

Modelos matriciais

Manejo – Conservação – Controle de pragas

- Classes: quantidade, limites e amplitudes
 - Relevância biológica: imprescindível !!
 - Erro de distribuição: Classes muito amplas incluem indivíduos de características muito diferentes. Isso aumenta a variabilidade dentro da classe, o que reduz a precisão das estimativas de suas taxas demográficas.
 - Erro de amostragem: Classes muito pequenas possuirão poucos indivíduos para representá-las. Isso resulta em pouca informação para estimar as taxas demográficas, o que aumenta o risco de que se obtenha estimativas inacuradas.

Modelo determinístico tempo-invariante

- Matriz de transição
 - Colunas: origem (estado em t)
 - Linhas: destino (estado em $t + 1$)

	1	2	3	4	5
1	P_{11}	R_{12}	R_{13}	R_{14}	F_{15}
2	G_{21}	P_{22}	R_{23}	R_{24}	R_{25}
3	G_{31}	G_{32}	P_{33}	R_{34}	R_{35}
4	G_{41}	G_{42}	G_{43}	P_{44}	R_{45}
5	G_{51}	G_{52}	G_{53}	G_{54}	P_{55}

- As taxas demográficas vitais:
 - Taxas vitais: s_j , g_{ij} , r_{ij} , f_j (segundo M & D 2001)
 - $s_j = P$ (sobrevivência de um indivíduo da classe i)
 - $g_{ij} = P$ (crescimento de um indivíduo, da classe j para a classe $i \mid s_j$)
 - $r_{ij} = P$ (retração de um indivíduo, da classe j para a classe $i \mid s_j$)
 - $f_j =$ recrutas por indivíduo da classe j

- A matriz de transição e sua versão baseada nas taxas vitais

$$P_{ij} = s_j (1 - (\sum_i g_{ij} + \sum_i r_{ij}))$$

$$G_{ij} = s_j g_{ij}$$

$$R_{ij} = s_j r_{ij}$$

$$s_j = \sum_i a_{ij}, a_{ij} \neq F_{jj}$$

	1	2	3	4	5
1	P_{11}	R_{12}	R_{13}	R_{14}	F_{15}
2	G_{21}	P_{22}	R_{23}	R_{24}	R_{25}
3	G_{31}	G_{32}	P_{33}	R_{34}	R_{35}
4	G_{41}	G_{42}	G_{43}	P_{44}	R_{45}
5	G_{51}	G_{52}	G_{53}	G_{54}	P_{55}

$s_1(1-(g_{21}+g_{31}+g_{41}+g_{51}))$	$s_2 r_{12}$	$s_3 r_{31}$	$s_4 r_{14}$	?
$s_1 g_{21}$	$s_2(1-(g_{32}+g_{42}+g_{52}+r_{12}))$	$s_3 r_{32}$	$s_4 r_{24}$	$s_5 r_{25}$
$s_1 g_{31}$	$s_2 g_{32}$	$s_3(1-(g_{43}+g_{53}+r_{32}+r_{31}))$	$s_4 r_{34}$	$s_5 r_{35}$
$s_1 g_{41}$	$s_2 g_{42}$	$s_3 g_{43}$	$s_4(1-(g_{54}+r_{34}+r_{24}+r_{14}))$	$s_5 r_{45}$
$s_1 g_{51}$	$s_2 g_{52}$	$s_3 g_{53}$	$s_4 g_{54}$	$s_5 1-(r_{45}+r_{35}+r_{25})$

- Estimando as taxas de transição:
 - Tabela de transição (baseada em indivíduos)
 - colunas = origem em t
 - linhas = destino em $t + 1$

	1	2	3	4	5
1	100	15	0	0	0
2	50	60	8	0	0
3	0	23	42	5	0
4	0	2	12	25	4
5	0	0	0	8	15
M	50	15	8	2	1
T	200	115	70	40	20

- Tabela de transição e sua matriz equivalente

	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5
1	100	15	0	0	0	1	0,50	0,13	0	0	0
2	50	60	8	0	0	2	0,25	0,52	0,11	0	0
3	0	23	42	5	0	3	0	0,20	0,60	0,13	0
4	0	2	12	25	4	4	0	0,02	0,17	0,63	0,20
5	0	0	0	8	15	5	0	0	0	0,20	0,75
M	50	15	8	2	1						
T	200	115	70	40	20						

- Estimação das taxas de transições reais (necessárias) não observadas nos dados:
 - Sobrevivência: regressão logística
 - Crescimento:
 - usar a taxa média de crescimento dos indivíduos da classe para estimar em que período futura 1 transição ocorreria, estimar g e torná-la equivalente ao período de estudo.
 - Fecundidade: dados secundários

F_{1j} : classificação por estádios ou tamanho
(Morris & Doak, 2001, cap 6)

- Reprodução em fluxo contínuo: $F_{1j} = \sqrt{s_j} f_j \sqrt{s_0}$
 - Equivale a uma fecundidade média
- Reprodução em pulsos
 - Censo pré-reprodução: $F_{1j} = f_j s_0$
 - Censo pós-reprodução: $F_{1j} = s_j f_j$
 - Reprodução entre censos:
 - Assumir censo pré ou pós-reprodução

Morris & Doak 2001

Censo pré-reprodução

$$F_{1j} = f_j s_0$$

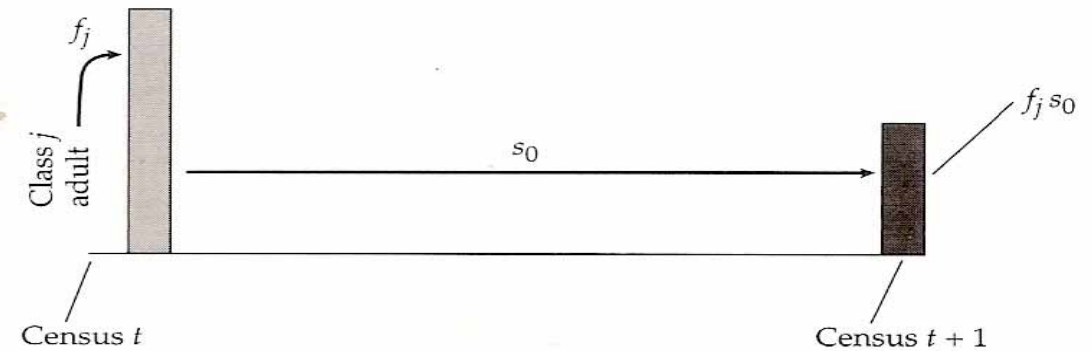
Censo pós-reprodução

$$F_{1j} = s_j f_j$$

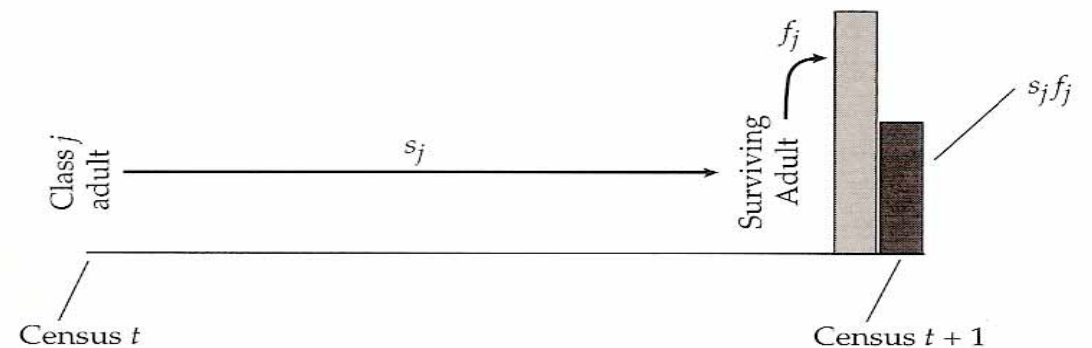
Reprodução em fluxo

$$F_{1j} = \sqrt{s_j} f_j \sqrt{s_0}$$

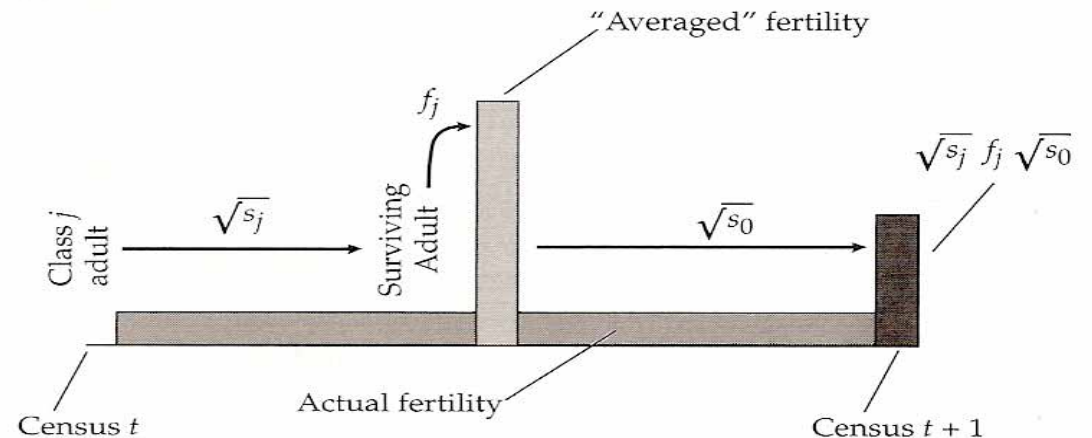
(A) Birth-pulse, pre-breeding census



(B) Birth-pulse, post-breeding census



(C) Birth-flow



Análise de perturbação

- Análise prospectiva
 - Estima quanto λ deve variar em função de variações em cada elemento a_{ij}
 - Estima impacto potencial de a_{ij} em λ (perspectiva futura)
 - Sensibilidades (sensitivities) e elasticidades (elasticities)

- Sensibilidades (sensitivities):
 - $s_{ij} = \partial \lambda / \partial a_{ij}$
 - Derivada parcial de λ em função de a_{ij}
 - Representa a variação de λ em função de uma variação em a_{ij} em termos absolutos.
 - Não é diretamente comparável entre populações, pois há diferenças de escala entre grupos de elementos a_{ij} .

- Elasticidades (elasticities):

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) * (\partial \lambda / \partial a_{ij}) = (a_{ij} / \lambda) * s_{ij}$$

- Transforma as sensibilidades em valores proporcionais. **Maior peso às maiores taxas!**
- Representa a variação de λ em função de uma variação em a_{ij} em termos relativos (%)
- Os valores de e_{ij} podem ser somados, caracterizando grupos (classes).
- $\sum e_{ij} = 1$
 - Permite comparação de populações diferentes.

Manejo: deficiências de sensibilidades e elasticidades

- Correlação entre as taxas demográficas é ignorada no cálculo das derivadas parciais: resultados do manejo podem ser diferentes do previsto.
- Não consideram se as indicações de manejo são factíveis.
- Inflexões acentuadas nas curvas de crescimento podem criar viés nas elasticidades: sensibilidades são mais robustas.

Avaliação mais precisa: criar estratégias de manejo baseadas nas sensibilidades e testá-las via simulações.

Sensibilidades ou elasticidades ? Qual usar?

- Sensibilidades: manejo
- Elasticidades: caracterização de grupos ou comparação de populações
 - KROON, H.de; GROENENDAEL, J. van; EHRLÉN, J. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
 - SILVERTOWN, J.; FRANCO, M.; MENGES, E. 1996. Interpretation of elasticity matrix as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.

- Análise retrospectiva
 - LTRE (Life Table Response Experiments)
 - Avalia quanto da variação de λ deveu-se à variação de cada elemento a_{ij}
 - Avalia impacto real de a_{ij} em λ (passado)

- Fixed designs:

Calcula as contribuições de a_{ij} a $\Delta\lambda$

Diferenças a_{ij} (trat. x cont.) * Sa_{ij} | matriz média

- Random designs

Calcula a variância de λ em função da variação de a_{ij}

$\sum_{ij} \sum_{kl} C(ij,kl)^* S_{ij} S_{kl}$ | matriz média

- Regression designs

Avalia a resposta de a diferentes níveis de um dado fator X

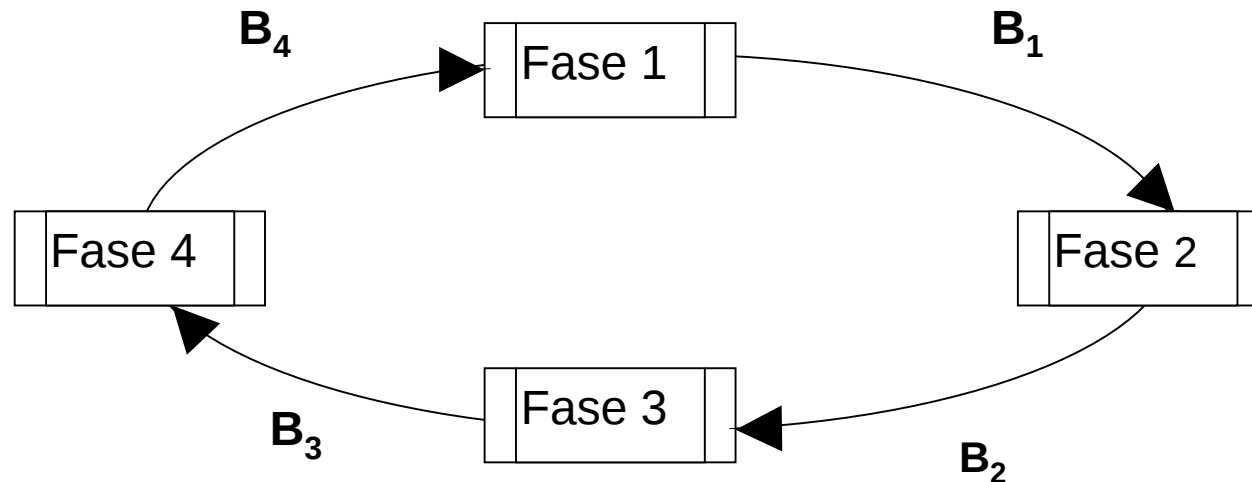
$$\partial \lambda / \partial x = \sum_{ij} \partial \lambda / \partial a_{ij}(x) \partial a_{ij} / \partial x$$

$\partial a_{ij} / \partial x$ = taxa de variação de a_{ij} em função de x . É obtido por regressão de a_{ij} em função de x .

Modelos periódicos

Modelos determinísticos tempo-variante

Modelo no qual as taxas demográficas variam no tempo, mas de forma determinística

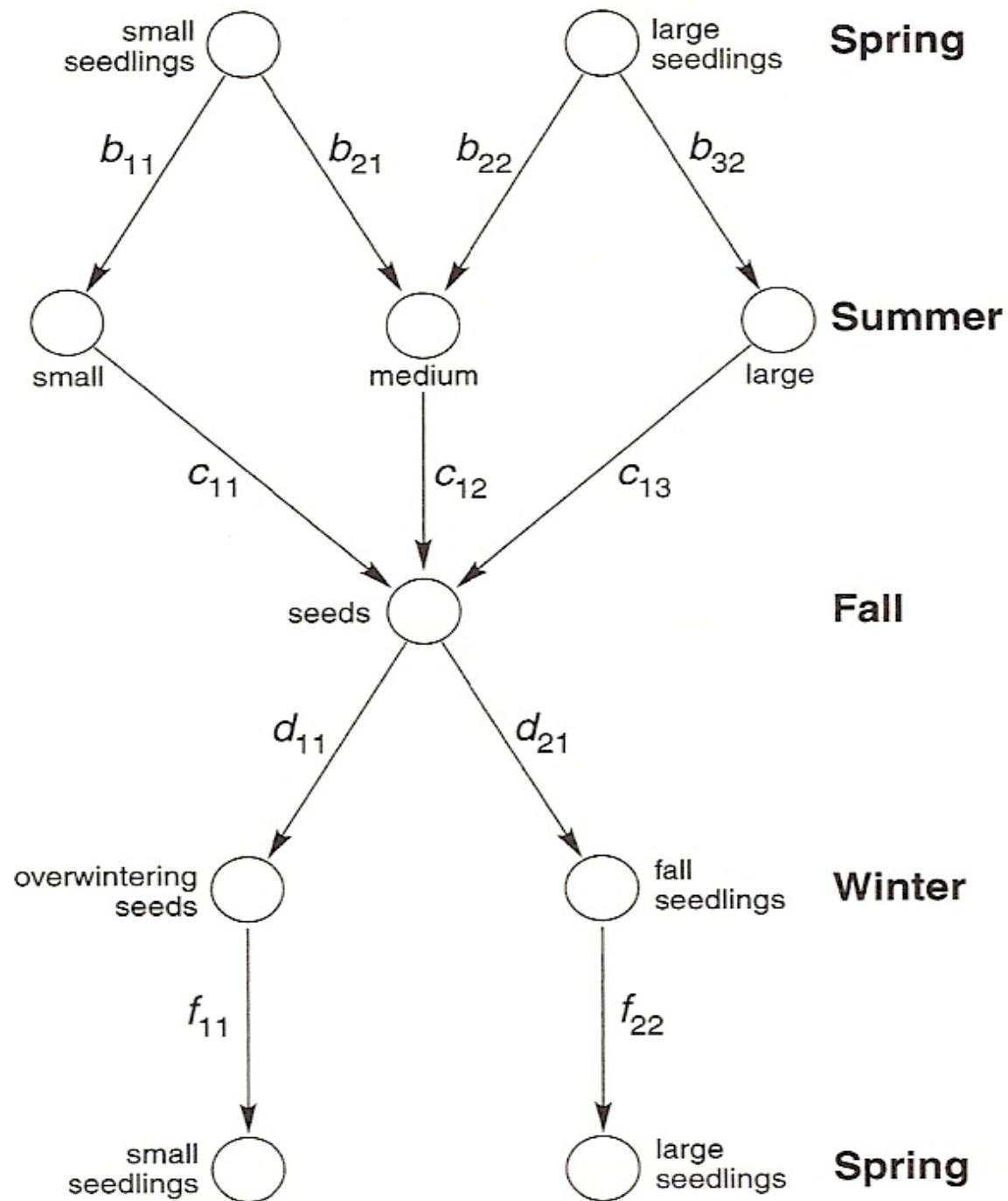


$$\mathbf{n}(t + m) = (\mathbf{B}_m \dots \mathbf{B}_2 \mathbf{B}_1) \mathbf{n}(t) = \mathbf{A}_1 \mathbf{n}(t)$$

Cada matriz $\mathbf{A}_h$ projeta a população por um ciclo inteiro, iniciando a partir da fase h , onde $h = 1, \dots, m$.

- As matrizes **B**:
 - Não precisam ter o mesmo tempo de projeção.
 - Não precisam ter o mesmo número de classes, nem a mesma forma e, consequentemente, não precisam ser quadradas.
 - Devem respeitar a regra de multiplicação de matrizes:
 - $AB = C$ se o número de linhas em B é igual ao número de colunas em A.

- As matrizes $\mathbf{A}_h$:
 - Podem ser muito diferentes entre si
 - Possuem o mesmo λ (que corresponde ao período do ciclo e não ao do recenso)
- $\mathbf{S}$ e $\mathbf{E} \rightarrow$ Matrizes $\mathbf{B}$



Caswell (2001)

Spring → Summer (B)

$$\begin{matrix} b_{11} & 0 \\ b_{21} & b_{22} \\ 0 & b_{32} \end{matrix}$$

Summer → Fall (C)

$$\begin{matrix} c_{11} & c_{12} & c_{13} \end{matrix}$$

Fall → Winter (D)

$$\begin{matrix} d_{11} \\ d_{21} \end{matrix}$$

Winter → Spring (F)

$$\begin{matrix} f_{11} & 0 \\ 0 & f_{22} \end{matrix}$$

Modelos Estocásticos Ambientais

- Por que estocástico ?
 - Porque você não controla os fatores que provocam as variações nas taxas vitais
 - Não é possível saber com certeza como esses fatores irão se comportar
- Por que Ambiental ?
 - Porque esses fatores são extrínsecos à dinâmica populacional, isto é, originam-se no meio ambiente em que a população está inserida.

São duas as formas de modelar a variabilidade ambiental:

1. Via sorteio de valores aleatórios para as taxas vitais a partir de distribuições *beta*, respeitando a estrutura de correlação entre as taxas vitais (Morris & Doak, 2001).
 - É necessário atrelar essa estrutura de correlação a pelo menos uma variável ambiental relevante para que o modelo consiga representar a variabilidade ambiental adequadamente.

- Aparentemente é possível também gerar variabilidade ambiental, via distribuições *beta*, sem considerar a estrutura de correlação entre as taxas: dispensa a estimativa da estrutura de correlações:
 - permitiria a simulação de estocasticidade ambiental com dados de 1 único período. Entretanto, não se garante a correlação entre as taxas vitais e a variabilidade ambiental.

2 - Variabilidade ambiental via manipulação dos estádios ambientais:

- Assume-se que a variabilidade ambiental está expressa na variação que as taxas de transição a_{ij} mostram a cada período. Em outras palavras, cada matriz $\mathbf{A}_t$ representa um estágio ambiental, ou seja, $\mathbf{A}_t = x(t)$.

Assume basicamente 3 modos:

a) Seqüências independente e identicamente distribuídas (IID)

Não admite correlação entre os estados ambientais

b) Cadeia de Markov

Admite correlação entre os estados ambientais

Pode simular modelos periódicos e modelos IID

c) Seqüências auto-regressivas de médias móveis (ARMA em inglês)

Trabalha com estruturas de correlação mais complexas

- Como fazer:
 - Gerar a seqüência de estádios ambientais;
 - Projetar a população, selecionando as matrizes $\mathbf{A}_t$ de acordo com a seqüência ambiental obtida.

Crescimento populacional

Destacam-se dois tipos de taxa de crescimento populacional sob modelos estocásticos ambientais, ambas obtidas por simulação:

- Crescimento da média: é utilizada eventualmente, mas é mais comum em trabalhos antigos.
- Média temporal da taxa de crescimento: É tida como a medida mais adequada do crescimento populacional em modelos estocásticos ambientais. $\rightarrow \lambda_{\text{estocástico ambiental}}$

Modelos Estocásticos Demográficos

- A estocasticidade demográfica diz respeito a fatores intrínsecos à população (genética, fisiologia)
- É responsável pelas respostas diferenciadas que plantas de uma mesma classe possam dar em função da variabilidade ambiental
- São os fatores ditos demográficos estocásticos que geram a variabilidade nas taxas vitais quando os fatores ambientais mantêm-se constantes
- Para $n \rightarrow \infty$, estocasticidade demográfica $\rightarrow 0$

- Modelos especialmente indicados para avaliar risco de extinção em função do tamanho da população, desconsiderando a estocasticidade ambiental.
- Interpretação de a_{ij} :
 - São agora ***variáveis aleatórias***, e não mais ***escalares***, como nos modelos anteriores.
- λ , **S** e **E** são obtidos via simulação, como no modelo estocástico ambiental.

Tabela de transição

50	0	0	0	0
30	80	3	0	0
0	5	11	1	0
0	0	6	6	2
0	0	0	2	8
20	6	3	1	2
100	91	23	10	11

Matriz de probabilidades *

0.50	0	0	0	4
0.30	0.88	0.13	0	0
0	0.05	0.48	0.10	0
0	0	0.26	0.60	0.18
0	0	0	0.20	0.73
0.20	0.07	0.13	0.10	0.09

* Matriz de probabilidades = matriz de transição **A** + linha $i = k+1$ com as taxas de mortalidade para cada j

A manipulação de matrizes como estados ambientais inclui estocasticidade demográfica no modelo ambiental ?

Trabalhos baseados em modelos matriciais

Caretta caretta (Cheloniidae)

- Loggerhead Sea Turtle, Tartaruga Cabeçuda
- Crouse et al. 1987 - Litoral sudoeste dos EUA



- Problemas
 - Degradação de habitat
 - Dúvidas quanto à efetividade da estratégia de proteger ninhos
- Objetivo:
 - Avaliar alternativas de manejo
- Dados
 - Tabela de vida publicada

Método:

- Modelo matricial determinístico
 - Classificação por estágios (7)
 - λ e elasticidades
- Classificação
 - Ovos e recém nascidos
 - Juvenis pequenos
 - Juvenis grandes
 - Sub-adultos
 - Adultos novos (maior fecundidade)
 - Remigrantes
 - Adultos maduros

- Resultados:

- $\lambda = 0,9450$

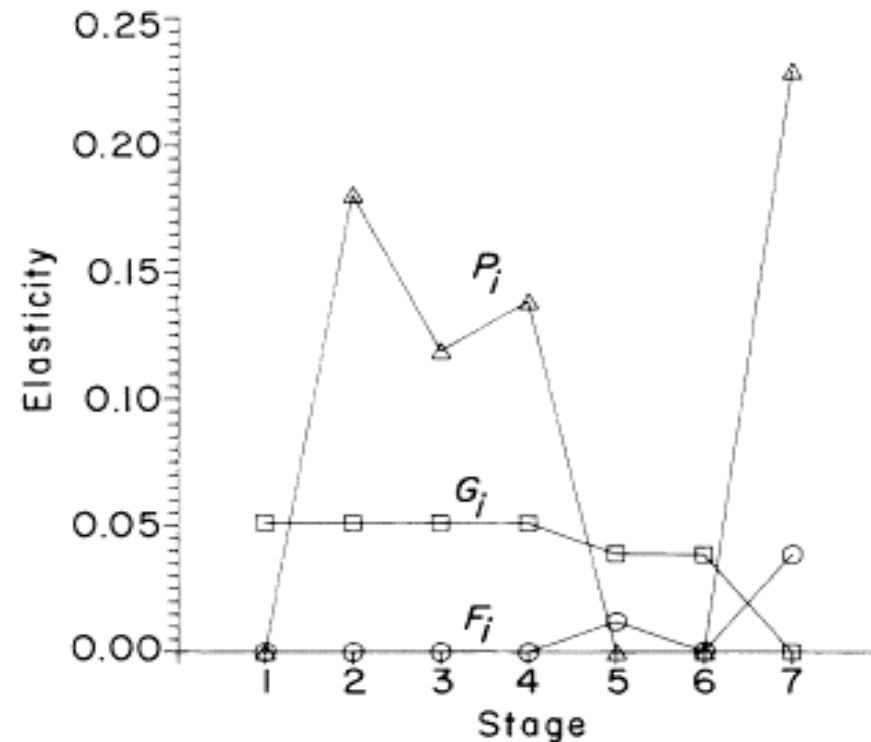


FIG. 3. The elasticity, or proportional sensitivity, of λ_m to changes in fecundity F_i ($\circ$), survival while remaining in the same stage P_i ($\triangle$), and survival with growth G_i ($\square$). Because the elasticities of these matrix elements sum to 1, they can be compared directly in terms of their contribution to the population growth rate r .

- Conclusão: Mudar foco ➡ da proteção de ovos para a proteção de adultos (TEDs e desova)

Strix occidentalis lucida (Strigidae)

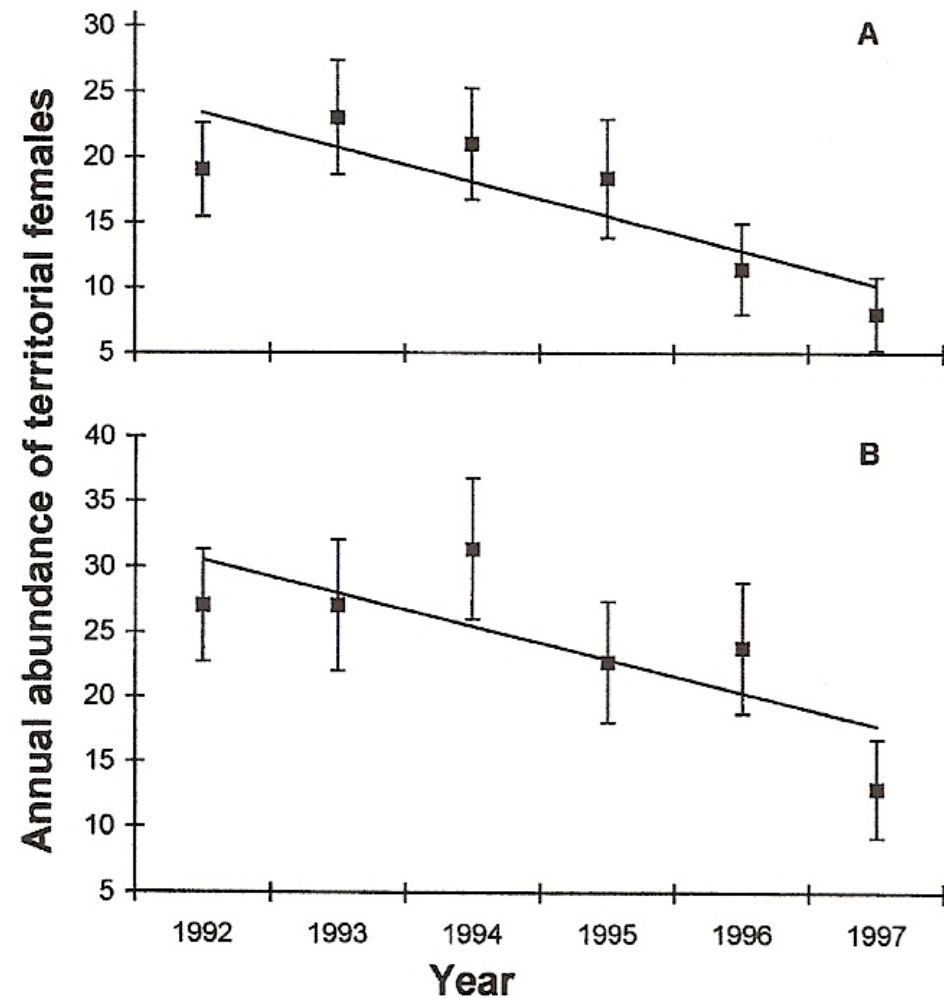


- Mexican Spotted Owl
- Seamans et al. 1999
- Arizona e Novo México, EUA

- Ameaça à população:
 - Verificada a perda de habitat: animal territorial
- Objetivo:
 - Avaliar os status das populações no Arizona e no Novo México
- Dados
 - Censos de 1991-1997, abril-agosto

- Métodos:
 - Modelos matriciais determinísticos
 - Fêmeas classificadas por idade
 - λ e tamanho da população (abundância)

- Resultados:
 - Arizona:
 - $\lambda = 0,896$
 - Novo México:
 - $\lambda = 0,857$
- Conclusões:
 - Proteger as florestas locais, então sujeitas a corte, para frear a perda de ninhos



Estimates of female abundance ($\pm$ SE) (a) Arizona and (b) New Mexico, 1992-1997.

Ghopherus agassizii (Testudinidae)

- Desert Tortoise
- Doak et al. 1994 - Deserto de Mojave, EUA



- Ameaças à população:
 - Antrópicas: caça, pastejo (forage limitation), veículos off-road e doença respiratória, predação (ave)
- Objetivos:
 - Avaliar o status da população e onde concentrar esforços de manejo
- Dados
 - Relatórios de agências governamentais

Métodos:

- Modelos matriciais determinísticos (4 estimativas de fecundidade)
 - Classificação em 7 estágios (somente fêmeas)
 - λ e elasticidades
- Modelos matriciais estocásticos ambiental (distribuição β)
 - Variável ambiental hipotética
- Simulações
 - Elevando a sobrevivência de jovens (3 classes): hipótese de redução da predação por aves
 - Elevando a sobrevivência de adultos (3 classes) a 98%: hipótese na ausência de interferência antrópica

- Resultados:
 - $\lambda = 0,875$ a $0,982$
 - Excluindo interferência antrópica: $\lambda = 1,02$
 - Estocasticidade ambiental reduz λ
- Conclusões
 - Manejo: eliminar interferência antrópica (doença, caça, etc...)

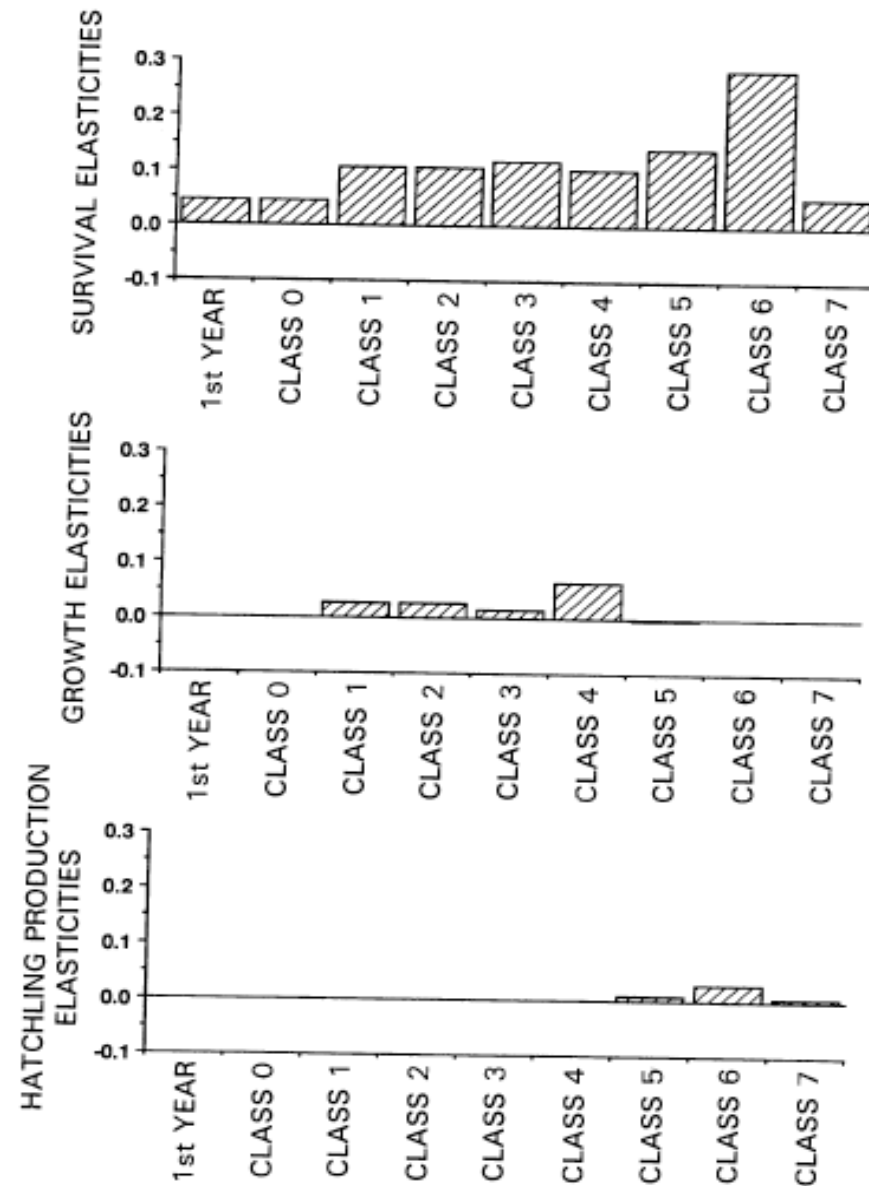


FIG. 1. Elasticities for all entries into the average projection matrix, using "medium-high" reproductive rates (see *Model formulation and estimation*). Note that for hatchling production, elasticities are reported only for size classes 5, 6, and 7, since those are the only reproductive classes in tortoises.

Neodypsis decaryi (Arecaceae)



- Ratsirarson et al. 1995
- Área de conservação no sudeste de Madagascar

- Problema:
 - Exploração econômica excessiva de folhas e frutos
- Objetivos:
 - Avaliar o status da população e os níveis aceitáveis para a exploração econômica de folhas e frutos
- Dados:
 - Censos e recensos semestrais e anuais de 3 parcelas de 0,9ha cada

- Métodos:
 - Modelo matricial determinístico
 - Classificação por estágios
 - λ e análise de perturbação prospectiva
 - Simulações com níveis reduzidos de fecundidade, representando a remoção de frutos

- Resultados

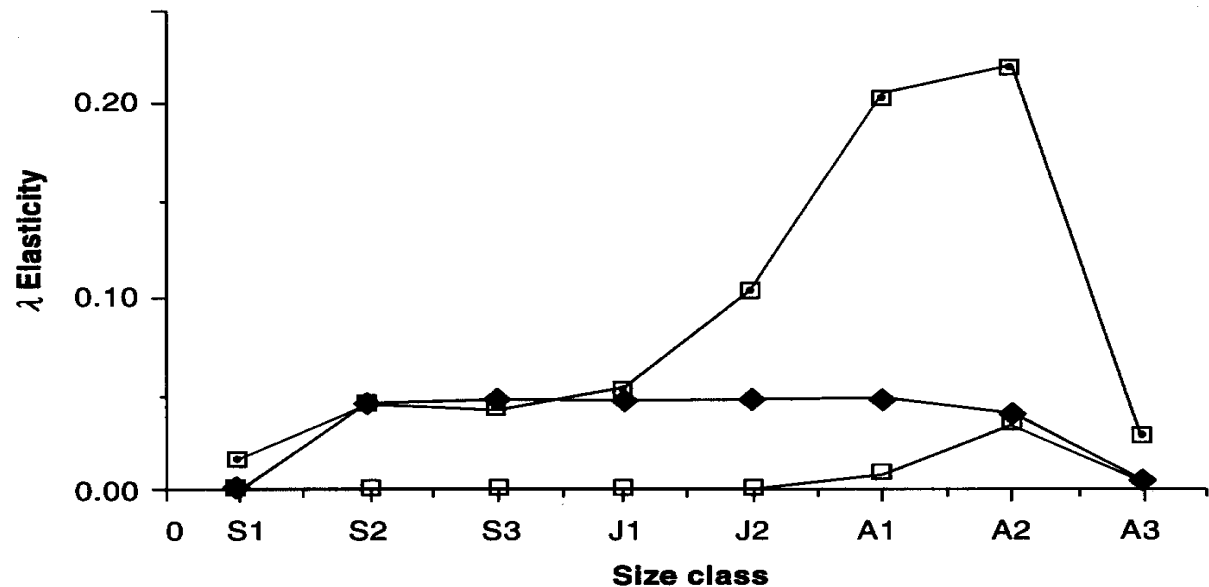
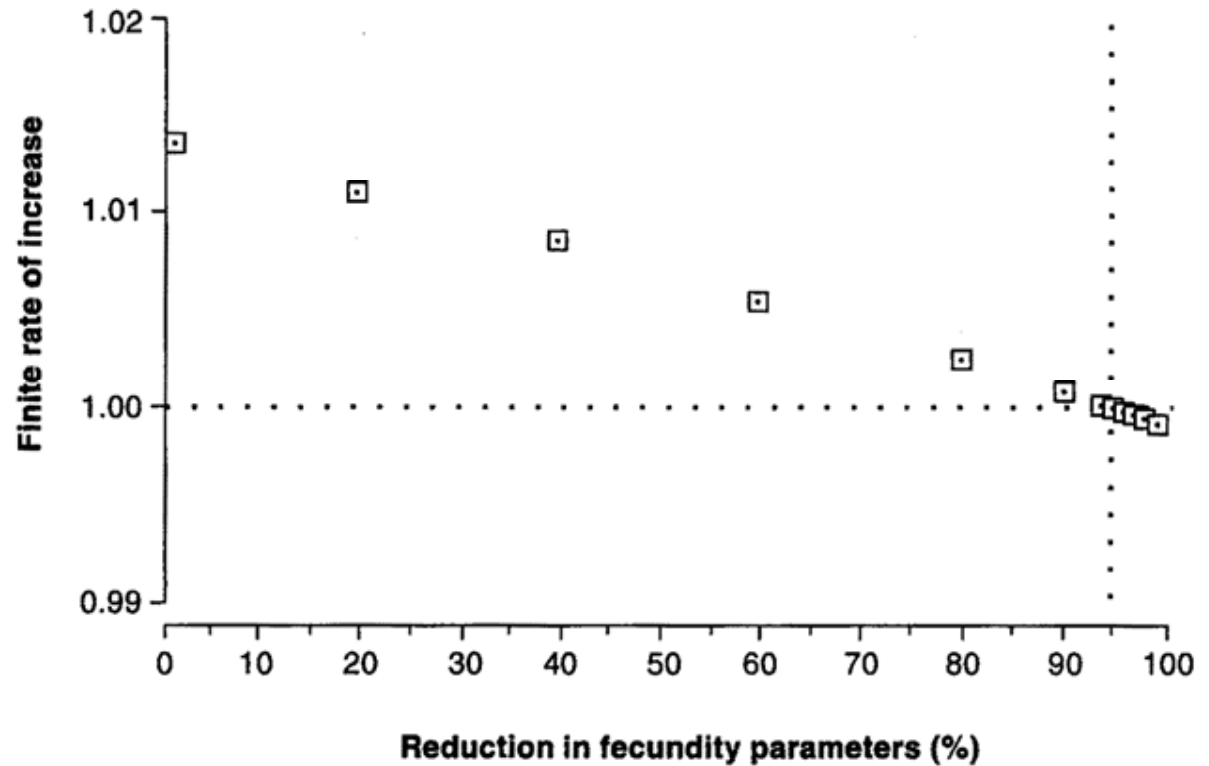
$$\lambda = 1,157$$

(1,091 a 1,223)

- Conclusões

População em
crescimento

Suporta até 95%
de remoção de
frutos



Fagus grandiflora (Fagaceae)

- American Beech, Faia
- Batista et al. 1998 - Florida, EUA



- Ameaça à população:
 - Furacões abrem clareiras na floresta, o que pode ser ruim para *F. grandiflora*, que é ciófila
- Objetivo:
 - Avaliar a sensibilidade da população à frequência de furacões
- Dados:
 - Censo e recenso bianual da populacional em área de 4,5ha
 - 1978-1985: pré-furacão
 - 1986-1992: pós-furacão

- Métodos:
 - Modelo matricial periódico $L = A_c^n A_o$
 - Classificação por estágios
 - λ
 - Simulações variando a frequência de ocorrência de furacões (variando n)

- Resultados:

$$\lambda_{\text{Aclosed canopy}} = 0,9972$$

(0,9931 a 1,0020)

$$\lambda_{\text{Aopened canopy}} = 1,0009$$

(0,9973 a 1,0043)

- Conclusões:

População estável

Furacões contribuem
para o crescimento
da população
(> recrutamento)

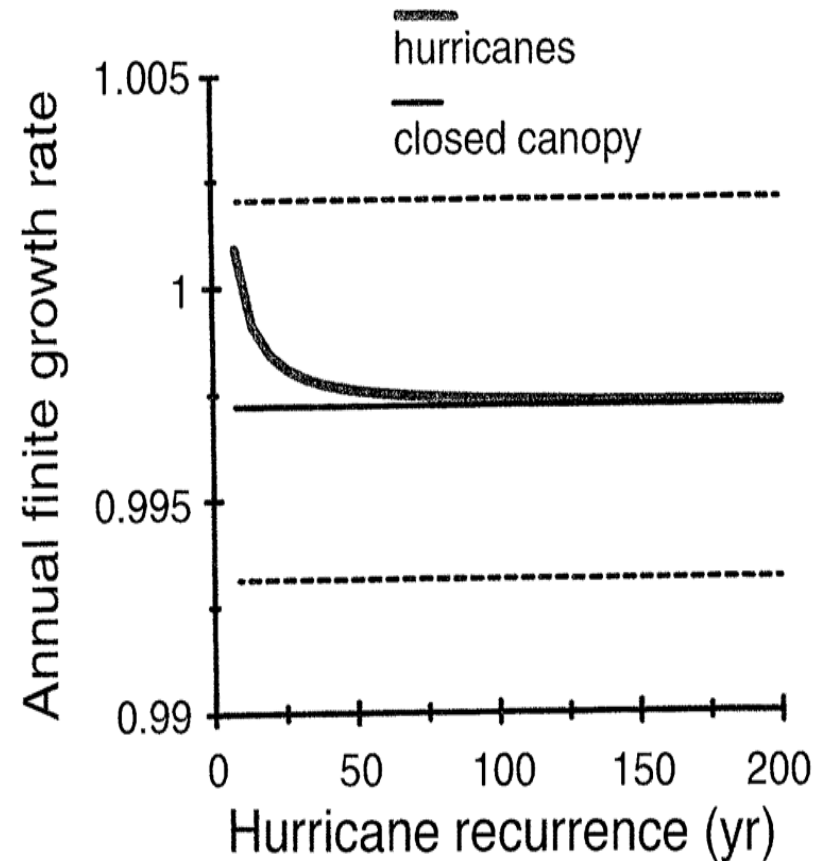


FIG. 8. Asymptotic population growth rate projected by matrix models simulating hurricane recurrence times between 8 and 200 yr (thick line). The horizontal thin line indicates the asymptotic growth rate projected from the closed-canopy period (1978–1984) and the dotted lines the corresponding 0.95 bootstrap confidence interval.

Hudsonia montana (Cistaceae)

- Mountain Golden-Heather
- Gross et al. 1998
 - Carolina do Norte, EUA



- Ameaças à população:
 - Supressão de queimadas naturais e pisoteamento
- Objetivos:
 - Definir com melhor precisão qual a frequência ideal de queimadas e em quanto o pisoteamento deve ser reduzido
- Dados:
 - 4 matrizes anuais
 - 1 matriz controle
 - 1 matriz do ano de queimada
 - 2 matrizes 1 e 2 anos depois do fogo

- Métodos:
 - Modelo matricial periódico: $L = A_c^n B_0 B_1 B_2$
 - Classificação por estágios
 - λ e simulações variando n e a mortalidade por pisoteamento
 - Estocasticidade ambiental (via correlação)

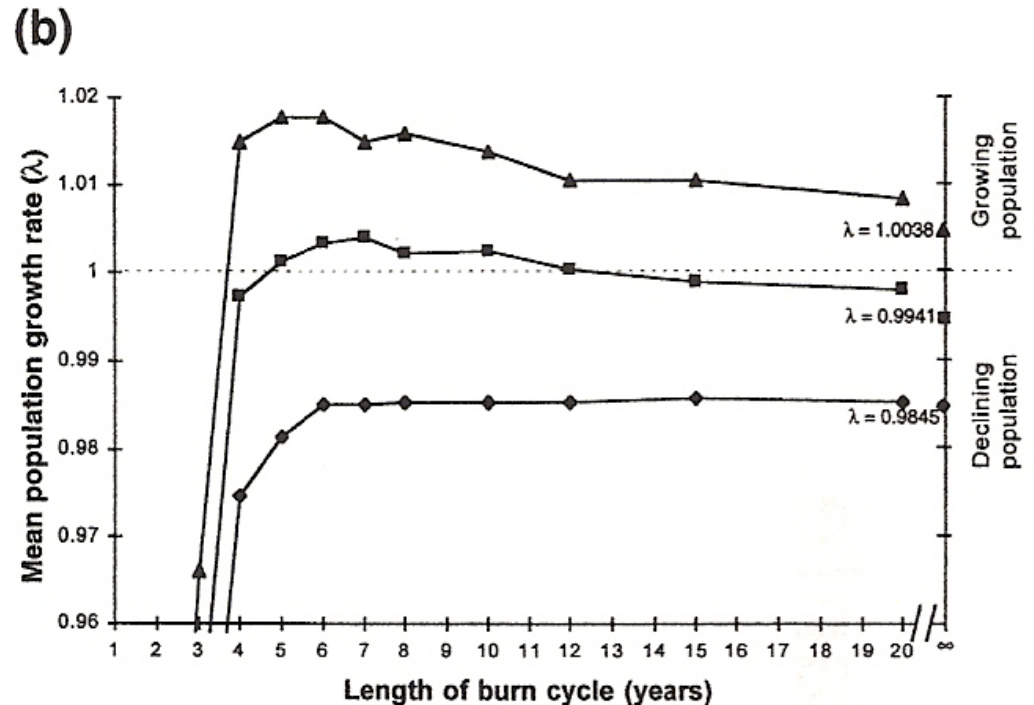
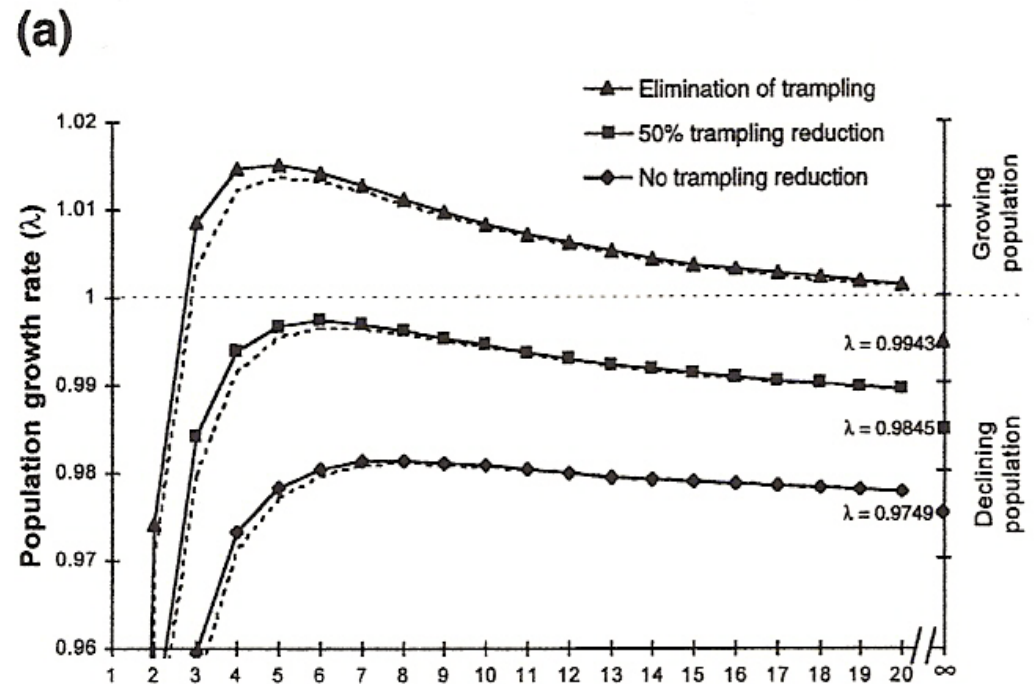
• Resultados:

Lambda as a function of burn cycle length and trampling reduction for deterministic (a) and stochastic (b) models. In (a) solid lines are asymptotic rates and dashed lines show average rates for the first 200 years

• Conclusões:

Estocasticidade ambiental melhora performance: benefício dos anos chuvosos

Eliminar o pisoteamento é essencial



Heliconia acuminata (Heliconiaceae)



- Erva perene de submata
- Bruna & Oli 2005
- Amazônia, Brasil

- Problema:
 - Efeitos nocivos da fragmentação de habitat na amazônia
- Objetivo:
 - Avaliar como a população responde à fragmentação de seu habitat
- Dados
 - Censos populacionais planejados para este trabalho

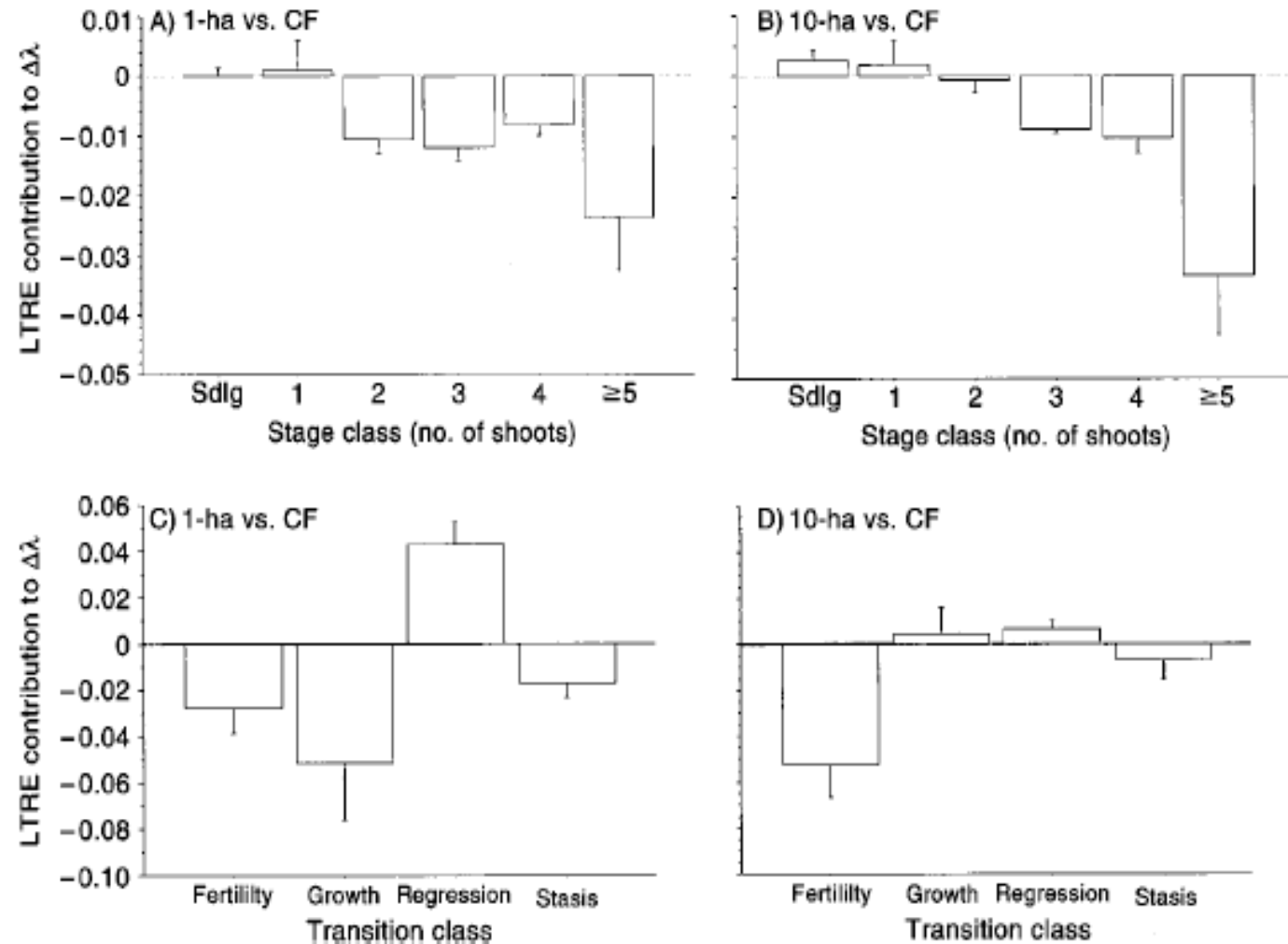
- Métodos:
 - População amostrada em floresta contínua e mais 2 fragmentos (10ha e 1ha)
 - Modelos matriciais determinísticos
 - Classificação por estágios
 - λ e análise de perturbação retrospectiva (LTRE)

- Resultados:

$$\lambda_{CF} = 1,046$$

$$\lambda_{1ha} = 0,9924$$

$$\lambda_{10ha} = 0,9984$$



Annual contribution to $\Delta\lambda$ (mean + SE) averaged over 5 transition years.
Comparisons are of 1ha and 10ha fragments with continuous forest (CF)

- Conclusões

- A fragmentação afeta negativamente a população
- Os impactos se deram principalmente por meio de queda nas taxas de F e, no fragmento menor, também por meio de queda em G e aumento de R

Primula veris (Primulaceae)

- Erva perene de áreas abertas
- Brys et al. 2005 - Leste da Belgica

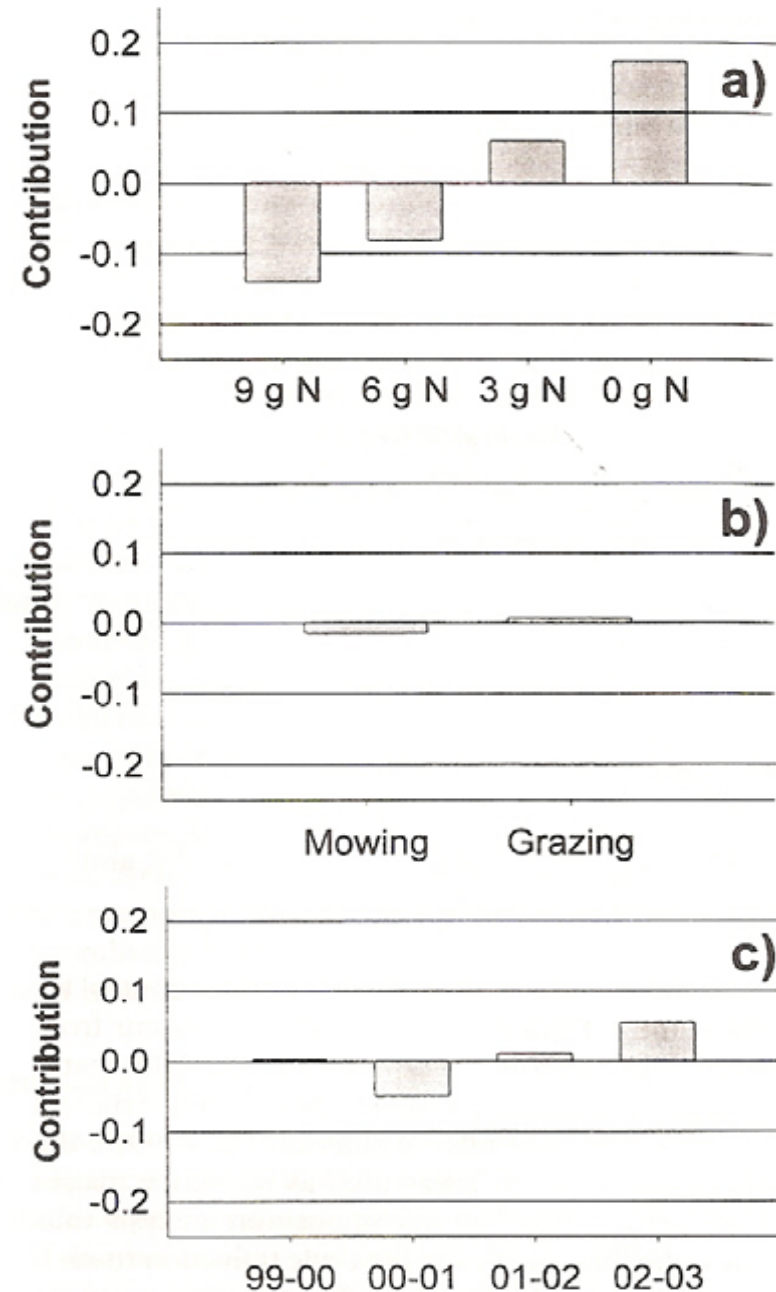


- Problema
 - Deterioração de habitat por excesso de N
- Objetivos:
 - Avaliar os tipos de impactos e o risco de extinção associados à eutrofização do solo por nitrogênio
 - Avaliar as efetividades de pastejo e corte raso como estratégias de manejo
- Dados:
 - 5 anos de censos e recensos populacionais
 - Tratamentos considerando níveis de eutrofização e as diferentes estratégias de manejo

- Métodos:
 - Modelos matriciais determinísticos
 - Classificação por estágios
 - λ para LTRE (baseada em matriz média)
 - Simulações estocásticas (IID) para avaliar tempo médio para extinção

- Resultados:

The main effects of (a) fertilizer, (b) management, and (c) year on the observed variation in λ of *Primula veris*.



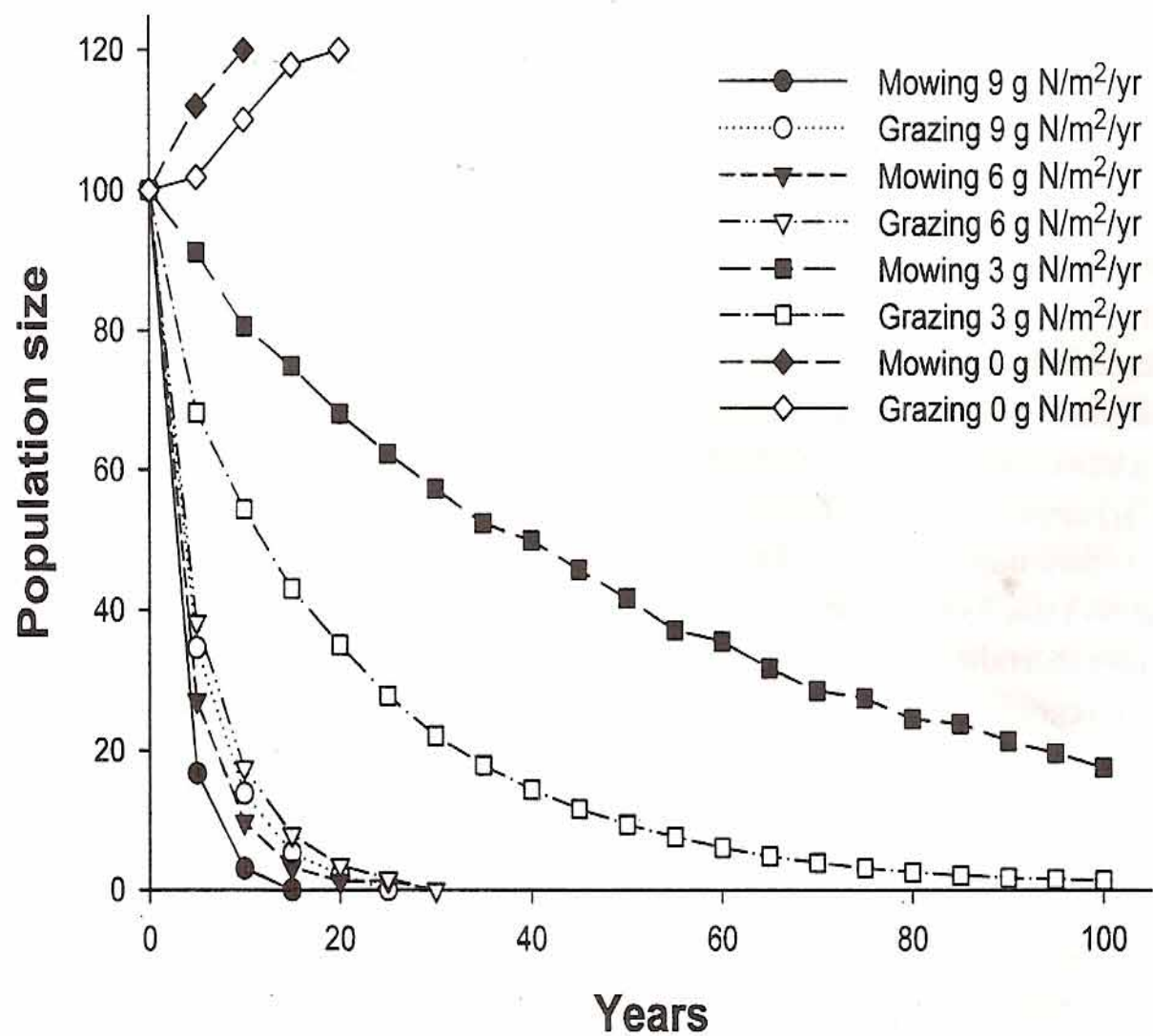


Figure 4. Stochastic simulations of development for populations of 100 *Primula veris* individuals distributed among stages according to the initial stable-stage distribution.

- Conclusões:
 - O enriquecimento do habitat com nitrogênio, decorrente de atividades agrícolas próximas, é nocivo à população
 - Estratégias de manejo:
 - Proteção do habitat (prevenir o influxo de N)
 - Para aumentar a performance da população após a dispersão de sementes:
 - Solo enriquecido → estimular pastejo intensivo
 - Solo pobre → promover o corte raso

Schefflera angustissima (Araliaceae)

- Armelin 2005
- Cotia, São Paulo



- Problema:
 - Dúvidas se o tamanho da reserva seria suficiente para sustentar populações arbóreas
- Objetivo:
 - Avaliar o risco de extinção associado a fatores intrínsecos e extrínsecos à dinâmica populacional
- Dados
 - 5 matrizes anuais em área de 1ha (1999-2004)

- Métodos:
 - Modelos estocásticos demográficos
 - Modelos estocásticos ambientais IID
 - Classificação por estágios
 - Simulações

- Resultados: $\lambda_{\text{det}} = 0,9975$ $\lambda_{\text{ds}} = 0,9974$ $\lambda_{\text{es}} = 1,0064$

