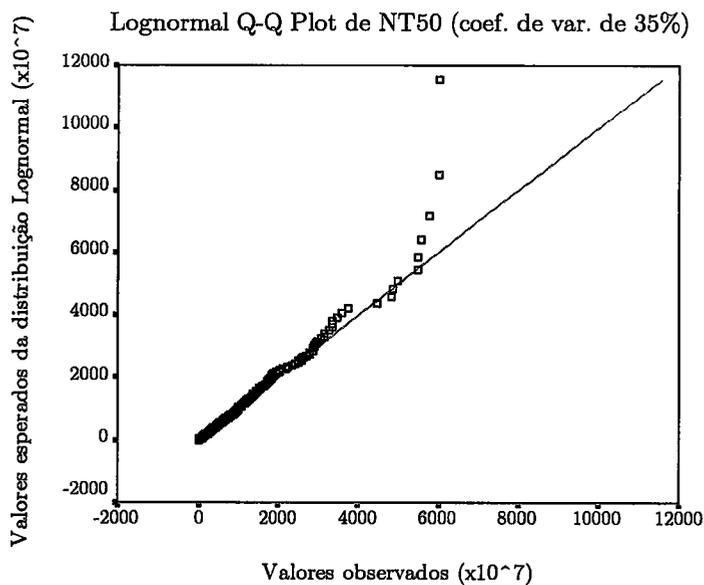


Figura 5.13 (a): *Lognormal Q-Q plot* para a população total, quando as taxas vitais foram sujeitas a coeficientes de variação de 35%, após um período de 50 anos.

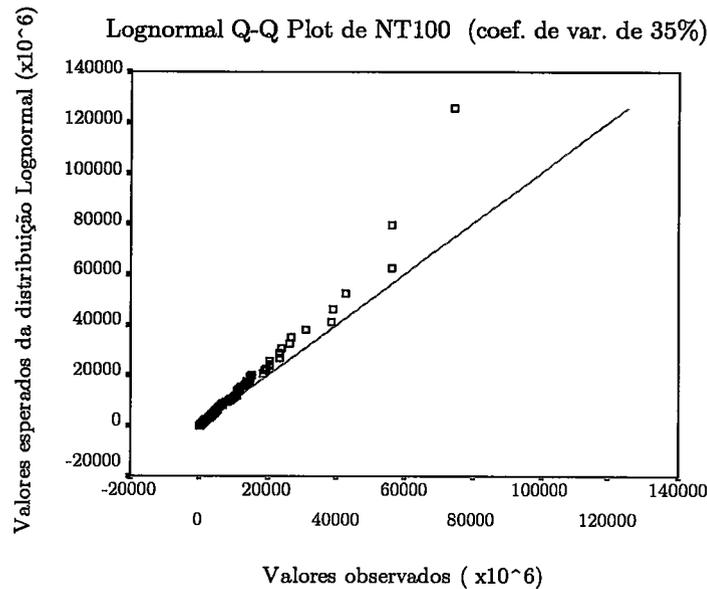


Figura 5.13 (b): *Lognormal Q-Q plot* para a população total, quando as taxas vitais foram sujeitas a coeficientes de variação de 35%, após um período de 100 anos.

Adicionalmente, foram também obtidos intervalos de 95% de cobertura para um estimador empírico de σ^2 , o qual foi obtido a partir dos valores da distribuição empírica da população total, após períodos de 100 e 500 anos respectivamente. Na Tabela 5.2 são indicados os intervalos de 95% de cobertura para σ^2 , obtidos também pelo método *bootstrap* não paramétrico (Efron *et al*, 1993).

Tabela 5.2: Representação dos intervalos de 95% de cobertura para σ^2 .

Coefficiente de variação	Tempo 100 anos	Tempo 500 anos
5%	[0.036521, 0.043767]	[0.2024, 0.24275]
10%	[0.14992, 0.1796]	[0.81287, 0.96764]
15%	[0.3532, 0.42124]	[1.8235, 2.1723]
20%	[0.61879, 0.73605]	[3.2419, 3.8553]
25%	[1.084, 1.3154]	[5.5857, 6.6662]
30%	[1.6476, 1.959]	[7.7562, 9.2103]
35%	[2.3109, 2.7905]	[12.602, 15.18]

Da análise dos valores mínimos e máximos para os intervalos de 95% de cobertura para σ^2 , observa-se que eles estão em razoável concordância com o pressuposto de que o logaritmo do tamanho total da população ($\ln N_t$) segue assintoticamente uma distribuição normal cuja variância aumenta linearmente com o tempo. Este facto vem realçar a concordância com os resultados teóricos.

Por último convém também referir que todo este tipo de análises efectuadas pode ser aplicado para cada grupo etário da população.

5.2.2 Comportamento de curto prazo

De modo análogo ao que foi exposto no Capítulo 3, foram efectuadas simulações para o comportamento a curto prazo da população, num período de 5 e 10 anos. No entanto, sem o auxílio dos fundamentos teóricos existentes para a dinâmica a longo prazo, podemos apenas apoiar-nos nos resultados de simulação obtidos para a obtenção de distribuições, necessariamente empíricas, para a população total. Essas distribuições permitem fazer inferência estatística sobre os parâmetros de interesse e avaliar a incerteza associada às flutuações aleatórias. Tal facto é de grande importância, uma vez que a maior parte das políticas de gestão de recursos pesqueiros são tomadas a curto prazo e muitas vezes não são baseadas em estudos desta natureza. Nas Figuras 5.14 e 5.15 é apresentada a dinâmica da população total nos períodos referidos anteriormente, quando as taxas vitais foram sujeitas aos valores extremos de variabilidade considerados, 5% e 35% respectivamente.

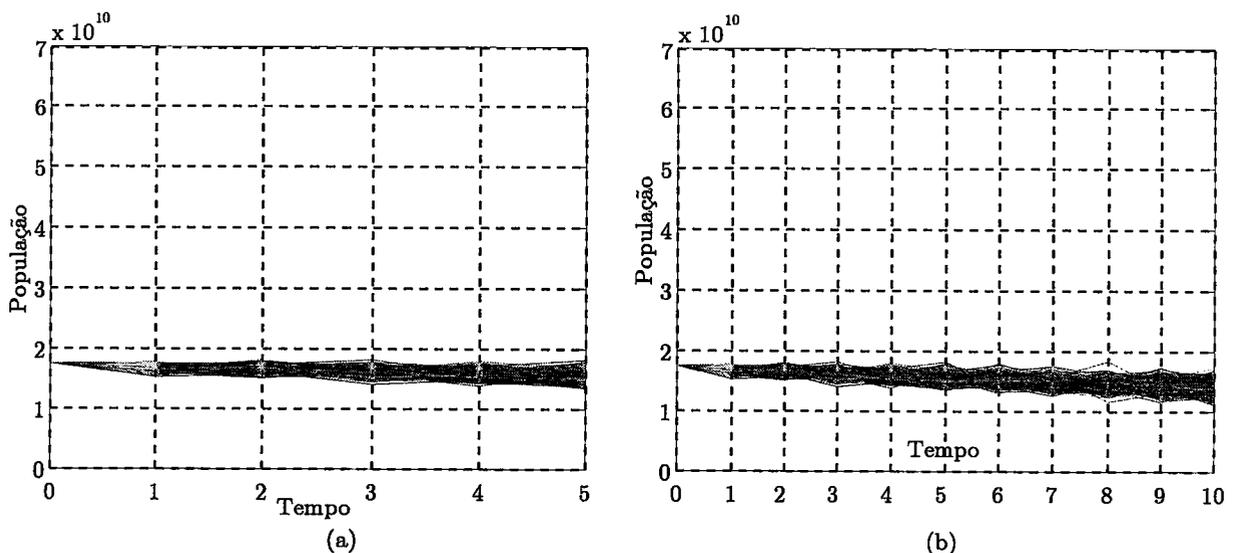
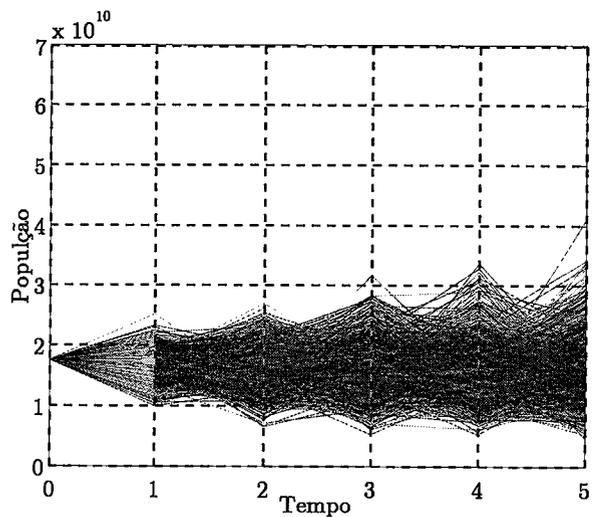
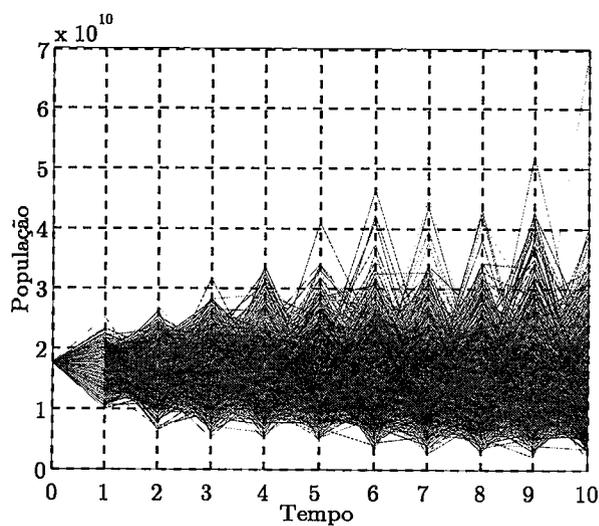


Figura 5.14: Resultados de simulação do tamanho da população total, quando as taxas vitais são sujeitas a um coeficiente de variação de 5%, durante um período de 5 anos, (a), e 10 anos, (b).



(a)



(b)

Figura 5.15: Resultados de simulação do tamanho da população total, quando as taxas vitais são sujeitas a um coeficiente de variação de 35%, durante um período de 5 anos, (a), e 10 anos, (b).

Capítulo 6 – Conclusões e considerações finais

Nesta dissertação, após uma pequena introdução onde se faz uma breve resenha histórica dos modelos estruturados, apresentam-se no Capítulo 2 os fundamentos teóricos essenciais para o desenvolvimento de tais modelos, no caso determinístico. Neste contexto é de especial importância a análise e interpretação do teorema de Perron-Frobenius, cujas aplicações vão muito para além desta área de estudo. É também dada grande importância aos fundamentos para a análise de sensibilidade dos parâmetros dos modelos estruturados.

No Capítulo 3 faz-se a descrição detalhada do modelo desenvolvido para o *stock* ibero-atlântico de sardinha, bem como do comportamento a curto prazo e assintótico projectado para a população em estudo, onde é dada especial importância às possíveis interpretações biológicas dos parâmetros do modelo. Conclui-se este capítulo com uma análise detalhada de perturbação dos parâmetros do modelo, destacando-se os mais sensíveis a alterações na taxa assintótica de crescimento. Toda esta análise tem por objectivo poder contribuir de alguma forma para as tomadas de decisão quanto à gestão do recurso pesqueiro em causa, o qual é de grande importância a nível nacional. Neste caso, com base na informação disponível e nos pressupostos do modelo desenvolvido, este trabalho sugere que a taxa assintótica de crescimento do *stock* de ibero-atlântico de sardinha é ligeiramente menor que 1, o que indica que a população de sardinha está a decrescer com uma taxa anual de 2%. Assim, se não forem tomadas as medidas apropriadas para a gestão da população, poderão haver consequências graves para a espécie, a longo prazo. Após a análise de sensibilidade efectuada verificou-se que a taxa assintótica de crescimento é bastante sensível a

mudanças nas taxas de sobrevivência e nas fertilidades dos indivíduos nos primeiros estádios.

Como é reconhecido que a população em estudo possui grande variabilidade nos estádios juvenis, são introduzidos no Capítulo 4 os conceitos e resultados teóricos fundamentais para que o modelo desenvolvido seja expandido, de modo a incorporar variabilidade estocástica, que reflecta de algum modo a variabilidade ambiental a que a população está sujeita. Este tipo de resultados permite inferir que, sob condições adequadas, o tamanho total de uma população segue uma distribuição lognormal, assintoticamente. Permite também obter estimadores para a taxa estocástica de crescimento e também para avaliar a sua variância.

No Capítulo 5 é descrito com algum detalhe o modelo estruturado com variabilidade estocástica nas taxas vitais aqui desenvolvido. Este modelo foi depois implementado em ambiente MATLAB (Mathworks, 2001). Para analisar o seu comportamento, a curto e a longo prazo, efectuaram-se numerosas simulações. Através dos estimadores obtidos para os parâmetros de interesse, foram posteriormente efectuadas análises comparativas com o objectivo de reflectir a boa concordância com os resultados teóricos. Tal facto deve-se em parte às várias simplificações efectuadas, referentes à insuficiência de dados e à dificuldade na própria implementação do modelo, uma vez que ao modelar fenómenos da natureza deve obter-se um modelo parcimonioso, ou seja, é necessário alcançar um compromisso entre a complexidade e a precisão do mesmo. Uma dessas simplificações baseia-se no facto de se considerar que as matrizes estocásticas do modelo são independentes e identicamente distribuídas, o que foi conseguido considerando que as taxas vitais da população seguiam distribuições de probabilidade convenientes e biologicamente plausíveis. No entanto, a colocação de alguma estrutura de correlação nas taxas vitais não é ainda de fácil implementação, o que justifica de alguma forma a escolha efectuada.

Os resultados da simulação indicam que, sob cenários de variabilidade nas taxas vitais (onde esta aumenta), existe um aumento significativo na probabilidade de extinção da população, após um período de 100 anos. Tal facto deve, portanto, ser encarado com bastante preocupação quando as medidas de gestão para a população em causa forem tomadas.

O efeito de densidade-dependência no recrutamento resultante é outro aspecto que poderá ser explorado no futuro.

Finalmente, importa referir que existem outros modelos que usam a mesma informação de base mas que diferem nalguns dos pressupostos. Um desenvolvimento futuro poderá consistir em relaxar alguns dos pressupostos de modo a uma melhor adaptação do modelo à realidade, tendo no entanto a noção de que um completo ajustamento à realidade não será de todo possível.

Bibliografia

- [1] Alpizar-Jara, R., Brooks, E. N., Pollock, K. N., Steffen, D. F., Pack, J. C., Norman, G. W. (2001), An Eastern Wild Turkey Population Dynamics Model For Virginia And West Virginia. *Journal of Wildlife Management*, Vol. 65(3), p. 415-424.
- [2] Basilevsky, A. (1983). *Applied Matrix Algebra in the Statistical Sciences*. Elsevier Science Publishing Co., Inc.
- [3] Bernadelli, H. (1941). Population Waves. *J. Burma Res. Soc.*, Vol. 31(1), p. 1-18.
- [4] Brodziak, J., Rago, P., Conser, R. (1998). A general Approach for Making Short-Term Stochastic Projections from an Age-Structured Fisheries Assessment Model. (Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-98-01) *Symposium on Fishery Stock Assessment Models*, p. 933-954.
- [5] Cadima, E. L. (2000). *Manual de avaliação de recursos pesqueiros*. FAO Documento Técnico sobre as Pescas. No. 393. Roma, FAO. DANIDA (Distribuidores).
- [6] Carvalho, L; Quaresma, M. & Figueiredo, I. (2001). Modelos de tabelas de vida. Um exemplo de aplicação a elasmobrânquios. *IX Congresso da Sociedade Portuguesa de Estatística*, Ponta Delgada, Açores.
- [7] Caswell, H. (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology*, Vol. 81, p. 619-627.
- [8] Caswell, H. (2001). *Matrix population models*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.

-
- [9] Caswell, H., Naiman, R. J., Morin, R. (1984). Evaluating the Consequences of Reproduction in Complex Salmonid Life Cycles. *Aquaculture*, Vol. 43, p. 123-134.
- [10] Coale, A. J. (1957). How the age distribution of a human population is determined. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., Vol. 22, p. 83-87.
- [11] Cohen, J. E. (1977a). Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates. II. General states. *Advan. Appl. Prob.*, Vol. 9(2), p. 18-37.
- [12] Cohen, J. E. (1979). Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates. III. Finite-state moments and growth rate; an illustration. *Advan. Appl. Prob.*, Vol. 9(2), p. 462-475.
- [13] Cohen, J. E. (1979). Ergodic theorems in demography. *Bulletin (New Series) of the American Mathematical Society*, Vol. 1(2), p. 275-295.
- [14] Cushing, J. M., Yicang, Z. (1994). The net reproductive value and stability in matrix population models. *Nat. Res. Mod.*, Vol. 8, p. 297-333.
- [15] Demetrius, L. (1971). Primitivity conditions for growth matrices. *Mathematical Biosciences*, Vol. 4, p. 53-58.
- [16] Desoer, C. A. (1967). Perturbations of eigenvalues and eigenvectors of a network. Pages 8-11 in *Fifth Annual Allerton Conference on Circuit and System Theory*. University of Illinois, Urbana. Illinois, U.S.A.
- [17] Efron, B., Tibshirani, R. J. (1993). *An introduction to the Bootstrap*. Chapman & Hall, New York.
- [18] Faddeev, D. K., Faddeeva, V. N. (1963). *Computational methods of linear algebra*. W. H. Freeman, San Francisco, U.S.A.
- [19] Getz, W., Haight, R. G. (1989). *Population Harvesting*. Princeton University Press.
- [20] Goodman, L. A. (1967). On the reconciliation of mathematical theories of population growth. *Journal of the Royal Statistical Society*, Vol. 130, p. 541-553.
- [21] Hall, P., Heyde, C. C. (1980). *Martingale limit theory and its application*. Academic Press, Inc.
-

-
- [22] Hayes, D. B. (2000). A biological reference point based on the Leslie matrix. *Fishery Bulletin* Vol. **98**, p. 75-85.
- [23] Heifetz, J., Quinn II, T. J. (1998). Dynamics of migratory fish population with applications to the management of sablefish. *Symposium on Fishery Stock Assessment Models*, p. 219-244.
- [24] Heyde, C. C., Cohen, J. H. (1985). Confidence intervals for demographic projections based on products of random matrices. *Theoretical Population Biology*, Vol. **27**, p. 120-153.
- [25] Hinrichsen, R. A. (2002). The accuracy of alternative stochastic growth rate estimates for salmon populations. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Sciences*, Vol. **59**, p. 1014-1023.
- [26] Horn, R. A., Johnson, C. R. (1985). *Matrix analysis*. Cambridge University Press.
- [27] Horvitz, C. C., Schmeske, D. W., Caswell, H. (1997). The "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. In: *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York.
- [28] ICES (2002). Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine, and Anchovy. ICES, Copenhagen, 4-13 September 2001. ICES CM 2002/ACFM:06.
- [29] Kareiva, P., Marvier, M., McClure M. (2000). Recovery and management options for spring/summer Chinook salmon in the Columbia River basin. *Science*, Vol. **290**, p. 977-979.
- [30] Karlin S., Taylor H. M. (1975). *First Course in Stochastic Process*. Academic Press, New York.
- [31] Kaye, T. N., Pyke D. A. (2003). The effect of stochastic technique on estimates of population viability from transition matrix models. *Ecology*, Vol. **84**(6), p. 1464-1476.
- [32] Keyfitz, N. (1967). Reconciliation of population models: Matrix, integral equation and partial fraction. *Journal of the Royal Stastical Society*, Vol. **130**, p. 61-83.
-

-
- [33] Keyfitz, N. (1968). *Introduction to the mathematics of population*. Addison-Wesley.
- [34] Kroon, H., Plaisier, A., Groenendael, J. V., Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, Vol. **67**, p. 1427-1431.
- [35] Kroon, H., Groenendael, J. V., Ehrlén, J. (2000). Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, Vol. **81**(3), p. 607-618.
- [36] Le Bras, H. (1971). Éléments pour une théorie des populations instables. *Population*, Vol. **26**, p. 525-572.
- [37] Lee, R. D. (1974). Forecasting births in post-transition populations. *Journal of the American Statistical Association*, Vol. **69**, p. 607-614.
- [38] Lefkovich, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, Vol. **21**, p. 1-18.
- [39] Lefkovich, L. P. (1971). Some comments on the invariants of population growth. In: *Statistical ecology, Vol. 2*. Pennsylvania State University Press, University Park, Pennsylvania, USA.
- [40] Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, Vol. **33**, p. 183-212.
- [41] Leslie, P. H. (1948a). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, Vol. **35**, p. 213-245.
- [42] Leslie, P. H. (1948b) On the distribution in time of the births in successive generations. *Journal of the Statistical Society Series A*, Vol. **111**, p 44-53..
- [43] Lewis, E. G. (1942). On the generation and growth of a population. *Sankhya: The Indian Journal of Statistics*, Vol. **6**, p. 93-96.
- [44] Li, C. K., Schneider, H. (2002). Applications of Perron-Frobenius theory to population dynamics. *Journal of Mathematical Biology*, Vol. **44**(5), p. 450-462.
- [45] Lo, N. C. H., Smith, P. E., Butler, J. L. (1995). Population growth of northern anchovy and Pacific sardine using stage-specific matrix models. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. **127**, p. 15-26.
- [46] Lopez, A. (1961). *Problems in Stable Population Theory*. Office of Population Research, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
-

-
- [47] MacCluer, C. R. (2000). The many proofs and applications of Perron's theorem. *SIAM Review*, Vol. **42**, p. 487-498.
- [48] Mathworks (2001). Matlab. Versão 6.1. The Mathworks, Natick, Massachusetts, USA.
- [49] Norton, H. T. J. (1928). Natural selection and Mendelian variation. *Proc. London Math. Soc.*, Vol. **28**, p. 1-45.
- [50] Patterson, K.R., Melvin, G.D. (1996). Integrated Catch-at-age Analysis, version 1.2. *Scottish Fisheries Research Report*, 56. Aberdeen: FRS.
- [51] Pertierra, J. P., Lleonart, J., Lo, N. C. H. (1997). Application of a stage-specific matrix model and length-cohort based analysis to assess the anchovy fishery in Catalan coastal waters (NW Mediterranean Sea). *Fisheries Research*, Vol. **30**, p. 127-137.
- [52] Pestana, G. (1989). *Manacial Ibero-Atlântico de sardinha, *Sardina pilchardus*, Walb., sua avaliação e medidas de gestão*. Dissertação original para provas de acesso à categoria de Investigador Auxiliar. IPIMAR, 192 p. (*mimeo*).
- [53] Pollard, J. H. (1968). A note on multitype Galton-Watson processes with random branching probabilities. *Biometrika*, Vol. **55**, p. 589-590.
- [54] Pollard, J. H. (1973). *Mathematical Models for the Growth of Human Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [55] Quinlan, J. A., Crowder, L. B. (1999). Searching for sensitivity in the life history of Atlantic menhaden: inferences from a matrix model. *Fisheries Oceanography*, Vol. **8**, p. 124-133.
- [56] Quinn II, T. J., Deriso, R. B. (1999). *Quantitative Fish Dynamics*. Oxford University Press.
- [57] Reis, M. H. P. (2000). *Utilização de modelos estruturados no estudo da dinâmica de uma população*. Tese de Mestrado. Departamento de Matemática. Universidade de Évora.
- [58] Santos, A. B., Alpizar-Jara, Russell, Azevedo, M. (2003). Um modelo estruturado para o estudo da dinâmica da população da sardinha ibero-atlântica. *Literacia e Estatística – Actas do X Congresso Anual da Sociedade Portuguesa de Estatística*. Editores: P. Brito, A. Figueiredo, F. Sousa, P. Teles, F. Rosado.
-

-
- [59] Seneta, E. (1981). *Non-negative matrices and Markov chains*. Springer-Verlag, New York, Inc.
- [60] Smith, P. E., Lo, N. C. H., Butler, J. L. (1992). Life stage duration and survival parameters as related to interdecadal population variability in Pacific sardine. *CalCOFI Rep.*, Vol. **33** p. 41-48.
- [61] SPSS (2002). SPSS para Windows Versão 11.5.0.
- [62] Sykes, Z. M. (1969). On discrete stable population theory. *Biometrics*, June, p. 285-293.
- [63] Tuljapurkar, S. D., Orzack, S. H. (1980). Population dynamics in variable environments. I. Long-run growth rates and extinction. *Theoretical Population Biology*, Vol. **21**, p. 114-140.
- [64] Tuljapurkar, S. D. (1982). Population dynamics in variable environments. II. Correlated environments, Sensitivity analysis and dynamics. *Theoretical Population Biology*, Vol. **21**, p. 114-140.
- [65] Tuljapurkar, S. D. (1982). Population dynamics in variable environments. III. Evolutionary dynamics of r -selection. *Theoretical Population Biology*, Vol. **21**, p. 141-165.
- [66] Tuljapurkar, S. D. (1986). Demography in stochastic environments. II. Growth and convergence rates. *Theoretical Mathematical Biology*, Vol. **24**, p. 569-581.
- [67] Tuljapurkar, S. D. (1989). An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population Biology*, Vol. **35**(3), p. 227-294.
- [68] Tuljapurkar, S. (1990). *Population dynamics in variable environments*. Springer-Verlag, New York.
- [69] Tuljapurkar, S., Caswell, H. (1997). *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York.
- [70] Tuljapurkar, S., Orzack, S. H. (1980). Population dynamics in variable environments. I. Long-run growth rates and extinction. *Theoretical Population Biology*, Vol. **18**, p. 314-342.
- [71] Usher, M. B. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, Vol. **3**, p. 355-367.
-

-
- [72] Van Groenendael, J. M., Slim, P. (1988). The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of Ecology*, Vol. **76**, p. 585-599.
- [73] Van Groenendael, J. M., De Kroon, H., Cáliz, S., Tuljapurkar, S. (1994). Loop analysis: evaluating life history pathways in population projection matrices. *Ecology*, Vol. **75** p. 2410-2415.
- [74] Wilson, R. J., Watkins, J. J. (1990). *Graphs: An Introductory Approach*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- [75] Zwolinski, J. P. (2003). *Modelação da distribuição espacial e abundância em pequena escala dos ovos de sardinha (*Sardina pilchardus*)*. Tese de Mestrado. Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa. Lisboa.