

**ESTUDO ANALÍTICO DE DINÂMICA
POPULACIONAL E APLICAÇÃO DO
MODELO PENNA A POPULAÇÕES
DE PULGÕES *Aphis gossypii* Glover
(Hemiptera: Aphididae)**

LUCIANE TEIXEIRA PASSOS GIAROLA

2005

LUCIANE TEIXEIRA PASSOS GIAROLA

ESTUDO ANALÍTICO DE DINÂMICA
POPULACIONAL E APLICAÇÃO DO
MODELO PENNA A POPULAÇÕES
DE PULGÕES *Aphis gossypii* Glover
(Hemiptera: Aphididae)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-graduação Strictu-Sensu em Estatística e Experimentação Agropecuária, área de concentração em Estatística Matemática, para a obtenção do título de "Mestre".

Lucas M. Chaves

Orientador: Prof. Lucas Monteiro Chaves

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
2005

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Giarola, Luciane Teixeira Passos

Estudo analítico de dinâmica populacional e aplicação do modelo Penna a populações de pulgões *Aphis Gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) / Luciane Teixeira Passos Giarola. -- Lavras : UFLA, 2005.

78 p. : il.

Orientador: Lucas Monteiro Chaves

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Dinâmica populacional. 2. Modelo Penna. 3. Distribuição etária. 4. Longevidade. 5. Fecundidade. 6. Período reprodutivo. 7. Razão de reprodução e morte. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-595.754

LUCIANE TEIXEIRA PASSOS GIAROLA

**ESTUDO ANALÍTICO DE DINÂMICA
POPULACIONAL E APLICAÇÃO DO
MODELO PENNA A POPULAÇÕES
DE PULGÕES *Aphis gossypii* Glover
(Hemiptera: Aphididae)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-graduação Strictu-Sensu em Estatística e Experimentação Agropecuária, área de concentração em Estatística Matemática, para a obtenção do título de "Mestre".

APROVADA em 25 de fevereiro de 2005

Profa. Maria do Carmo P. T. Costa UFLA

Profa. Solange Gomes F. Martins UFLA

Prof. Rilke Tadeu F. de Freitas UFLA

**Prof. Lucas Monteiro Chaves UFLA
(Orientador)**

**LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL**

Ao meu marido, Marcelo e aos meus pais,

Arnaldo e Gilda, com todo o meu amor.

AGRADEÇO

A Deus, pela vida.

Ao meu marido, Marcelo, por todo seu amor. Durante todo este tempo tive seu apoio, compreensão, companheirismo, carinho e conforto, o que me deu condições para a conclusão deste trabalho e forças para superar os momentos difíceis. Não preciso dizer o quanto o amo.

Aos meus pais, Arnaldo e Gilda, pelo amor e dedicação. Desde a minha infância acreditaram e investiram em mim, abdicando, muitas vezes, de seus sonhos e desejos em função dos meus. Agradeço também pela segurança e apoio que sempre me proporcionam. O meu amor por vocês não se explica com palavras.

Aos meus irmãos, pela compreensão da minha ausência em muitos momentos, devido à minha dedicação a este trabalho e pelo carinho e amizade.

À professora Maria do Carmo, pelas orientações, pelas palavras de incentivo nos momentos de desânimo, pela sua disponibilidade, pela sua franqueza e sinceridade e principalmente pela sua amizade.

À professora Solange, pelas orientações, pela paciência, disponibilidade, atenção, compreensão e por seu carinho para comigo. Sinto não termos iniciado nosso trabalho antes.

Ao professor Lucas, pela sugestão do tema e pelos ensinamentos.

À minha amiga Rejane, pela confiança, companheirismo, apoio e, especialmente, pela sua amizade.

Aos amigos da pós graduação, pelo incentivo, especialmente Graziela e Verônica, que muito me ajudaram nos momentos mais difíceis.

Ao CNPq, pela bolsa que proporcionou meus estudos.

Sumário

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
INTRODUÇÃO	1
PROCESSOS DE NASCIMENTO E MORTE	4
0.1 Processo de nascimento puro	4
0.2 Processo de morte pura	12
0.3 Processo de nascimento e morte simples	15
0.4 A chance de extinção	19
CRESCIMENTO EM FUNÇÃO DO TAMANHO DA POPULAÇÃO	22
0.5 Crescimento populacional logístico	23
0.6 Crescimento populacional em tempo discreto	25
0.7 Forma estocástica do crescimento populacional logístico	27
0.8 Flutuações estocásticas no equilíbrio	29
A DISTRIBUIÇÃO ETÁRIA ESTÁVEL	32

0.9	A matriz de projeção	32
0.10	Cálculo dos elementos da matriz de projeção	35
0.11	A estabilidade	36
0.12	Transformação do sistema de coordenadas	38
0.13	Relação entre a forma canônica de B e o vetor coluna $L_z m_z$	41
O MODELO PENNA		42
SIMULAÇÃO COMPUTACIONAL DO CRESCIMENTO POPULA-		
CIONAL DE PULGÕES <i>Aphis gossypii</i> Glover(Hemiptera:Aphididae)		
		46
0.14	Efeito da temperatura e precipitação sobre o desenvolvimento populacional de pulgões	46
0.15	Simulação a diferentes temperaturas e cultivares utilizando o Modelo Penna	51
0.16	Simulação a diferentes temperaturas e cultivares, utilizando o Modelo Penna modificado	58
0.17	Simulação computacional do crescimento populacional de pulgões <i>Aphis gossypii</i> Glover (Hemiptera: Aphididae), sob diferentes temperaturas e precipitações pluviométricas	60
CONCLUSÕES		65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS		66

RESUMO

GIAROLA, Luciane Teixeira Passos. Estudo analítico de dinâmica populacional e aplicação do Modelo Penna a populações de pulgões *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). Lavras: UFLA, 2005. 78p

Neste trabalho é apresentado um estudo de dinâmica de populações de indivíduos assexuados de uma única espécie. Iniciou-se considerando que as razões, por indivíduo, de reprodução e morte independem da idade e do tamanho da população. Mas, como existe um tamanho máximo que uma população pode atingir dependendo das condições ambientais e dos recursos existentes, estudou-se o desenvolvimento populacional em função do tamanho da população, considerando que a probabilidade de um indivíduo reproduzir ou morrer depende do tamanho da população à qual ele pertence. Na seqüência, consideraram-se populações que apresentam uma distribuição etária. Assim, as razões de nascimento e morte por indivíduo dependem da idade, porém, as probabilidades de reproduzir ou morrer não são afetadas pelo tamanho da população. Por fim, simulou-se computacionalmente o desenvolvimento populacional de pulgões da espécie *Aphis gossypii* em condições de laboratório e de campo, utilizando o modelo Penna. Foram considerados fatores climáticos, como temperatura e precipitação, e diferentes crisântemos como hospedeiros. Analisou-se a influência destes fatores na longevidade, na fecundidade, no período reprodutivo e na evolução temporal destas populações. ¹

¹Comitê Orientador: Lucas Monteiro Chaves - UFLA (Orientador), Maria do Carmo Pacheco de Toledo Costa - UFLA e Solange Gornes Paria Martins - UFLA

ABSTRACT

GIAROLA, Luciane Teixeira Passos. Estudo analítico de dinâmica populacional e aplicação do modelo Penna a populações de pulgões *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). Lavras: UFLA, 2005. 78p

In this work we present a study of population dynamics begin by considering the simplest of all systems, the pure birth process, and then the opposite process, the pure death process, and after we suppose that both births and deaths occur. We assume that an individual's probability of giving birth or of dying is independent of its age and of the size of the population to which it belongs. Obviously the growth of any population in a restricted environment must eventually be limited by a shortage of resources. Thus we suppose that the growth rate per individual is a function of the population size. We shall now reverse these assumptions, that is, we shall assume that an individual's chances of reproducing and dying are a function of its age but that these chances are unaffected by the size of the population in which it finds itself. Finally, we simulate the evolutionary dynamics the cotton aphid *Aphis gossypii* in the field and laboratory conditions, using of the Penna Model. The climatic factors, as temperature, precipitation and different cultivars were considered. The effects this factors on the longevity and development of population was analised. ²

²Guidance Committee: Lucas Monteiro Chaves - UFLA (Major Professor), Maria do Carmo Pacheco de Toledo Costa - UFLA e Solange Gomes Faria Martins - UFLA

INTRODUÇÃO

Há muito tempo, o interesse e a necessidade de se compreender a natureza complexa da qual fazemos parte têm motivado o estudo da dinâmica de populações em geral. Situações reais podem ser matematicamente modeladas, a fim de facilitar a compreensão do meio em que vivemos, daí sua importância. Modelagens computacionais também podem ser feitas e, muitas vezes, os resultados são mais rapidamente obtidos em relação ao tratamento analítico por modelagens matemáticas.

Mecanismos de controle biológico têm despertado o interesse de diversos pesquisadores. Desta forma, pode-se pensar em simulações computacionais como instrumento para a compreensão da dinâmica de populações, prevendo as flutuações populacionais em determinados ambientes, e estabelecer estratégias de controle biológico.

Populações são afetadas por vários fatores que podem levar uma espécie à extinção ou a um crescimento explosivo. Cada indivíduo é um organismo que muda continuamente. Em qualquer momento, seu comportamento depende da sua constituição genética, da sua idade e de condições ambientais, tais como os fatores climáticos e a disponibilidade de espaço e alimento. Assim, o tamanho de uma população flutua conforme a ocorrência de mortes, nascimentos e migrações.

Populações que crescem desordenadamente, isto é, explodem, provocam desequilíbrio na natureza. Se este crescimento é prejudicial do ponto de vista humano, a espécie é considerada uma praga. É o caso de alguns insetos, como, por exemplo, os pulgões que infestam diversas plantas e hortaliças, transmitindo viroses às mesmas e prejudicando a produção e comercialização. Dessa forma ficam claras a necessidade e a

importância do estudo da dinâmica das populações dos pulgões.

Este trabalho é dividido em duas partes. Na primeira parte, trata-se a dinâmica de populações de uma única espécie analiticamente. Nos itens 0.1 a 0.4, inicialmente considerou-se o crescimento populacional de uma única espécie independente da idade e do tamanho da população. Para tanto, partiu-se do processo mais simples, o de nascimento puro, no qual não existam mortes, apenas nascimentos, considerando as formas determinística e estocástica do desenvolvimento populacional; assim, calculou-se o tamanho esperado da população em um tempo t e a sua variância. Observou-se que a distribuição de probabilidades do tamanho da população em um processo de nascimento puro é uma Binomial Negativa.

Em seguida, avaliou-se o processo oposto, o de morte pura, por questões de naturalidade. Encontrou-se a distribuição de probabilidades do tamanho da população. Esta, por sua vez, é dada por uma distribuição Binomial e, então, o tamanho esperado da população e a sua variância são obtidos da esperança e da variância da Binomial. Foi avaliado o tempo esperado para que uma população governada por este processo seja extinta.

Posteriormente analisou-se o processo de nascimento e morte simples, no qual nascimentos e mortes não são eventos exclusivos. Calculou-se o tamanho esperado de uma população, governada por este processo, a sua variância e investigaram-se as possibilidades de extinção.

Mas, como existe um tamanho máximo que uma população pode atingir, dependendo das condições ambientais e dos recursos existentes, estudou-se o desenvolvimento populacional em função do tamanho da população. Para tal, a probabilidade de um indivíduo reproduzir ou morrer torna-se dependente do tamanho da população à qual este indivíduo pertence. Assim, chegou-se à equação logística do crescimento populacional (itens 0.5 a 0.8), considerando suas formas determinística e estocástica. Avaliaram-se as flutuações estocásticas de uma população em equilíbrio.

Nos itens 0.9 a 0.13, consideraram-se as razões de nascimento e morte dependentes

da idade, porém, as probabilidades de reproduzir ou morrer não são afetadas pelo tamanho da população. Obteve-se a distribuição etária em um tempo t qualquer a partir da distribuição etária inicial da população e de sua matriz de projeção, a qual é obtida de acordo com o número de filhas nascidas de uma fêmea em determinada idade e das probabilidades de sobrevivência. Como uma população que apresenta uma estrutura etária pode atingir a estabilidade, isto é, a frequência relativa de indivíduos em cada faixa etária não se altera, encontrou-se o vetor de distribuição etária estável da população. Propôs-se também, uma mudança do sistema de coordenadas de modo a facilitar os cálculos.

A segunda parte deste trabalho tem como objetivo verificar a eficiência do Modelo Penna de envelhecimento biológico, para simular o crescimento populacional de pulgões. Para isso, simulou-se o crescimento populacional da espécie *Aphis gossypii* em condições de laboratório e de campo. Tratou-se a dinâmica de uma única população, com estrutura etária, considerando que as razões de crescimento e morte dos indivíduos dependem do tamanho da população a qual eles pertencem. Os resultados sugerem que as simulações computacionais podem servir como instrumento para a compreensão da dinâmica de populações, visando o estabelecimento de estratégias de controle biológico.

Esta segunda parte do trabalho está organizada da seguinte forma: inicialmente descreve-se a versão assexuada do Modelo Penna; nos itens 0.14 a 0.17 apresenta-se o modelo para crescimento populacional do pulgão *Aphis gossypii* e seus resultados e, posteriormente, as conclusões das simulações.

Cabe considerar que, nesta dissertação, não se trabalha com modelos designados para prever o futuro, tais como modelos de séries temporais.

PROCESSOS DE NASCIMENTO E MORTE

Neste item é apresentado um estudo de dinâmica de populações, partindo do processo mais simples, o processo de nascimento puro. Encontrou-se a distribuição de probabilidades do tamanho da população, útil para estimar seu tamanho futuro e para o cálculo da esperança e variância. A seguir, considerou-se o processo oposto, no qual não exista nascimento, apenas morte e, assim, a população decrescerá até a extinção, cujo tempo esperado pode ser calculado. Mas, como o interesse deste trabalho é com populações nas quais existam nascimentos e mortes, analisou-se o processo de nascimento e morte simples, no qual esses eventos não são mutuamente exclusivos. Para tanto, assumiu-se que a probabilidade individual de nascimento ou morte é independente da idade e do tamanho da população e que todos os indivíduos são capazes de reproduzir. Finalmente, analisaram-se as possibilidades de extinção de uma população de uma única espécie governada por um processo de nascimento e morte simples.

0.1 Processo de nascimento puro

Nesta seção consideraram-se indivíduos de uma mesma população de uma única espécie. Considerou-se ainda, que estes indivíduos não exercem influência uns sobre os outros e se reproduzem com a mesma razão. Além disso, o único evento considerado em um dado intervalo de tempo é o nascimento, isto é, não existem mortes. Estas afirmações são válidas em um curto intervalo de tempo, para populações de indivíduos unicelulares

que reproduzem-se por divisão [Pielou, 1977].

Inicialmente, foi analisado o modelo mais simples de crescimento populacional, o qual considera que a taxa de crescimento é diretamente proporcional ao tamanho N da população no tempo t , isto é, $\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)$, sendo λ a razão de crescimento por indivíduo.

A solução determinística desta equação, $N(t) = ne^{\lambda t}$, sendo $n = N(0)$ o tamanho inicial da população, mostra um crescimento exponencial da população, ou seja, um crescimento ilimitado, o que não ocorre na natureza [Boyce & Dippima, 1977]. Portanto, faz-se necessário analisar o processo estocástico, isto é, o indivíduo pode ou não reproduzir, ou seja, existe uma probabilidade de reprodução.

Para isto considere-se que, em qualquer intervalo de tempo Δt , a probabilidade de ocorrer uma reprodução é $\lambda \Delta t + \theta(\Delta t)$, sendo $\theta(\Delta t)$, um termo de menor ordem de magnitude que Δt .

Assim, em uma população de tamanho N , a probabilidade de ocorrer um nascimento é $\lambda N \Delta t + \theta(\Delta t)$ e, portanto, a probabilidade, $P_N(t + \Delta t)$, de que a população possua tamanho N no tempo $t + \Delta t$ é a probabilidade, $P_{N-1}(t)$, de que ela possua tamanho $N - 1$ no tempo t e um indivíduo reproduza em Δt mais a probabilidade, $P_N(t)$, de que ela possua tamanho N no tempo t e não ocorra nascimento em Δt .

Logo,

$$P_N(t + \Delta t) = P_{N-1}(t)\lambda(N-1)\Delta t + P_N(t)(1 - \lambda N \Delta t)$$

e, portanto,

$$\frac{P_N(t + \Delta t) - P_N(t)}{\Delta t} = \lambda(N-1)P_{N-1}(t) - \lambda N P_N(t).$$

Considerando o limite desse quociente quando Δt aproxima-se de zero, obtém-se

$$\frac{dP_N(t)}{dt} = \lambda(N-1)P_{N-1}(t) - \lambda N P_N(t). \quad (0.1)$$

A seguir será calculada a distribuição de probabilidade do tamanho da população no tempo t e, para isso, deve-se lembrar que $N(0) = n$ e observar que $P_{n-1}(0) = 0$, pois não há mortes.

Assim, considerando $N = n$ em um tempo t qualquer e resolvendo a equação diferencial (0.1), encontra-se a probabilidade, em função do tempo, $P_n(t) = e^{-\lambda nt}$, de que não ocorra reprodução durante o tempo t . Será provado, por indução, que

$$P_N(t) = \binom{N-1}{n-1} (e^{-\lambda nt})(1 - e^{-\lambda t})^{N-n}, \quad (0.2)$$

sendo $P_N(t)$ uma função de N .

Considerando $N = n$ na equação (0.2), tem-se que $P_n(t) = e^{-\lambda nt}$, como já mostrado anteriormente. Então, esta equação é válida para $N = n$.

Considerando $N = k > n$, tem-se que

$$P_k(t + \Delta t) = P_{k-1}(t)\lambda(k-1)\Delta t + P_k(t)(1 - \lambda k\Delta t),$$

de onde segue que

$$\frac{dP_k(t)}{dt} = \lambda(k-1)P_{k-1}(t) - \lambda k P_k(t).$$

Portanto,

$$dP_k(t) + \lambda k P_k(t) dt = \lambda(k-1)P_{k-1}(t) dt.$$

Multiplicando ambos os lados desta equação por $e^{\lambda kt}$ e integrando por partes, obtém-se que

$$P_k(t) = e^{-\lambda kt} \int \lambda(k-1)e^{\lambda kt} P_{k-1}(t) dt.$$

Suponha-se, por hipótese, que a equação (0.2) seja válida para $N = k > n$, ou seja, $P_k(t) = \binom{k-1}{n-1} (e^{-\lambda nt})(1 - e^{-\lambda t})^{k-n}$. Então,

$$e^{-\lambda kt} \int \lambda(k-1)e^{\lambda kt} P_{k-1}(t) dt = \binom{k-1}{n-1} (e^{-\lambda nt})(1 - e^{-\lambda t})^{k-n}. \quad (0.3)$$

Mostra-se que a equação (0.2) é válida para $N = k + 1$, isto é,

$$P_{k+1}(t) = \binom{k}{n-1} (e^{-\lambda nt})(1 - e^{-\lambda t})^{k+1-n}.$$

Para tal, seja

$$P_{k+1}(t + \Delta t) = P_k(t)\lambda k\Delta t + P_{k+1}(t)[1 - \lambda(k+1)\Delta t],$$

de onde segue que

$$\frac{dP_{k+1}(t)}{dt} = \lambda k P_k(t) - \lambda(k+1)P_{k+1}(t).$$

Logo,

$$dP_{k+1}(t) + \lambda(k+1)P_{k+1}(t)dt = \lambda kP_k(t)dt.$$

Multiplicando-se ambos os lados da equação acima por $e^{\lambda(k+1)t}$ e integrando por partes obtém-se

$$P_{k+1}(t) = e^{-\lambda(k+1)t} \int \lambda k e^{\lambda(k+1)t} P_k(t) dt.$$

Assim, de acordo com a equação (0.3),

$$P_{k+1}(t) = \binom{k}{n-1} (e^{-\lambda nt}) (1 - e^{-\lambda t})^{k+1-n}.$$

Dessa forma, pelo Princípio de Indução, tem-se

$$P_N(t) = \binom{N-1}{n-1} (e^{-\lambda nt}) (1 - e^{-\lambda t})^{N-n}, \quad (0.4)$$

que é a distribuição de probabilidade do tamanho da população no tempo t .

A partir da equação (0.4) pode-se encontrar o tamanho esperado da população no tempo t , $E_{N(t)}(J) = ne^{\lambda t}$, sendo J a variável aleatória que representa o tamanho da população.

Tem-se que

$$\begin{aligned} E_{N(t)}[J] &= \sum_{j=1}^{\infty} j P_j(t) \\ &= \sum_{j=1}^{\infty} j \binom{j-1}{n-1} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^{j-n} \\ &= e^{-\lambda nt} \sum_{j=1}^{\infty} j \binom{j-1}{n-1} (1 - e^{-\lambda t})^{j-n}. \end{aligned}$$

Fazendo $j - n = k$, desde que só há valores não nulos para $j \geq n$, segue que

$$\begin{aligned} E_{N(t)}[J] &= e^{-\lambda nt} \sum_{k=0}^{\infty} (k+n) \binom{k+n-1}{n-1} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= e^{-\lambda nt} \sum_{k=0}^{\infty} (k+n) \frac{(k+n-1)!}{k!(n-1)!} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= e^{-\lambda nt} \sum_{k=0}^{\infty} n \frac{(k+n)!}{k!n!} (1 - e^{-\lambda t})^k. \end{aligned}$$

Assim,

$$E_{N(t)}[J] = ne^{-\lambda nt} \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n}{k} (1 - e^{-\lambda t})^k. \quad (0.5)$$

Para concluir, mostra-se que $\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n}{k} (1-e^{-\lambda t})^k = (e^{-\lambda t})^{-(n+1)}$. Com este propósito, observe-se que a série geométrica de razão $1-p$, cujo primeiro termo é 1, é dada por $\frac{1}{p} = \sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k$. Logo, $\left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right]^{n+1} = p^{-(n+1)}$. Desse modo, basta provar que

$$\left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right]^{n+1} = \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n}{k} (1-p)^k.$$

Será provado por indução. Fazendo $n=0$, tem-se

$$\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+0}{k} (1-p)^k = \sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k.$$

Supondo-se que a igualdade seja verdadeira para $n=x$, isto é,

$$\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+x}{k} (1-p)^k = \left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right]^{x+1}.$$

Assim, para $n=x+1$, tem-se

$$\begin{aligned} & \left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right]^{x+2} \\ &= \left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right]^{x+1} \left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right] \\ &= \left[\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+x}{k} (1-p)^k \right] \left[1 + (1-p) + (1-p)^2 + \dots \right] \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+x}{k} (1-p)^k + \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+x}{k} (1-p)^{k+1} \\ &+ \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+x}{k} (1-p)^{k+2} + \dots \\ &= \binom{x}{0} + (1-p) \sum_{k=0}^1 \binom{k+x}{k} + (1-p)^2 \sum_{k=0}^2 \binom{k+x}{k} + \dots \end{aligned}$$

Então,

$$\begin{aligned} & \left[\sum_{k=0}^{\infty} (1-p)^k \right]^{x+2} \\ &= \binom{x}{0} + (1-p) \binom{x+2}{1} + (1-p)^2 \binom{x+3}{2} \\ &+ (1-p)^3 \binom{x+4}{3} + \dots \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \binom{x+k+1}{k} (1-p)^k, \end{aligned}$$

$$Var^{N(t)}[J] = E^{N(t)}[J^2] - (E^{N(t)}[J])^2.$$

momento, por meio da equação

$$Var^{N(t)}[J] = ne^{\lambda t}(e^{\lambda t} - 1),$$

que pode ser obtida da esperança, já calculada, e do segundo

Será calculada agora a variância do tamanho da população no tempo t ,

e o tamanho da população previsto no processo determinístico são iguais.

É importante observar que o tamanho esperado da população no caso estocástico

$$E^{N(t)}[J] = ne^{-\lambda t} [e^{-\lambda t}]^{-(n+1)} = ne^{\lambda t}.$$

e substituindo na equação (0.5), conclui-se que

$$(0.6) \quad \sum_{k=0}^{n+1} \binom{k+n}{k} (1 - e^{-\lambda t})^k = \sum_{k=0}^{n+1} \binom{k+n}{k} e^{-k\lambda t} = (e^{-\lambda t})^{-(n+1)}$$

Portanto,

$$\begin{aligned} & \sum_{k=0}^{n+1} \binom{k+x}{k} = \sum_{k=0}^n \binom{k+x}{k} + \binom{n+1}{n+1} \\ & = \binom{x+n+1}{x+n+1} + \binom{x+n+1}{x+n+1} \\ & = \frac{(x+n+1)!}{(x+n+1)!(x+1)!} + \frac{(x+n+1)!}{(x+n+1)!(x+1)!} \\ & = \frac{n!(x+1)!}{(x+n+1)!} + \frac{x!(n+1)!}{(x+n+1)!} \\ & = \frac{(x+n+1)!}{(x+n+1)!(x+1)!} \\ & = \frac{(x+n+1)(x+1)!}{(x+n+1)!(x+1)!} \\ & = \binom{x+n+2}{x+n+2}. \end{aligned}$$

Assim, para $s = n + 1$, tem-se

$$\sum_{k=0}^n \binom{k+x}{k} = \binom{x+n+1}{x+n+1}.$$

Supondo que a igualdade seja válida para $i = n$, isto é,

$$\begin{aligned} & \sum_{k=0}^n \binom{k+x}{k} = \binom{x+2}{x+2} \\ & = 1 + x + 1 = x + 2 \end{aligned}$$

$$\sum_{k=0}^1 \binom{k+x}{k} = \binom{x}{x} + \binom{x+1}{x+1}$$

pois, $\sum_{k=0}^1 \binom{k+x}{k} = \binom{x}{x} + \binom{x+1}{x+1}$. De fato, para $s = 1$,

Inicialmente calcula-se $E_{N(t)}[J^2]$.

$$\begin{aligned} E_{N(t)}[J^2] &= \sum_{j=1}^{\infty} j^2 P_j(t) \\ &= \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \binom{j-1}{n-1} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^{j-n}. \end{aligned}$$

Fazendo $j - n = k$ obtém-se

$$E_{N(t)}[J^2] = \sum_{k=0}^{\infty} (k+n)^2 \binom{k+n-1}{n-1} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k$$

e usando propriedades dos números binomiais tem-se

$$\begin{aligned} E_{N(t)}[J^2] &= \sum_{k=0}^{\infty} (k+n)^2 \binom{k+n-1}{k} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} (k+n)^2 \frac{(k+n-1)!}{k!(n-1)!} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} (k+n) \frac{(k+n)!}{k!(n-1)!} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} n(k+n) \frac{(k+n)!}{k!n!} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} (kn + n^2) \binom{k+n}{k} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \left[kn \binom{k+n}{k} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \right. \\ &\quad \left. + n^2 \binom{k+n}{k} e^{-\lambda nt} (1 - e^{-\lambda t})^k \right] \\ &= ne^{-\lambda nt} \left[\sum_{k=0}^{\infty} k \binom{k+n}{k} (1 - e^{-\lambda t})^k \right] \\ &\quad + n^2 e^{-\lambda nt} \left[\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n}{k} (1 - e^{-\lambda t})^k \right]. \end{aligned}$$

Substituindo a equação (0.6) na equação anterior, tem-se que

$$\begin{aligned} E_{N(t)}[J^2] &= ne^{-\lambda nt} \left[\sum_{k=0}^{\infty} k \binom{k+n}{k} (1 - e^{-\lambda t})^k \right] + n^2 e^{-\lambda nt} (e^{-\lambda t})^{n-1} \\ &= ne^{-\lambda nt} \left[\sum_{k=0}^{\infty} k \frac{n+1}{k+n+1} \binom{k+n+1}{k} (1 - e^{-\lambda t})^k \right] + n^2 e^{\lambda t} \\ &= ne^{-\lambda nt} (n+1) \left[\sum_{k=0}^{\infty} \frac{k}{k+n+1} \frac{(k+n+1)(k+n)!}{k(k-1)!(n+1)!} (1 - e^{-\lambda t})^k \right] + n^2 e^{\lambda t} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= ne^{-\lambda nt}(n+1) \left[\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n}{k-1} (1-e^{-\lambda t})^k \right] + n^2 e^{\lambda t} \\
&= ne^{-\lambda nt}(n+1) \left[\sum_{k=0}^{\infty} \left[\binom{k+n+1}{k} - \binom{k+n}{k} \right] (1-e^{-\lambda t})^k \right] \\
&\quad + n^2 e^{\lambda t} \\
&= ne^{-\lambda nt}(n+1) \left[\sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n+1}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \right. \\
&\quad \left. - \sum_{k=0}^{\infty} \binom{k+n}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \right] + n^2 e^{\lambda t} \\
&= ne^{-\lambda nt}(n+1) [(e^{-\lambda t})^{-n-2} - (e^{-\lambda t})^{-n-1}] + n^2 e^{\lambda t} \\
&= n(n+1)e^{2\lambda t} - n(n+1)e^{\lambda t} + n^2 e^{\lambda t} \\
&= ne^{\lambda t} [(n+1)e^{\lambda t} - (n+1) + n].
\end{aligned}$$

Portanto,

$$E_{N(t)}[J^2] = n(n+1)e^{2\lambda t} - ne^{\lambda t}.$$

Assim, acabou-se de verificar que

$$\begin{aligned}
\text{Var}_{N(t)}[J] &= n(n+1)e^{2\lambda t} - ne^{\lambda t} - (ne^{\lambda t})^2 \\
&= n^2 e^{2\lambda t} + ne^{2\lambda t} - ne^{\lambda t} - n^2 e^{2\lambda t} \\
&= ne^{\lambda t}(e^{\lambda t} - 1).
\end{aligned}$$

Observe-se que a variância aumenta com o tempo, o que mostra que as predições serão cada vez menos precisas à medida que o tempo aumenta.

Seja X uma variável aleatória discreta com distribuição Binomial Negativa, $f_x(x) = \binom{r+x-1}{x} p^r q^x I_{(0,1,\dots)}(x)$, sendo $0 \leq p \leq 1$ a probabilidade do sucesso, $q = 1 - p$ a probabilidade do fracasso, r o número de sucessos, x o número de fracassos até se obter o r -ésimo sucesso e $I_{(0,1,\dots)}(x)$ a função indicadora [Mood et al, 1974]. Esta densidade também pode ser escrita como

$$f_x(x) = \binom{r+x-1}{r-1} p^r q^x I_{(0,1,\dots)}(x). \quad (0.7)$$

Comparando-se as equações (0.7) e (0.4), tem-se

$$\begin{cases} N - 1 = r + x - 1 \\ n - 1 = r - 1. \end{cases}$$

A solução desse sistema é $x = N - n$ e $r = n$. Substituindo esta solução na equação (0.7), vem que

$$f_x(x) = \binom{N-1}{n-1} p^n q^{N-n}.$$

Considerando $p = e^{-\lambda t}$ e substituindo na equação acima, tem-se

$$f_x(x) = \binom{N-1}{n-1} e^{-\lambda n t} (1 - e^{-\lambda t})^{N-n} = P_N(t).$$

Então, $P_N(t)$ é uma distribuição Binomial Negativa. Assim, o tamanho esperado da população e a sua variância podem ser calculados diretamente pela esperança e pela variância da Binomial Negativa.

0.2 Processo de morte pura

Como o processo de nascimento puro não é muito natural, deve-se considerar o processo oposto, no qual não exista nascimento, apenas morte. Este é chamado processo de morte pura.

Analogamente ao processo de nascimento puro, a probabilidade de ocorrer uma morte em um intervalo de tempo Δt é $\mu \Delta t + \theta(\Delta t)$, sendo μ a razão de decréscimo por indivíduo e $\theta(\Delta t)$ um termo de ordem de magnitude menor que Δt . Assim, a probabilidade, $P_N(t + \Delta t)$, de que a população possua tamanho N num tempo $t + \Delta t$ é a probabilidade, $P_{N+1}(t)$, de que ela possua tamanho $N + 1$ no tempo t e ocorra uma morte em Δt mais a probabilidade, $P_N(t)$, de que ela possua tamanho N no tempo t e não ocorra morte em Δt .

Logo,

$$P_N(t + \Delta t) = P_{N+1}(t)\mu(N+1)\Delta t + P_N(t)(1 - \mu N \Delta t)$$

e portanto,

$$\frac{P_N(t + \Delta t) - P_N(t)}{\Delta t}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{\mu N \Delta t P_{N+1}(t) + \mu \Delta t P_{N+1}(t) + P_N(t) - \mu N \Delta t P_N(t) - P_N(t)}{\Delta t} \\
&= \mu(N+1)P_{N+1}(t) - \mu N P_N(t).
\end{aligned}$$

Considerando o limite desse quociente quando Δt aproxima-se de zero, obtemos a taxa na qual a população diminui, dada por

$$\frac{dP_N(t)}{dt} = \mu(N+1)P_{N+1}(t) - \mu N P_N(t).$$

De modo análogo ao que foi feito no processo de nascimento puro, obtém-se a probabilidade, $P_N(t)$, de que a população possua tamanho N no tempo t , dada por

$$P_N(t) = \binom{n}{N} e^{-\mu n t} (e^{\mu t} - 1)^{n-N}.$$

Fazendo $N = n = 1$ na equação anterior, encontra-se a probabilidade de um indivíduo sobreviver no tempo t , a qual é $P_1(t) = e^{-\mu t}$. Portanto, a probabilidade de um indivíduo morrer antes de t é $1 - e^{-\mu t}$.

A presença ou ausência de um indivíduo no tempo t pode ser visto como o resultado de uma Bernoulli com probabilidade de sucesso $e^{-\mu t}$ e probabilidade de fracasso $1 - e^{-\mu t}$. Considerando que o número de indivíduos é n , têm-se n resultados de Bernoulli. Dessa forma, $P_N(t)$ é uma distribuição Binomial. Logo, o tamanho esperado da população no tempo t e a variância do mesmo em t podem ser calculados diretamente da esperança e da variância da Binomial. Desta forma, $E_{N(t)}[t] = n e^{-\mu t}$ e $Var_{N(t)}[t] = n e^{-\mu t} (1 - e^{-\mu t})$ [Mood et al, 1974].

Como neste processo não existem nascimentos, apenas mortes, a população entrará em extinção e o tempo até a extinção pode ser calculado. Para isso, considera-se T_k a variável aleatória do tempo para a primeira morte em uma população de tamanho k . Assim, a probabilidade de que a primeira morte ocorra até o tempo t , $P[T_k \leq t]$, é 1 menos a probabilidade de que o tempo para a primeira morte seja maior que t , ou seja, 1 menos a probabilidade da população ter o mesmo tamanho em t . Matematicamente,

$$P[T_k \leq t] = 1 - P[T_k > t] = 1 - e^{-\mu k t}.$$

A função densidade do tempo para a primeira morte, $f_T(t)$, é

$$f_T(t) = \frac{d}{dt}(P[T_k \leq t]) = \frac{d}{dt}(1 - e^{-\mu kt}) = \mu k e^{-\mu kt}.$$

O tempo esperado para a primeira morte é

$$\begin{aligned} E[T_k] &= \int_0^{\infty} t f_T(t) dt = \int_0^{\infty} \mu k t e^{-\mu kt} dt \\ &= \lim_{b \rightarrow \infty} \left[\int_0^b \mu k t e^{-\mu kt} dt \right]. \end{aligned}$$

Resolvendo a integral acima por partes, obtém-se

$$\begin{aligned} E[T_k] &= \lim_{b \rightarrow \infty} \left[-t e^{-\mu kt} - \frac{1}{\mu k} e^{-\mu kt} \right]_{t=0}^{t=b} \\ &= \left[\lim_{b \rightarrow \infty} \left(\frac{-b}{e^{\mu kb}} - \frac{1}{\mu k e^{\mu kb}} \right) \right] + \frac{1}{\mu k} \\ &= \left[\lim_{b \rightarrow \infty} \left(\frac{-b}{e^{\mu kb}} \right) \right] + \frac{1}{\mu k} \\ &= \left[\lim_{b \rightarrow \infty} \left(\frac{-1}{\mu k e^{\mu kb}} \right) \right] + \frac{1}{\mu k}. \end{aligned}$$

Assim,

$$E[T_k] = \frac{1}{\mu k}. \quad (0.8)$$

Após a primeira morte, a população tem tamanho $k-1$ e o tempo esperado para a próxima morte é

$$E[T_{k-1}] = \int_0^{\infty} t f_{T_{k-1}}(t) dt = \int_0^{\infty} t \mu(k-1) e^{-\mu(k-1)t} dt.$$

Integrando por partes a equação acima, obtém-se

$$E[T_{k-1}] = \frac{1}{\mu(k-1)}.$$

Então, o tempo esperado para que toda a população seja extinta, isto é, para que ocorram k mortes independentes, é a soma dos tempos esperados para cada morte. Portanto,

$$\sum_{j=1}^k E[T_j] = \sum_{j=1}^k \frac{1}{\mu j}.$$

Um processo de morte pura ocorre, por exemplo, quando o meio ambiente de uma população isolada é alterado por poluição, de modo que torna-se impossível a reprodução. Isto, considerando que a razão de morte dos indivíduos independe da idade dos mesmos, é o que ocorre para várias espécies de pássaros [Pielou, 1977].

0.3 Processo de nascimento e morte simples

Nos processos descritos anteriormente, nascimento e morte são eventos exclusivos. Porém, interessa trabalhar com um modelo mais real no qual ocorram ambos, nascimentos e mortes. Assim, considere-se uma população de uma única espécie em que ocorram nascimento e morte; considere-se ainda, que a probabilidade individual de nascimento ou morte independe da idade do indivíduo e do tamanho da população à qual ele pertence e também que todos os indivíduos são capazes de reproduzir.

Seja λ a razão de nascimento por indivíduo e μ a razão de morte por indivíduo. O tamanho determinístico, N , da população em um tempo t , é dado por $N_t = ne^{(\lambda-\mu)t}$, sendo n o tamanho inicial da população. Como este processo considera que sempre ocorra reprodução ou morte, analisa-se o processo estocástico. Para tanto, seja $N\lambda\Delta t + \theta(\Delta t)$ a probabilidade de ocorrer um nascimento e $N\mu\Delta t + \theta(\Delta t)$ a probabilidade de ocorrer uma morte, em uma população de tamanho N durante um intervalo de tempo Δt , sendo $\theta(\Delta t)$ um termo de menor ordem de magnitude que Δt . Considerando desprezível a probabilidade de que mais de um evento ocorra, a probabilidade $P_N(t + \Delta t)$ da população ter tamanho N no tempo $t + \Delta t$ é a probabilidade, $P_{N-1}(t)$, de que a população tenha tamanho $N - 1$ no tempo t e ocorra um nascimento, mais a probabilidade, $P_N(t)$, de que a população tenha tamanho N no tempo t e não ocorra morte ou nascimento, mais a probabilidade, $P_{N+1}(t)$, de que a população tenha tamanho $N + 1$ no tempo t e ocorra uma morte.

Assim,

$$P_N(t + \Delta t) = P_{N-1}(t)(N - 1)\lambda\Delta t + P_N(t)(1 - N\lambda\Delta t - N\mu\Delta t) + P_{N+1}(t)\mu\Delta t(N + 1)$$

e disto segue, como já feito anteriormente,

$$\frac{dP_N(t)}{dt} = -N(\lambda + \mu)P_N(t) + \lambda(N - 1)P_{N-1}(t) + \mu(N + 1)P_{N+1}(t).$$

O tamanho esperado da população, em t , é

$$E_{N(t)}[J] = \sum_{j=1}^{\infty} j P_j(t)$$

e derivando a equação acima obtém-se

$$\begin{aligned} \frac{dE_{N(t)}[J]}{dt} &= \sum_{j=1}^{\infty} j \frac{dP_j(t)}{dt} \\ &= \sum_{j=1}^{\infty} [-j^2(\lambda + \mu)P_j(t) + j\lambda(j-1)P_{j-1}(t) + j\mu(j+1)P_{j+1}(t)] \\ &= \lambda \sum_{j=1}^{\infty} [-j^2 P_j(t) + j^2 P_{j-1}(t) - j P_{j-1}(t)] \\ &\quad - \mu \sum_{j=1}^{\infty} [j^2 P_j(t) - j^2 P_{j+1}(t) - j P_{j+1}(t)] \\ &= \lambda \sum_{k=0}^{\infty} P_k(t) [-k^2 + (k+1)^2 - (k+1)] \\ &\quad - \mu \sum_{k=1}^{\infty} P_k(t) [k^2 - (k-1)^2 - (k-1)], \end{aligned}$$

pois,

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^{\infty} [-j^2 P_j(t) + j^2 P_{j-1}(t) - j P_{j-1}(t)] &= -P_1(t) + (-4P_2(t) + 4P_1(t) - 2P_1(t)) \\ &\quad + (-9P_3(t) + 9P_2(t) - 3P_2(t)) + \dots \\ &= (-P_1(t) + 4P_1(t) - 2P_1(t)) \\ &\quad + (-4P_2(t) + 9P_2(t) - 3P_2(t)) \\ &\quad + (-9P_3(t) + \dots) + \dots \\ &= P_1(t) + (-4P_2(t) + 9P_2(t) - 3P_2(t)) \\ &\quad + (-9P_3(t) + \dots) + \dots \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} P_k(t) [-k^2 + (k+1)^2 - (k+1)]. \end{aligned}$$

Analogamente,

$$\sum_{j=1}^{\infty} [j^2 P_j(t) - j^2 P_{j+1}(t) - j P_{j+1}(t)] = \sum_{k=1}^{\infty} k P_k(t). \quad (0.9)$$

Então,

$$\frac{dE_{N(t)}[J]}{dt} = \lambda \sum_{k=0}^{\infty} P_k(t) [-k^2 + k^2 + 2k + 1 - k - 1]$$

$$\begin{aligned}
& - \mu \sum_{k=1}^{\infty} P_k(t) [k^2 - k^2 + 2k - 1 - k + 1] \\
& = \lambda \left[\sum_{k=1}^{\infty} k P_k(t) \right] - \mu \left[\sum_{k=1}^{\infty} k P_k(t) \right] \\
& = (\lambda - \mu) \sum_{k=1}^{\infty} k P_k(t) \\
& = (\lambda - \mu) E_{N(t)}[k].
\end{aligned}$$

Assim,

$$\frac{dE_{N(t)}[J]}{dt} = (\lambda - \mu) E_{N(t)}[J],$$

que tem como solução

$$E_{N(t)}[J] = n e^{(\lambda - \mu)t}. \quad (0.10)$$

Observe-se que este valor coincide com o valor obtido no processo determinístico.

Calculando agora $E_{N(t)}[J^2]$ para obter-se a variância do tamanho da população, tem-se que

$$E_{N(t)}[J^2] = \sum_{j=1}^{\infty} j^2 P_j(t).$$

Derivando-se a equação anterior obtém-se

$$\begin{aligned}
\frac{dE_{N(t)}[J^2]}{dt} & = \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \frac{dP_j(t)}{dt} \\
& = \sum_{j=1}^{\infty} j^2 [-j(\lambda + \mu)P_j(t) + \lambda(j-1)P_{j-1}(t) + \mu(j+1)P_{j+1}(t)] \\
& = \lambda \sum_{j=1}^{\infty} \left[j^2 \left(-jP_j(t) + (j-1)P_{j-1}(t) \right) \right] \\
& - \mu \sum_{j=1}^{\infty} \left[j^2 \left(jP_j(t) - (j+1)P_{j+1}(t) \right) \right] \\
& = \lambda \sum_{j=1}^{\infty} \left[-j^3 P_j(t) + j^3 P_{j-1}(t) - j^2 P_{j-1}(t) \right] \\
& - \mu \sum_{j=1}^{\infty} \left[j^3 P_j(t) - j^3 P_{j+1}(t) - j^2 P_{j+1}(t) \right] \\
& = \lambda \sum_{j=1}^{\infty} \left[P_j(t) (2j^2 + j) \right]
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& - \mu \sum_{j=1}^{\infty} \left[P_j(t)(2j^2 - j) \right] \\
& = \lambda \sum_{j=1}^{\infty} 2j^2 P_j(t) + \lambda \sum_{j=1}^{\infty} j P_j(t) - \mu \sum_{j=1}^{\infty} 2j^2 P_j(t) + \mu \sum_{j=1}^{\infty} j P_j(t) \\
& = 2(\lambda - \mu) \sum_{j=1}^{\infty} j^2 P_j(t) + (\lambda + \mu) \sum_{j=1}^{\infty} j P_j(t) \\
& = 2(\lambda - \mu) E_{N(t)}[J^2] + (\lambda + \mu) E_{N(t)}[J].
\end{aligned}$$

Multiplicando ambos os lados da equação acima por $e^{2(\mu-\lambda)t}$ tem-se

$$\left[\frac{dE_{N(t)}[J^2]}{dt} + 2(\mu - \lambda) E_{N(t)}[J^2] \right] e^{2(\mu-\lambda)t} = (\lambda + \mu) e^{2(\mu-\lambda)t} E_{N(t)}[J].$$

Sabe-se que $E_{N(t)}[J] = n e^{(\lambda-\mu)t}$, logo

$$e^{2(\mu-\lambda)t} \frac{dE_{N(t)}[J^2]}{dt} + 2(\mu - \lambda) e^{2(\mu-\lambda)t} E_{N(t)}[J^2] = (\mu + \lambda) n e^{(\lambda-\mu)t} e^{2(\mu-\lambda)t}.$$

Observe-se que o primeiro membro da equação acima corresponde à derivada de $e^{2(\mu-\lambda)t} E_{N(t)}[J^2]$. Logo,

$$\frac{d e^{2(\mu-\lambda)t} E_{N(t)}[J^2]}{dt} = (\lambda + \mu) n e^{(\mu-\lambda)t},$$

e integrando segue que

$$e^{2(\mu-\lambda)t} E_{N(t)}[J^2] = (\lambda + \mu) n \frac{1}{\mu - \lambda} e^{(\mu-\lambda)t} + c, \quad (0.11)$$

sendo c uma constante. Multiplicando ambos os lados da equação

$$Var_{N(t)}[J] = E_{N(t)}[J^2] - (E_{N(t)}[J])^2$$

por $e^{2(\mu-\lambda)t}$, e substituindo as equações (0.10) e (0.11) vem que

$$e^{2(\mu-\lambda)t} Var_{N(t)}[J] = \frac{-n(\mu + \lambda)}{\lambda - \mu} e^{(\mu-\lambda)t} + c - n^2. \quad (0.12)$$

Em $t = 0$, $Var_{N(t)}[J] = 0$, então

$$c = n^2 + \frac{n(\mu + \lambda)}{\lambda - \mu}. \quad (0.13)$$

Substituindo a equação (0.13) na equação (0.12) tem-se

$$e^{2(\mu-\lambda)t} Var_{N(t)}[J] = \frac{-n(\mu + \lambda)}{\lambda - \mu} e^{(\mu-\lambda)t} + \frac{n(\mu + \lambda)}{\lambda - \mu}.$$

Portanto,

$$\begin{aligned} \text{Var}_{N(t)}[J] &= \frac{n(\mu + \lambda)}{\lambda - \mu} \left(1 - e^{(\mu - \lambda)t}\right) e^{2(\lambda - \mu)t} \\ &= \frac{n(\mu + \lambda)}{\lambda - \mu} e^{(\lambda - \mu)t} \left(e^{(\lambda - \mu)t} - 1\right). \end{aligned}$$

Observe-se que, para uma dada razão de aumento $\lambda - \mu$, as predições sobre o tamanho futuro da população serão menos precisas se nascimentos e mortes ocorrerem em sucessões mais rápidas do que se fossem apenas eventos ocasionais, pois a variância será maior quanto maior for o valor absoluto de λ e μ .

0.4 A chance de extinção

Com base nos processos apresentados, é importante analisar as possibilidades que uma população tem de extinção. Como o processo que mais se aproxima da realidade é o de nascimento e morte simples, será analisada a probabilidade de extinção de uma população de fêmeas de uma única espécie governada por esse processo.

A probabilidade de uma população ter tamanho zero no tempo t , dado que inicialmente ela tinha apenas um indivíduo, é [Pielou, 1977]

$$P_0(t|n = 1) = \frac{\mu e^{(\lambda - \mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda - \mu)t} - \mu},$$

ou seja, esta é a probabilidade de um indivíduo morrer.

Se a população tinha n indivíduos inicialmente, a probabilidade de extinção total é

$$P_b(t) = \left[P_0(t|n = 1) \right]^n,$$

desde que a morte de um indivíduo não depende da morte dos outros indivíduos, ou seja, as mortes são eventos independentes. Assim,

$$P_b(t) = \left[\frac{\mu e^{(\lambda - \mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda - \mu)t} - \mu} \right]^n.$$

Considerando o limite de $P_b(t)$ quando t cresce infinitamente e analisando as possibilidades $\lambda < \mu$, $\lambda > \mu$ e $\lambda = \mu$, obtém-se a probabilidade de extinção total da

população. Assim, se $\lambda < \mu$,

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} P_0(t) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu e^{(\lambda-\mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda-\mu)t} - \mu} \right]^n \\ &= 1. \end{aligned} \quad (0.14)$$

Isto significa que a população certamente será extinta, como já era esperado, pois o número de nascimentos é menor que o de mortes.

Se $\lambda > \mu$, a equação (0.14) torna-se:

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} P_0(t) &= \left[\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mu e^{(\lambda-\mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda-\mu)t} - \mu} \right]^n \\ &= \left[\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mu(\lambda - \mu)e^{(\lambda-\mu)t}}{\lambda(\lambda - \mu)e^{(\lambda-\mu)t}} \right]^n \\ &= \left(\frac{\mu}{\lambda} \right)^n < 1. \end{aligned}$$

Assim, existe possibilidade da população ser extinta. Logo, sua existência não é garantida. Porém, a probabilidade de extinção torna-se menor quanto maior a razão de nascimento λ em relação à razão de morte μ e quanto maior o tamanho inicial n da população.

Se $\lambda = \mu$, considerando $\lambda - \mu = \tau$ e expandindo o termo exponencial em séries.

Assim, a equação (0.14) torna-se

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} P_0(t) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu e^{\tau t} - \mu}{\lambda e^{\tau t} - \mu} \right]^n \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu(1 + \tau t + \frac{\tau^2 t^2}{2!} + \dots) - \mu}{\lambda(1 + \tau t + \frac{\tau^2 t^2}{2!} + \dots) - \mu} \right]^n \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu(\tau t + \frac{\tau^2 t^2}{2!} + \dots)}{\lambda(1 + \tau t + \frac{\tau^2 t^2}{2!} + \dots) - \mu} \right]^n. \end{aligned}$$

E, como $\tau \rightarrow 0$, desde que as razões de nascimento e morte são iguais, segue que

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} P_0(t) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu \tau t}{\lambda(1 + \tau t) - \mu} \right]^n \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu \tau t}{r + \lambda \tau t} \right]^n \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu t}{(1 + \lambda t)} \right]^n = 1. \end{aligned}$$



de onde segue que a população certamente será extinta.

Considerando um período de tempo suficientemente grande, flutuações estocásticas no tamanho da população resultarão na extinção da mesma.

CRESCIMENTO EM FUNÇÃO DO TAMANHO DA POPULAÇÃO

No item anterior considerou-se a probabilidade de nascimento ou morte, independente do tamanho da população. Mas, como o crescimento de uma população é limitado pela escassez de recursos, considerou-se, neste item, que a probabilidade de um indivíduo reproduzir ou morrer depende do tamanho da população a qual ele pertence. Dessa forma tem-se a equação logística de Verhulst-Pearl [Boyce & Diprima, 1977]

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)[r - sN(t)],$$

sendo r e s positivos e $N(t)$ o tamanho da população no tempo t .

A solução dessa equação,

$$N(t) = \frac{K}{1 + e^{-rt} \left(\frac{K-n}{n} \right)},$$

sendo $K = \frac{r}{s}$ o nível de saturação da população e n o tamanho inicial da população, fornece o tamanho da população no tempo t em função de seu tamanho inicial e do tamanho máximo que a população pode alcançar.

A seguir, considerou-se a forma estocástica do crescimento populacional logístico, encontraram-se sua densidade de probabilidade e sua esperança.

Para finalizar, consideraram-se as possíveis flutuações da população no estado de equilíbrio, descrevendo a distribuição do tamanho da população, sua esperança e variância.

0.5 Crescimento populacional logístico

No item anterior foi considerada constante a probabilidade de um indivíduo reproduzir ou morrer, o que acontece apenas em populações muito pequenas, nas quais não exista interferência entre seus membros. Em um meio ambiente restrito, o crescimento populacional é limitado pela quantidade de recursos existentes e, quando a escassez desses recursos impossibilita o crescimento populacional, diz-se que a população está "saturada", ou seja, o meio ambiente não suporta um número de indivíduos maior do que o existente.

Assim, suponha-se que a razão λ de crescimento por indivíduo é uma função do tamanho $N(t)$ da população em um tempo t . Dessa forma, uma extensão natural do modelo de crescimento $\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)$ é

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)g(N(t)). \quad (0.15)$$

Uma função muito utilizada para estes modelos é $g(N(t)) = r - sN(t)$, sendo r e s positivos, pois, quando o tamanho da população $N(t)$ é pequeno, há recursos suficientes, de modo que a taxa de crescimento será independente dos recursos e, assim, aproximadamente proporcional ao tamanho da população. À medida que a população aumenta há escassez de recursos e, portanto, $g(N(t))$ deve diminuir.

Tem-se assim, a equação

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)[r - sN(t)], \quad (0.16)$$

conhecida como equação logística de Verhulst-Pearl [Boyce & Diprima, 1977].

Devido à importância da equação logística em dinâmica de populações, serão dadas outras duas justificativas para a escolha da função $g(N(t))$.

Primeiro, justifica-se considerando rN a razão potencial de aumento de uma população de tamanho N , ou seja, a razão na qual a população deveria crescer se os recursos não fossem limitados e os indivíduos não afetassem uns aos outros, sendo r a razão intrínseca de aumento natural. Assume-se que a razão de crescimento é o produto desta razão potencial pela proporção do tamanho máximo que a população poderá alcançar,

mas ainda não alcançou, sendo K este nível máximo. Esta proporção é dada por $\frac{K-N}{K}$.

Assim,

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N(t)}{K} \right) = N(t) \left[r - \frac{r}{K} N(t) \right].$$

A segunda justificativa utiliza o argumento de Lotka, que considera a razão de crescimento, em qualquer momento, como função do tamanho da população neste momento [Pielou, 1977], isto é,

$$\frac{dN(t)}{dt} = g(N(t)).$$

Desenvolvendo a série de Taylor de $g(N(t))$ em torno do ponto zero obtém-se

$$\frac{dN(t)}{dt} = c_0 + c_1 N(t) + c_2 N^2(t) + \dots + c_k N^k(t) + \dots,$$

sendo $c_i = \frac{g^{(i)}(0)}{i!}$.

Se $N=0$, então $\frac{dN(t)}{dt} = 0$. Logo, $c_0 = 0$ e a equação acima torna-se

$$\frac{dN(t)}{dt} = c_1 N(t) + c_2 N^2(t) + \dots + c_k N^k(t) + \dots$$

Considerando-se agora $\frac{dN(t)}{dt} = c_1 N(t)$, tem-se que $\frac{dN(t)}{dt} = 0$ somente para $N = 0$ e $\frac{dN(t)}{dt} > 0$ para $N \neq 0$. Observe-se que $\frac{dN(t)}{dt} = c_1 N(t)$ é a equação para o processo de nascimento e morte simples visto no item 1.

Considerando, ainda, $\frac{dN(t)}{dt} = c_1 N(t) + c_2 N^2(t)$ tem-se que $\frac{dN(t)}{dt} = 0$ para $N = 0$ e $N = \frac{-c_1}{c_2}$. Fazendo $c_1 = r$ e $c_2 = -s$, tem-se a equação logística

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) - sN^2(t) = N(t)[r - sN(t)].$$

A solução desta equação é obtida escrevendo-a na forma de frações parciais,

$$\frac{dN(t)}{N(t)} + \frac{sN(t)}{r - sN(t)} = r dt.$$

A seguir, integrando-se ambos os lados da equação acima obtém-se

$$\frac{N(t)}{r - sN(t)} = ce^{rt}.$$

Observando que o tamanho inicial da população é n , isto em $t = 0$, tem-se que $c = \frac{n}{r - sn}$ e assim

$$\frac{N(t)}{r - sN(t)} = \frac{n}{r - sn} e^{rt},$$

de onde vem

$$(r - sn)N(t) = nre^{rt} - nsN(t)e^{rt}.$$

Logo,

$$\begin{aligned} N(t) &= \frac{nre^{rt}}{r + sn(e^{rt} - 1)} \\ &= \frac{\frac{r}{s}}{\frac{r}{s} \frac{1}{ne^{rt}} + 1 - \frac{1}{e^{rt}}} \\ &= \frac{\frac{r}{s}}{1 + e^{-rt}(\frac{r}{sn} - 1)}. \end{aligned}$$

Considerando $K = \frac{r}{s}$, segue que

$$N(t) = \frac{K}{1 + e^{-rt}(\frac{K-n}{n})}. \quad (0.17)$$

Observe-se que $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$, que é o nível de saturação da população, o qual não pode ser excedido devido às limitações ambientais.

0.6 Crescimento populacional em tempo discreto

A equação (0.17), obtida anteriormente, $N(t) = \frac{K}{1 + e^{-rt}(\frac{K-n}{n})}$, expressa o tamanho $N(t)$ da população no tempo t como função contínua de t . Mas, há casos em que é conveniente expressar o tamanho da população no tempo $t + 1$, em função do tamanho da população no tempo anterior t . Assim, observando que $\frac{K-n}{n}e^{-rt} = \frac{K-N(t)}{N(t)}$, tem-se que

$$\begin{aligned} N(t+1) &= \frac{K}{1 + \frac{K-n}{n}e^{-r(t+1)}} \\ &= \frac{K}{1 + \frac{K-n}{n}e^{-rt}e^{-r}} \\ &= \frac{K}{1 + \frac{\frac{K-n}{n}e^{-rt}}{e^r}} \\ &= \frac{Ke^r}{e^r + \frac{K-n}{n}e^{-rt}} \\ &= \frac{Ke^r}{e^r + \frac{K-N(t)}{N(t)}} \\ &= \frac{Ke^r N(t)}{(e^r - 1)N(t) + K} \end{aligned}$$

$$= \frac{K}{1 + e^{-r} \left(\frac{K}{N(t)} - 1 \right)}.$$

Portanto,

$$N(t+1) = \frac{K}{1 + e^{-r} \left(\frac{K-N(t)}{N(t)} \right)}. \quad (0.18)$$

A equação (0.18) é útil para prever o tamanho de uma população em contínuo crescimento em vários instantes discretos do tempo.

Observe-se que, se não existisse uma capacidade máxima do ambiente, ou seja, um número máximo de indivíduos que o ambiente suporta, haveria um crescimento exponencial, como mostra o limite abaixo

$$\lim_{K \rightarrow \infty} N(t+1) = \lim_{K \rightarrow \infty} \frac{e^r N(t)}{1 + \frac{(e^r - 1)}{K} N(t)} = e^r N(t).$$

A curva logística dada pela equação (0.18) pode proporcionar uma aproximação razoável do crescimento de populações de espécies com curto período de reprodução anual, cujos membros vivem por vários períodos reprodutivos, se forem desconsideradas as ondulações periódicas devido a registros contínuos do tamanho da população [Pielou, 1977].

Em populações com crescimento descontínuo, a equação (0.18) pode ser um modelo para a dependência de $N(t+1)$ em $N(t)$, relatando a competição entre os indivíduos. Há várias espécies nas quais o crescimento populacional é descontínuo. Os indivíduos dessas espécies reproduzem-se apenas uma vez durante toda a vida e morrem antes do nascimento de seus descendentes [Pielou, 1977]. Assim, uma equação contínua no tempo, como $N(t) = \frac{K}{1 + e^{-rt} \left(\frac{K-n}{n} \right)}$, não é apropriada para descrever o crescimento populacional dessas espécies.

Existem outros modelos de equações para crescimento populacional com densidades dependentes que podem ser encontrados em [Pielou, 1977].

0.7 Forma estocástica do crescimento populacional logístico

A equação (0.16),

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)[r - sN(t)],$$

nos garante que a razão de crescimento de uma população é função das razões de nascimento e morte, as quais são funções do tamanho N da população. Denote-se por $\lambda(N)$ e $\mu(N)$, as razões de nascimento e morte, respectivamente.

Como a capacidade do ambiente é limitada, λ deve diminuir e μ aumentar à medida que N aumenta. Dessa forma, pode-se considerar $\lambda(N) = a_1 - b_1N$ e $\mu(N) = a_2 + b_2N$, sendo $a_1, a_2 > 0$ e $b_1, b_2 \geq 0$. Portanto, da equação (0.15) tem-se

$$\begin{aligned}\frac{dN(t)}{dt} &= N(t)[\lambda(N) - \mu(N)] \\ &= N(t)[(a_1 - a_2) - (b_1 + b_2)N].\end{aligned}\tag{0.19}$$

Comparando-se as equações (0.19) e (0.16), observa-se que $r = a_1 - a_2$ e $s = b_1 + b_2$. Observa-se ainda, que, para cada valor de r e s , existem várias possibilidades para (a_1, b_1) e (a_2, b_2) . Portanto, a curva logística não depende dos valores individuais de $\lambda(N)$ e $\mu(N)$, mas da diferença entre eles.

Quando a população atinge o equilíbrio, as razões de nascimento e morte são iguais. Assim,

$$a_1 - b_1N = a_2 + b_2N$$

e, portanto,

$$N = \frac{a_1 - a_2}{b_1 + b_2} = \frac{r}{s}.$$

Isto significa que o equilíbrio é atingido no nível de saturação da população.

Foi mostrada, até aqui, a forma determinística do crescimento logístico. Cabe, agora, considerar a forma estocástica.

O evento de interesse é uma sequência de nascimentos e mortes. Em cada instante t existem dois eventos possíveis: nascimento, no qual o tamanho da população aumenta

de N para $N + 1$, ou morte, no qual o tamanho da população diminui de N para $N - 1$. Pode-se calcular a probabilidade desses eventos, conhecendo-se as constantes a_1 , a_2 , b_1 , b_2 . A probabilidade de ocorrer um nascimento é diretamente proporcional à razão de nascimento $\lambda(N)$ e ao tamanho N da população. Assim,

$$P(N \rightarrow N + 1) \propto N\lambda(N) = N(a_1 - b_1N) = a_1N - b_1N^2.$$

Analogamente, a probabilidade de ocorrer uma morte é diretamente proporcional à razão de morte $\mu(N)$ e ao tamanho N da população.

$$P(N \rightarrow N - 1) \propto N\mu(N) = N(a_2 + b_2N) = a_2N + b_2N^2.$$

Desde que nascimento e morte são eventos disjuntos e que pode ocorrer ou um nascimento ou uma morte, tem-se

$$P(N \rightarrow N + 1) = \frac{a_1N - b_1N^2}{N(\lambda(N) + \mu(N))} = \frac{a_1N - b_1N^2}{(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2}$$

e

$$P(N \rightarrow N - 1) = \frac{a_2N + b_2N^2}{N(\lambda(N) + \mu(N))} = \frac{a_2N + b_2N^2}{(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2}.$$

A probabilidade de um evento em um intervalo de tempo de comprimento Δt , quando a população possui tamanho N , é $N[\lambda(N) + \mu(N)]\Delta t + \theta(\Delta t)$ ou $[(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2]\Delta t + \theta(\Delta t) \equiv \xi_N\Delta t + \theta(\Delta t)$, sendo ξ_N a razão na qual o evento ocorre na população e $\theta(\Delta t)$ um termo de menor ordem de magnitude que Δt .

Assumiu-se que a probabilidade de reprodução ou morte de cada indivíduo é independente da idade e, assim, desde que a população permaneça com tamanho N , a probabilidade de um evento em qualquer intervalo de tempo é independente da probabilidade em um intervalo menor. Então, $P_0(t + \Delta t) = P_0(t)P_0(\Delta t) = (1 - \xi_N\Delta t)P_0(t)$, sendo $P_0(t)$ a probabilidade de que nenhum evento ocorra em um intervalo de comprimento t . Logo,

$$\frac{P_0(t + \Delta t) - P_0(t)}{\Delta t} = -\xi_N P_0(t).$$

Considerando o limite da equação acima quando Δt aproxima-se de zero tem-se

$$\frac{dP_0(t)}{dt} = -\xi_N P_0(t)$$

e observando que $P(0) = 1$ obtém-se a solução

$$P_0(t) = e^{-\xi N t},$$

a qual é a probabilidade de que no tempo t nenhum evento tenha ocorrido.

A densidade de probabilidade acumulada do tempo decorrido antes do próximo evento é

$$\begin{aligned} F(t) &= P\{T \leq t\} \\ &= 1 - P\{T > t\} \\ &= 1 - P_0(t) \\ &= 1 - e^{-\xi N t}, \end{aligned}$$

sendo T o tempo para o próximo evento. Lembrando que a densidade de probabilidade $f(t)$ é a derivada da acumulada $F(t)$, segue que $f(t) = \xi N e^{-\xi N t}$.

E o tempo esperado para o próximo evento em uma população de tamanho N é

$$E\{t\} = \int_0^{\infty} t f(t) dt = \int_0^{\infty} t \xi N e^{-\xi N t} dt,$$

e usando integração por partes, obtém-se

$$\begin{aligned} E\{t\} &= \frac{-1}{\xi N t} \left(t + \frac{1}{\xi N} \right) \\ &= \frac{1}{\xi N}. \end{aligned}$$

0.8 Flutuações estocásticas no equilíbrio

Considerando o processo estocástico dessa forma de crescimento populacional contínuo, a população deverá atingir um estado estacionário no qual seu tamanho permaneça ao redor do equilíbrio assintótico. Este estado estacionário não é necessariamente o último, pois a população pode vir a se extinguir. Assume-se que não exista imigração. Assim, se a população se extinguir, não é possível retomá-la. Porém, a probabilidade de extinção pode ser muito pequena.

O tamanho da população no equilíbrio é uma variável aleatória, cuja distribuição será encontrada. Quando o equilíbrio é atingido, a probabilidade de ocorrer uma morte quando a população possui tamanho N , é igual à probabilidade de ocorrer um nascimento quando a população possui tamanho $N - 1$. Assim,

$$N\mu(N)P(N) = (N - 1)\lambda(N - 1)P(N - 1),$$

o que implica em

$$P(N) = \frac{(N - 1)\lambda(N - 1)}{N\mu(N)}P(N - 1).$$

A equação determinística (0.16), $\frac{dN(t)}{dt} = N(t)[r - sN(t)]$, pode ser substituída pela equação estocástica

$$dN = (rN - sN^2)dt + dz,$$

em que dz representa a possibilidade de flutuação [Pielou, 1977].

Em qualquer intervalo de tempo pequeno Δt , o tamanho da população pode ser deslocado do equilíbrio ou pela ocorrência de uma única morte, com probabilidade $N\mu(N)\Delta t + \theta(\Delta t)$, sendo $\theta(\Delta t)$ um termo de menor ordem de magnitude que Δt , ou pela ocorrência de um único nascimento, com probabilidade $N\lambda(N)\Delta t + \theta(\Delta t)$. Estas são as possibilidades de um deslocamento Δz de magnitude -1 e $+1$, respectivamente.

Quando a população atinge o equilíbrio, sabe-se que $\lambda(N) = \mu(N)$. Dessa forma,

$$\begin{aligned} E[\Delta z] &= (-1)N\mu(N)\Delta t + (1)N\lambda(N)\Delta t \\ &= -N\mu(N)\Delta t + N\mu(N)\Delta t \\ &= 0. \end{aligned}$$

Considerando o limite Δz aproximando-se de zero, segue que $E(dz) = 0$. Com relação à variância tem-se

$$\begin{aligned} Var[\Delta z] &= (-1)^2 N\mu(N)\Delta t + (1)^2 N\lambda(N)\Delta t \\ &= N\mu(N)\Delta t + N\lambda(N)\Delta t \\ &= N[\lambda(N) + \mu(N)]\Delta t. \end{aligned}$$

Considerando o limite de Δz aproximando-se de zero,

$$\text{Var}[dz] = N[\lambda(N) + \mu(N)]dt = [(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2]dt.$$

A DISTRIBUIÇÃO ETÁRIA ESTÁVEL

Nos itens anteriores, considerou-se que as razões de nascimento e morte eram independentes da idade do indivíduo e que a distribuição etária da população não se alterava. Neste item, será considerado que as chances de um indivíduo reproduzir ou morrer são funções de sua idade, porém, estas chances não são afetadas pelo tamanho da população. Obtém-se a distribuição etária da população em um tempo t a partir de sua distribuição etária inicial (ver seção 0.11) e, para isto, utilizamos uma transformação do sistema de coordenadas.

0.9 A matriz de projeção

Dada a distribuição etária de um população num tempo t , considerado o tempo inicial, deseja-se conhecer a distribuição etária dos sobreviventes e descendentes desta população em sucessivos intervalos de tempo, estando os indivíduos sujeitos a razões de fertilidade e mortalidade. Assume-se que, em um intervalo de tempo, estas razões permanecem constantes. Consideram-se apenas as fêmeas e, ainda, que os intervalos de idade possuem o mesmo comprimento dos intervalos de tempo.

O processo de contar as fêmeas de uma população para obter-se a distribuição etária no tempo t pode ser expresso na forma de $m + 1$ equações lineares, uma para cada intervalo de idade, sendo que a classe $m + 1$ possui os indivíduos mais velhos e corresponde ao último grupo de idade.

Seja n_{xt} o número de fêmeas vivas no intervalo de idade x para $x + 1$ no tempo t ; P_x a probabilidade de que uma fêmea, no intervalo de idade $[x, x + 1]$ em t , sobreviva ao próximo intervalo de idade $[x + 1, x + 2]$ no tempo $t + 1$ e F_x o número de filhas nascidas no intervalo $[t, t + 1]$ de uma fêmea que sobreviveu ao intervalo de idade $[x, x + 1]$ em t , sendo que essas filhas sobreviverão ao grupo de idade $[0, 1]$ em $t + 1$.

Dessa forma, $P_x n_{xt} = n_{x+1,t+1}$ e $\sum_{x=0}^m F_x n_{xt} = n_{0,t+1}$. Considerando $t = 0$ tem-se

$$\sum_{x=0}^m F_x n_{x,0} = n_{0,1}$$

$$P_0 n_{0,0} = n_{1,1}$$

$$P_1 n_{1,0} = n_{2,1}$$

...

$$P_{m-1} n_{m-1,0} = n_{m,1}$$

Matricialmente,

$$\begin{bmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & \cdots & F_{m-1} & F_m \\ P_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \\ \vdots \\ n_{m0} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{01} \\ n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \\ \vdots \\ n_{m1} \end{bmatrix}.$$

A matriz de coeficientes é conhecida como matriz de projeção e será denotada por M . A distribuição etária, em $t = 0$ e em $t = 1$, é dada pelos vetores coluna n_0 e n_1 respectivamente. Cada elemento de n_0 e n_1 representa uma classe de idade diferente.

Assim, $Mn_0 = n_1$.

Analogamente, $Mn_1 = n_2$, $Mn_2 = n_3$, ..., $Mn_{t-1} = n_t$. Logo, $n_t = M^t n_0$, sendo $M^t = MMM \dots M$, t vezes. Portanto, conhecendo-se o vetor de distribuição etária em um tempo $t = 0$ e a matriz de projeção obtém-se a distribuição etária da população em qualquer tempo t .

Como, em geral, as fêmeas não são reprodutivas até o final de suas vidas, alguns F 's podem ser zero. O número deles e a posição dependem da reprodutividade biológica da espécie que se considera e do espaço relativo das idades pré e pós reprodutiva. Se F_m

é zero, M é singular, desde que $|M| = 0$, sendo $|M|$ o determinante da matriz M , pois a última coluna de M terá todos os seus elementos nulos. Considerando que $x = k$ é o último grupo de idade no qual ocorre reprodução, F_k é o último valor de F_x não nulo.

Assim, M pode ser escrita como

$$\begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \dots & F_{k-1} & F_k & 0 & \dots & 0 & 0 \\ P_0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & P_k & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & P_{k+1} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix}$$

e pode ser simetricamente particionada como

$$M = \begin{bmatrix} A & 0 \\ B & C \end{bmatrix}.$$

A submatriz B é de ordem $(m-k) \times (k+1)$; C é quadrada de ordem $m-k$ e seus únicos elementos não nulos estão na subdiagonal abaixo da diagonal principal. No canto superior direito aparece a matriz nula de ordem $(k+1) \times (m-k)$. A submatriz A é quadrada de ordem $k+1$ e corresponde à parte da população em idade reprodutiva.

Assim,

$$A = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ P_0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 \end{bmatrix}.$$

As potências de M são da forma

$$M^r = \begin{bmatrix} A^r & 0 \\ f(ABC) & C^r \end{bmatrix},$$

sendo A^r e C^r potências de A e C , respectivamente e $f(ABC)$ uma função das matrizes A, B, C [Leslie, 1945].

Repetidas pré-multiplicações do vetor coluna $n_0^T = (n_{00} \ n_{01} \ n_{02} \ \dots \ n_{0k})^T$, sendo n_0^T o vetor transposto de n_0 , por A , permitem prever o crescimento futuro e a distribuição de idade futura desta parte reprodutiva da população. Então,

$$An_0 = n_1, A^2n_0 = n_2, \dots, A^t n_0 = n_t$$

Assim como existem projeções futuras existem projeções passadas. Observe-se que A é não singular, pois $|A| = (-1)^{k+2}(P_0 P_1 P_2 \dots P_{k-1} F_k) \neq 0$, desde que $0 < P_i < 1$ para todo $i = 0, \dots, m-1$. Logo, A possui uma inversa A^{-1} dada por [Leslie, 1945]

$$A^{-1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ F_k^{-1} & \frac{-F_0}{F_0 F_k} & \frac{-F_1}{F_1 F_k} & \frac{-F_2}{F_2 F_k} & \dots & \frac{-F_{k-1}}{F_{k-1} F_k} \end{bmatrix}.$$

Como $n_t = A n_{t-1}$, segue que $n_{t-1} = A^{-1} n_t$. Analogamente,

$$n_{t-2} = A^{-2} n_t, n_{t-3} = A^{-3} n_t, \dots, n_{t-T} = A^{-T} n_t.$$

Porém, existe um limite para as projeções retroativas, ao contrário do que acontece com projeções futuras. Repetidas pré-multiplicações por A^{-1} podem gerar um vetor de distribuição etária com elementos negativos, ou seja, um número negativo de indivíduos em uma classe de idade. Como isso não faz sentido, projeções passadas podem ser feitas até o momento anterior ao qual o vetor distribuição etária torna-se negativo.

0.10 Cálculo dos elementos da matriz de projeção

Os dados básicos para os quais os elementos da matriz M podem ser calculados encontram-se, normalmente, em uma tabela de vida e em uma tabela de idade com razões de fertilidade específicas [Leslie, 1945].

Sejam,

- l_x a proporção de fêmeas vivas no tempo x de um grupo original de fêmeas, todas nascidas simultaneamente em $t = 0$;
- m_x o número de fêmeas vivas nascidas por unidade de tempo de uma mãe com idade no intervalo $[x, x + 1]$;
- L_x o número de fêmeas vivas no tempo t , com idade no intervalo $[x, x + 1]$.

$L_x = \int_x^{x+1} l_x dx$, [Leslie, 1945]. Como P_x é a probabilidade de que uma fêmea com idade no intervalo $[x, x + 1]$ sobreviva ao intervalo de idade $[x + 1, x + 2]$,

$$P_x = \frac{\text{número de fêmeas vivas em } [x + 1, x + 2]}{\text{número de fêmeas vivas em } [x, x + 1]}.$$

Portanto, $P_x = \frac{L_{x+1}}{L_x}$.

Para o cálculo de F_x , consideram-se n_{xt} fêmeas vivas no grupo de idade $[x, x + 1]$ no tempo t , supondo-se que elas estão concentradas no ponto médio do intervalo, $x + \frac{1}{2}$ e assumindo que as mortes ocorram ao redor do ponto médio do intervalo.

As filhas nascidas durante a primeira metade do intervalo, $(0 - \frac{1}{2})$, em um tempo t terão idade no intervalo $(\frac{1}{2} - 1)$ em $t + 1$ e o número delas que sobrevive até $t + 1$ é:

$$m_x L_x = m_x \int_x^{x+1} l_x dx.$$

Durante a segunda metade do intervalo, $(\frac{1}{2} - 1)$, o número de filhas nascidas neste intervalo e que sobrevivem até $t + 1\frac{1}{2}$ é

$$m_{x+\frac{1}{2}} P_x L_{x+\frac{1}{2}} = m_{x+\frac{1}{2}} P_x \int_{x+\frac{1}{2}}^{x+\frac{3}{2}} l_x dx.$$

Desse modo, $F_x = m_x L_x + m_{x+\frac{1}{2}} P_x L_{x+\frac{1}{2}}$.

0.11 A estabilidade

Uma população que apresenta uma distribuição etária pode, em determinado momento, tornar-se estável. Quando a população atinge a estabilidade a proporção de indivíduos em cada classe de idade é constante. Isto não significa que a população não possa crescer ou diminuir, mas que a frequência relativa de indivíduos em cada grupo de idade permanece constante. Assim, quando uma população governada por uma matriz de projeção M está estável, $n_{t+1} = \lambda n_t$, isto é, $M n_t = \lambda n_t$, sendo λ um escalar.

As fêmeas que ultrapassaram o período reprodutivo já não contribuem mais para o crescimento da população. Então, considera-se apenas a parte da população que está em idade reprodutiva e a parte que poderá alcançar o período reprodutivo. Como a matriz A

representa essa parte da população, estuda-se o crescimento da população considerando A a matriz de projeção populacional. Desta forma, quando a população atinge a estabilidade,

$$An_t = \lambda n_t. \quad (0.20)$$

O Teorema de Perron Frobenius diz que uma matriz não negativa e irredutível tem, pelo menos, um autovalor real positivo e que o maior destes autovalores possui multiplicidade 1 e seu valor é tão grande quanto o módulo de qualquer autovalor complexo da matriz [Martignon]. Este autovalor é chamado raiz latente ou raiz Perron.

Considerando a matriz A , de (0.20) obtém-se que $|A - \lambda I| = 0$. Expandindo-se o determinante e denotando $P_0 P_1 P_2 \dots P_r$ por $P_{(r)}$, tem-se a equação

$$\lambda^{k+1} - F_0 \lambda^k - P_0 F_1 \lambda^{k-1} - \dots - P_{(r-1)F_r} \lambda^{k-r} - \dots - P_{k-1} F_k = 0. \quad (0.21)$$

A regra de Descartes diz que o número de mudanças de sinal na equação é igual ao número máximo possível de raízes positivas. Como a equação (0.21) possui apenas uma mudança de sinal, de acordo com essa regra, ela possui apenas uma raiz positiva que será denotada por λ_1 . Esta é a única raiz que interessa, pois é a única que gerará um vetor estável de elementos reais positivos. Como a matriz A é quadrada, não singular, não negativa e irredutível, pelo Teorema de Perron Frobenius, λ_1 é real positiva de multiplicidade 1. Para obter o autovetor associado a λ_1 resolve-se a equação (0.20) para $\lambda = \lambda_1$,

$$\begin{bmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ P_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ n_{2t} \\ n_{3t} \\ \vdots \\ n_{kt} \end{bmatrix} = \lambda_1 \begin{bmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ n_{2t} \\ n_{3t} \\ \vdots \\ n_{kt} \end{bmatrix},$$

ou seja,

$$\begin{cases} P_0 n_{0t} = \lambda_1 n_{1t} \\ P_1 n_{1t} = \lambda_1 n_{2t} \\ \dots \\ P_{k-1} n_{k-1,t} = \lambda_1 n_{kt}. \end{cases}$$

Considerando $n_{0t} = 1$, tem-se

$$n_t = \begin{bmatrix} 1 \\ \frac{P_0}{\lambda_1^t} \\ \frac{P_0^2}{\lambda_1^{2t}} \\ \vdots \\ \frac{P_0^{(k-1)}}{\lambda_1^{(k-1)t}} \end{bmatrix}.$$

Logo, a distribuição etária estável da população é proporcional a n_t .

Na seção a seguir será feita uma transformação de coordenadas de modo a facilitar os cálculos numéricos.

0.12 Transformação do sistema de coordenadas

No sistema de coordenadas original trabalha-se com a matriz A . Ao passar do sistema de coordenadas original para um novo sistema de coordenadas, os vetores de distribuição etária sofrem transformações lineares. Sendo H uma matriz não singular, n o vetor de distribuição etária no sistema original e v o vetor de distribuição etária no novo sistema,

$$n = H^{-1}v. \quad (0.22)$$

Em geral, An_a é outro vetor n_b , sendo n_a e n_b vetores de distribuição etária referidos no sistema de coordenadas original [Leslie, 1945],

$$An_a = n_b. \quad (0.23)$$

Substituindo-se a equação (0.22) na equação (0.23), tem-se $AH^{-1}v_a = H^{-1}v_b$, sendo v_a e v_b vetores de distribuição etária referidos no novo sistema de coordenadas.

Logo, $HAH^{-1}v_a = v_b$.

Denotando HAH^{-1} por B , tem-se $Bv_a = v_b$, observando-se que B operando em v_a é equivalente a A operando em n_a .

Esta transformação é conveniente para a realização dos cálculos numéricos, pois pode-se escolher H de modo que B seja tão simples quanto possível.

Observe-se que as matrizes A e B têm a mesma equação característica. De fato,

$$B - \lambda I = HAH^{-1} - \lambda I$$

$$\begin{aligned}
 &= (HA - \lambda HI)H^{-1} \\
 &= H(A - \lambda I)H^{-1},
 \end{aligned}$$

e portanto,

$$\begin{aligned}
 |B - \lambda I| &= |H(A - \lambda I)H^{-1}| \\
 &= |H||A - \lambda I||H^{-1}| \\
 &= |A - \lambda I|.
 \end{aligned}$$

A seguir será obtido o vetor de distribuição etária estável no novo sistema de coordenadas.

Para isto, se

$$H = \begin{bmatrix} P_{(k-1)} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_{(k-1)}}{P_0} & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \frac{P_{(k-1)}}{P_{(k-2)}} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & \frac{P_{(k-1)}}{P_{(k-2)}} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix},$$

então

$$B = \begin{bmatrix} F_0 & P_0 F_1 & P_{(1)} F_2 & \dots & P_{(k-2)} F_k & P_{(k-1)} F_k \\ 1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 1 & 0 \end{bmatrix}.$$

Da equação (0.20) vem que

$$Bv_t = \lambda v_t$$

e, portanto,

$$|B - \lambda I| = 0$$

Expandindo o determinante acima obtém-se

$$\lambda^{k+1} - F_0 \lambda^k - P_0 F_1 \lambda^{k-1} - \dots - P_{(r-1)} F_r \lambda^{k-r} - \dots - P_{k-1} F_k = 0$$

e observe-se que esta equação é a mesma equação característica da matriz A , (ver equação (0.21)).

Assim, λ_1 é o único autovalor real positivo da equação acima. Para encontrarmos o autovetor associado a λ_1 , resolve-se a equação $Bv_t = \lambda_1 v_t$,

$$Bv_t = \begin{bmatrix} F_0 & P_0 F_1 & P_{(1)} F_2 & \cdots & P_{(k-2)} F_k & P_{(k-1)} F_k \\ 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_{0t} \\ v_{1t} \\ v_{2t} \\ v_{3t} \\ \vdots \\ v_{kt} \end{bmatrix}$$

$$= \lambda_1 \begin{bmatrix} v_{0t} \\ v_{1t} \\ v_{2t} \\ v_{3t} \\ \vdots \\ v_{kt} \end{bmatrix} = \lambda_1 v_t,$$

ou seja,

$$\begin{cases} v_{0t} = \lambda_1 v_{1t} \\ v_{1t} = \lambda_1 v_{2t} \\ \dots \\ v_{k-1,t} = \lambda_1 v_{kt}. \end{cases}$$

Obtém-se, assim, o vetor de distribuição etária estável no novo sistema de coordenadas,

$$v_t \propto \begin{bmatrix} \lambda_1^k \\ \lambda_1^{k-1} \\ \vdots \\ \lambda_1 \\ 1 \end{bmatrix}.$$

Para obter-se o vetor estável n_t no sistema de coordenadas original basta pré-multiplicarmos v_t por H^{-1} , como nos mostra a equação (0.22). Portanto,

$$n_t = H^{-1} v_t = \frac{1}{P_{(k-1)}} \begin{bmatrix} \lambda_1^k \\ \lambda_1^{k-1} P_0 \\ \lambda_1^{k-2} P_{(1)} \\ \vdots \\ \lambda_1^2 P_{(k-3)} \\ \lambda_1 P_{(k-2)} \\ P_{(k-1)} \end{bmatrix} \propto \begin{bmatrix} 1 \\ \frac{P_0}{\lambda_1} \\ \frac{P_{(1)}}{\lambda_1^2} \\ \vdots \\ \frac{P_{(k-2)}}{\lambda_1^{k-1}} \\ \frac{P_{(k-1)}}{\lambda_1^k} \end{bmatrix}.$$

Um determinado valor de λ_1 e um dado vetor de distribuição etária estável não determinam uma única matriz de projeção. Duas matrizes de projeção diferentes

podem ter o mesmo λ_1 e o mesmo vetor estável. O valor das outras raízes, as quais são diferentes, afeta o tempo necessário para que a população alcance a estabilidade. Pielou [Pielou, 1977] afirma que a população governada pela matriz que possuir menor módulo das raízes complexas atingirá a estabilidade mais rápido que as outras.

0.13 Relação entre a forma canônica de B e o vetor coluna $L_x m_x$

O processo anterior de mudar o sistema de coordenadas não é difícil, porém é trabalhoso e tedioso, principalmente se a matriz possuir uma ordem grande. A primeira linha da matriz B pode ser obtida de outra forma, por meio do vetor coluna $L_x m_x$. Desde que $P_x = \frac{L_{x+1}}{L_x}$,

$$\begin{aligned} P_0 P_1 P_2 \dots P_x &= \frac{L_1}{L_0} \cdot \frac{L_2}{L_1} \cdot \frac{L_3}{L_2} \dots \frac{L_x}{L_{x-1}} \cdot \frac{L_{x+1}}{L_x} \\ &= \frac{L_{x+1}}{L_0}, \end{aligned}$$

sendo $L_0 = \int_0^1 l_x dx$.

O valor de F_x , já calculado na seção (0.10), refere-se à probabilidade de sobrevivência durante a primeira unidade de vida e à morte de alguns adultos durante o intervalo de tempo $0 - 1$. Então, multiplicar F_x por $P_{(x-1)}$ é análogo à formação da coluna $L_x m_x$.

Até então, tratou-se a dinâmica de populações analiticamente. Devido à dificuldade dos cálculos nesta abordagem, a seguir será tratada a dinâmica populacional por meio de simulações computacionais.

O MODELO PENNA

Há vários modelos utilizados para estudar a dinâmica de populações. Entre eles podem ser citados o modelo Charlesworth, o modelo Partridge-Barton e o Modelo Penna, o qual será utilizado nas simulações. O modelo Charlesworth não é um modelo *Bit-string* e não utiliza as técnicas de Monte Carlo. Ele considera que os indivíduos possuem um código genético dentro do núcleo de todas as suas células e estas se dividem por mitoses que geram duas células-filhas, as quais são a cópia genética da célula-mãe, isto não considerando possíveis mutações aleatórias. O modelo Partridge-Barton foi inicialmente introduzido para ilustrar as teorias de envelhecimento. Para tal, utiliza as técnicas de Monte Carlo. As primeiras simulações de Monte Carlo neste modelo foram feitas por Stauffer e Jan [Bernardes, 1996]. Neste primeiro estudo do modelo, não eram consideradas as mutações hereditárias de uma geração para a seguinte. Não é um modelo de *Bit-string*, o que dificulta sua implementação. O Modelo Penna é de fácil e eficiente implementação por ser um modelo de *Bit-String* e será descrito nesta seção.

O Modelo Penna [Penna, 1995], introduzido em 1995, utiliza as técnicas de Monte Carlo [Oliveira, 1991] para tratar diferentes aspectos referentes ao envelhecimento biológico. Este modelo é baseado na teoria de acúmulo de mutações, segundo a qual o envelhecimento, processo de decréscimo das habilidades funcionais do indivíduo, é uma consequência do balanço entre o acúmulo de mutações deletérias, isto é maléficas, e a seleção natural. Desde a sua introdução, vários problemas relacionados à idade, tais como a senescência catastrófica do salmão do Pacífico [Penna & Oliveira, 1995, Penna et al, 1995], o desaparecimento do bacalhau na Costa Atlântica da América do

Norte [Penna et al, 2002], a longevidade das árvores [Menezes et al, 1996], o rompimento social dos lobos do Alasca [Feingold, 1996], as vantagens do sexo [Bernardes, 1996], seleção sexual [Martins & Penna, 1998], entre outros, foram tratados utilizando este modelo. Embora tenha sido idealizado para fácil e eficiente implementação em computadores, resultados analíticos já foram publicados [Pizza, 1997].

Na versão assexuada do Modelo Penna, cada indivíduo de uma população de tamanho $N(t)$, sendo t uma etapa temporal, é representado por uma palavra computacional de 32 bits, a qual é interpretada como o seu "genótipo". Esta palavra contém informações de quando o efeito de uma mutação deletéria estará presente (bit setado em 1) ou não (bit setado em zero) durante a vida do indivíduo. É assumido que cada bit corresponde a um "ano" do tempo de vida do indivíduo que poderá sobreviver, no máximo, até 31 anos (em modelagem computacional a unidade temporal é arbitrária, dependendo da situação que se deseja modelar). Assim, a idade é uma variável discreta que varia de 0 a 31 anos. Se, na idade i da vida do indivíduo, o i -ésimo bit no "genótipo" for 1, ele sofrerá os efeitos de uma mutação deletéria naquele e em todos os anos seguintes da sua vida. Um indivíduo permanecerá vivo enquanto o número de mutações deletérias até a sua idade atual for menor que um limiar T . As mutações são introduzidas aleatoriamente por meio dos bits em algum lugar do "genótipo" o qual indica a idade a partir da qual o indivíduo sofrerá os efeitos da mutação.

Quando o indivíduo atinge a idade mínima de reprodução, RM , ele poderá gerar B filhos com dada probabilidade a cada idade adicional, inclusive na idade RM . O "genótipo" de cada filho difere do "genótipo" do pai por M bits selecionados aleatoriamente. Se um bit, dentre os M escolhidos, for zero no "genótipo" do pai, ele passará a ser 1 no "genótipo" do filho. Por outro lado, se for 1 no "genótipo" do pai, ele permanecerá 1 no "genótipo" do filho. Desta forma, apenas mutações prejudiciais são consideradas.

Para manter o tamanho populacional dentro dos limites de memória computacional, bem como para modelar as restrições ambientais, tais como espaço e

alimento, é incluído o fator de Verhulst. A cada etapa temporal t , a probabilidade do indivíduo sobreviver é dada por

$$P_i(t) = 1 - \frac{N(t)}{N_{max}}, \quad (0.24)$$

sendo $N(t)$ o tamanho da população no tempo t , e N_{max} a capacidade de carga do ambiente, ou seja, o número máximo de indivíduos que o ambiente suporta devido às restrições de espaço e alimento. Esta equação está de acordo com a equação (0.15), sendo $g(N(t)) = 1 - \frac{N(t)}{N_{max}} = 1 - \frac{N(t)}{K}$. Após todos os indivíduos terem sido testados para reprodução e morte, uma etapa temporal é concluída.

Assim, o processo evolutivo ocorre da seguinte forma: primeiro define-se o tamanho inicial $N(0) = n$ da população, sendo que inicialmente todos os indivíduos podem apresentar "genótipo limpo", isto é, livre de mutações deletérias. Estes indivíduos crescem e sobrevivem a cada intervalo de tempo com probabilidade P_i dada pela equação (0.24). É feita uma contagem do número de mutações deletérias existentes no "genótipo" do indivíduo até a idade em que ele se encontra, não sendo contadas as mutações que aparecerão em idades mais avançadas. Se este número é igual ao número máximo permitido (T), o indivíduo morre; caso contrário, ele sobreviverá à próxima unidade de tempo. Se a idade do indivíduo for maior ou igual à idade mínima de reprodução (RM), ele gerará B filhos com dada probabilidade e o "genótipo" destes filhos é, na melhor hipótese, igual ao "genótipo" do pai. O "genótipo" do filho terá, no máximo, uma mutação deletéria a mais que o "genótipo" de seu pai. Se o indivíduo sobreviver até as 31 unidades de idade que correspondem à idade máxima estipulada no programa computacional, ele morrerá na próxima unidade de tempo e o processo continuará através das outras gerações.

Resumindo, o Modelo Penna trabalha com os seguintes parâmetros:

- $N(0) = n$: tamanho inicial da população;
- N_{max} : capacidade de carga do ambiente;
- M : número de mutações;
- T : limite de mutações deletérias;

- *RM*: idade mínima para reprodução;
- *B*: número de filhos por indivíduo a cada reprodução.

Penna assumiu mutações benéficas e malélicas na versão introdutória do modelo [Bernardes, 1996]. Nesta dissertação, trabalhou-se com mutações malélicas, pois parece biologicamente mais natural, desde que mutações deletérias ocorrem com maior probabilidade que as mutações benéficas.

O Modelo Penna, além de ser de fácil implementação, é um modo eficiente de simular dinâmica de população com distribuição etária, desde que cada indivíduo pode ser representado pelo seu "genótipo". O modelo considera, além das mutações deletérias, a pressão da seleção natural durante o processo evolutivo. Simulações com milhões de indivíduos podem ser feitas, as quais podem ser comparadas com tamanhos reais de populações.

SIMULAÇÃO COMPUTACIONAL DO CRESCIMENTO POPULACIONAL DE PULGÕES *Aphis gossypii* Glover(Hemiptera:Aphididae)

Na seção 0.14 deste item, foram descritas as principais observações e resultados obtidos por [Calvo & Fuentes, 1980, Carvalho et al, 2002, Cividanes & Souza, 2003, Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002]. Nas seções seguintes são apresentados os resultados e discussões das simulações em diferentes condições de temperatura, precipitação e considerando diferentes tipos de crisântemos como planta hospedeira, utilizando, para tanto, o Modelo Penna.

0.14 Efeito da temperatura e precipitação sobre o desenvolvimento populacional de pulgões

Vários vegetais utilizados na nutrição humana como fonte de vitaminas sofrem ataques constantes de pragas. Estas pragas provocam debilidades e deformações das plantas, além de serem transmissoras de viroses que podem ser fatais e prejudicar a

comercialização das mesmas.

Diversos estudos são feitos a fim de determinar as variações populacionais destas pragas e, assim, estabelecer um controle biológico das mesmas de modo a reduzir o uso excessivo de tratamentos fitossanitários, favorecer a produção e a comercialização das plantas. Assim, a compreensão da dinâmica de populações das pragas é muito importante para a previsão de seus picos populacionais.

Em temperaturas tropicais, os pulgões são insetos assexuados que, além de transmitirem inúmeras viroses às plantas, atraem, devido à liberação da seiva, formigas e fungos saprófitas que se proliferam e revestem toda a superfície foliar, prejudicando, conseqüentemente, a sua comercialização. Há uma correlação positiva entre o número de pulgões alados e a disseminação de viroses [Calvo & Fuentes, 1980].

Diversos trabalhos de laboratório [Perng, 2002, Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002], [Cividanes & Souza, 2003] e de campo [Calvo & Fuentes, 1980, Carvalho et al, 2002] já foram feitos em diferentes regiões para determinar as flutuações populacionais de pulgões, tais como *Mysus persicae*, *Aphis gossypii*, entre outros, de acordo com as variações climáticas e com o tipo de planta hospedeira.

A partir destes estudos verificou-se que fatores climáticos, tais como temperatura, precipitação, luminosidade, umidade relativa e velocidade do vento afetam o desenvolvimento dos pulgões, alterando a longevidade, a fecundidade (número de filhos), o período reprodutivo e a migração dos mesmos.

No período de novembro de 1997 a outubro de 1998 foi feito um levantamento do número de pulgões (afídeos) alados em cultivos de diversas hortaliças, em uma área experimental do Departamento de Agricultura da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Minas Gerais. Dados climáticos, como temperatura e precipitação pluvial, foram coletados durante o período de amostragem na estação climatológica do campus da UFLA. Diversas espécies de pulgão foram capturadas, dentre elas a espécie *Aphis gossypii* [Carvalho et al, 2002].

Observou-se que os fatores climáticos exerceram influência sobre a densidade

populacional dos pulgões capturados, principalmente a temperatura e a precipitação. Observou-se, ainda, que as precipitações pluviométricas limitam a multiplicação dos pulgões [Carvalho et al, 2002]. No verão, quando as temperaturas são mais altas, esperava-se capturar um grande número de afídeos alados, o que não ocorreu, devido às elevadas precipitações. Assim, nessa região, em temperaturas mais elevadas as chuvas são mais frequentes, inibindo o crescimento populacional dos afídeos alados, devido à dificuldade de migração e ao acúmulo de água nas plantas hospedeiras. As maiores incidências de afídeos alados ocorreram no mês de julho, período mais seco que o verão. A partir disso, concluiu-se que os períodos mais secos favorecem o crescimento populacional destes indivíduos [Carvalho et al, 2002, Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002].

O desenvolvimento populacional de pulgões da espécie *Aphis gossypii* também foi avaliado em condições de laboratório [Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002]. O experimento foi conduzido no Laboratório de Biologia de Insetos do Departamento de Entomologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA). Os pulgões foram mantidos sob temperaturas constantes de 15°C, 20°C, 25°C e 30°C e alimentados com folhas de cultivares de três tipos de crisântemos: Yellow Snowdon, White Reagan e Dark Splendid Reagan. Para cada temperatura foram utilizados três recipientes, sendo um para cada cultivar de crisântemo destinado à criação dos adultos. Observou-se que, a 25°C e a 30°C, a duração da fase imatura dos pulgões foi menor e concluiu-se que estas temperaturas são as mais favoráveis ao desenvolvimento das fases imaturas de *Aphis gossypii* em relação às condições experimentais. Os pulgões apresentaram maior sobrevivência na fase imatura quando mantidos na cultivar Yellow Snowdon. Segundo Soglia et al [Soglia et al, 2002], a duração média do tempo necessário para o pulgão atingir a fase adulta não foi influenciada pelas cultivares de crisântemos estudadas, porém, foi significativamente afetada pela temperatura. Sob temperaturas de 15°C, 20°C, 25°C e 30°C, estes períodos foram de 13, 5; 6, 9; 5, 6 e 5, 0 dias, respectivamente.

O período reprodutivo das fêmeas de *Aphis gossypii* decresceu com o aumento da temperatura nas três cultivares estudadas (Tabela 1).

A fecundidade total das fêmeas também foi afetada pela temperatura [Soglia et al, 2003]. A máxima fecundidade diária foi obtida a 25°C, nas três cultivares e as menores fecundidades diárias foram observadas nas temperaturas de 15°C e 30°C (Tabela 2). Observou-se uma diferença significativa na fecundidade total das fêmeas na cultivar Yellow Snowdon em relação às outras, obtendo-se uma maior produção nesta cultivar.

A temperatura também exerceu influência significativa na longevidade das fêmeas de *Aphis gossypii*, a qual decresceu com o aumento da temperatura (Tabela 3). A 25°C e 30°C a longevidade foi significativamente menor. Os valores obtidos permitiram dizer que, de certa forma, a longevidade também é influenciada pela planta hospedeira.

A partir dos dados experimentais tratados estatisticamente, utilizando-se o teste de Scott-Knott, ao nível de 5% de confiança, foram obtidas, por regressão, as equações

$$(YS) y = -0,1x^2 + 2,8x - 7,3 \quad (0.25)$$

$$(WR) y = -1,02x + 33,8 \quad (0.26)$$

$$(DSR) y = -0,9x + 31,4 \quad (0.27)$$

para a duração do período reprodutivo em função da temperatura;

$$(YS) y = -0,02x^2 + 0,99x - 8,24 \quad (0.28)$$

$$(WR) y = -0,02x^2 + 1,15x - 10,48 \quad (0.29)$$

$$(DSR) y = -0,03x^2 + 2,52x - 14,40 \quad (0.30)$$

para a fecundidade em função da temperatura e

$$(YS) y = -1x + 42,5 \quad (0.31)$$

$$(WR) y = -1,97x + 63,64 \quad (0.32)$$

$$(DSR) y = -1,92x + 65,85 \quad (0.33)$$

para a longevidade, em função da temperatura.

Nas seções seguintes será apresentado o modelo proposto para o crescimento populacional de pulgões da espécie *Aphis gossypii*, considerando diferentes hospedeiros e fatores climáticos, tais como temperatura e precipitação.

Cultivar	15°C	20°C	25°C	30°C
Yellow Snowdon	17,5± 0,89	15,2± 1,19	14,3±0,72	3,8± 0,39
White Reagan	18,8± 1,63	12,0± 2,72	10,4±1,43	2,4±0,52
Dark S. Reagan	15,8±1,24	16,2±2,33	9,0±1,59	3,1±0,43

Tabela 1: Duração, em dias (média ± erro padrão), do período reprodutivo de fêmeas de *Aphis gossypii* em função das temperaturas e das cultivares de crisântemo [Soglia et al, 2002]

Cultivar	15°C	20°C	25°C	30°C
Yellow Snowdon	1,8±0,05	2,6±0,14	3,1±0,13	1,7±0,09
White Reagan	1,2±0,1	2,4±0,43	2,8±0,18	1,5±0,19
Dark S. Reagan	1,2±0,09	2,3±0,19	3,6±0,18	1,4±0,19

Tabela 2: Fecundidade diária (média ± erro padrão) de fêmeas de *Aphis gossypii*, em função das temperaturas e das cultivares de crisântemo [Soglia et al, 2003]

Cultivar	15°C	20°C	25°C	30°C
Yellow Snowdon	27,9±2,13	21,8±1,92	18,0±0,73	12,5±1,04
White Reagan	40,8±4,46	14,9±3,24	12,5±2,13	8,7±2,13
Dark S. Reagan	38,5±3,34	28,2±5,04	12,0±1,79	11,9±1,39

Tabela 3: Longevidade, em dias (média ± erro padrão), de fêmeas de *Aphis gossypii*, em função das temperaturas e das cultivares de crisântemo [Soglia et al, 2003]

0.15 Simulação a diferentes temperaturas e cultivares utilizando o Modelo Penna

Metodologia

Para simular a evolução temporal de uma população de pulgões da espécie *Aphis gossypii* submetida a diferentes temperaturas e cultivares de crisântemo (Yellow Snowdon, White Reagan e Dark S. Reagan), considerou-se, inicialmente, uma população formada de n indivíduos assexuados cujos genótipos são representados por duas palavras de 32 bits, uma vez que a máxima longevidade observada experimentalmente para os pulgões excede a 31 dias. Neste caso, a máxima idade permitida para um indivíduo da população é 63 dias. A estrutura de idade é inserida por meio do Modelo Penna, no qual assume-se, além da idade mínima (RM), uma idade máxima de reprodução (RX). Para cada temperatura e planta hospedeira, os parâmetros do modelo, tais como idades mínima (RM) e máxima (RX) de reprodução e a fecundidade (B), deveriam ser obtidos a partir das equações (0.25) a (0.33) das referências [Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002]. No entanto, nas equações (0.25), (0.27), (0.28), (0.30) do modelo aparecem valores negativos para o período reprodutivo e fecundidades muito acima daquelas previstas nas Tabelas 1 e 2. Observou-se que existe um erro nestas equações das referências [Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002], uma vez que os valores obtidos não correspondem aos valores tabelados. Dessa forma, para as cultivares Yellow Snowdon (YS) e Dark S. Reagan (DSR), foram ajustadas novas equações, a partir de valores médios dadas por

$$(YS) \quad y = -0,082x^2 + 2,85x - 7,35$$

$$(DSR) \quad y = -0,9x + 3,14$$

para a fecundidade. Nas Tabelas 4, 5 e 6, são apresentados os valores dos parâmetros do modelo.

Parâmetros	15°C	20°C	25°C	30°C
Idade mínima (RM)	13	7	6	5
Idade máxima (RX)	28	22	17	8
Fecundidade (B)	2	3	4	3

Tabela 4: Parâmetros do Modelo Penna para a cultivar Yellow Snowdon, em função das temperaturas

Parâmetros	15°C	20°C	25°C	30°C
Idade mínima (RM)	13	7	6	5
Idade máxima (RX)	30	19	13	7
Fecundidade (B)	2	4	5	6

Tabela 5: Parâmetros do Modelo Penna para a cultivar White Reagan, em função das temperaturas

Parâmetros	15°C	20°C	25°C	30°C
Idade mínima (RM)	13	7	6	5
Idade máxima (RX)	29	19	13	8
Fecundidade (B)	1	2	3	1

Tabela 6: Parâmetros do Modelo Penna para a cultivar Dark S. Reagan, em função das temperaturas

Os outros parâmetros do modelo, os quais independem da temperatura, assumiram, nas simulações, os seguintes valores:

- tamanho inicial da população: $n = 10000$
- capacidade de carga: $N_{max} = 100000$
- número de mutações: $M = 1$
- limite de mutações deletérias: $T = 1$

Em cada simulação, fixado o valor de temperatura e definida a planta hospedeira, todos os indivíduos da população, numa dada etapa temporal t , são testados para reprodução e morte. Se a idade de um indivíduo for maior ou igual a RM e menor ou igual a RX , ele gera B filhos (assume-se uma probabilidade de 100% para a reprodução). Após ser testado para reprodução, o indivíduo que em sua idade atual possuir um número de mutações deletérias menor que o limiar T , sobreviverá com uma probabilidade dada pelo fator de Verhustt. Caso o indivíduo sobreviva, sua idade é aumentada de uma unidade.

Após todos os indivíduos terem sido testados para reprodução e morte, o tempo é incrementado de uma unidade (um dia).

Uma quantidade de interesse em nossas simulações é a taxa de sobrevivência, definida, de acordo com a seção 0.10, como

$$q_x = \frac{n_{x,t}}{n_{x-1,t-1}}, \quad (0.34)$$

sendo q_x a taxa de sobrevivência à idade x e $n_{x,t}$ ($n_{x-1,t-1}$) o número de indivíduos com idade x ($x - 1$) no tempo t ($t - 1$).

Resultados e discussões

Nos gráficos da Figura 1, pode-se observar que, a 15°C, a população estabiliza em um tamanho menor. Aumentando-se a temperatura para 20°C e, posteriormente, para 25°C, a população estabiliza em tamanhos maiores. Já a 30°C, observa-se que a população diminui, exceto na cultivar White Reagan. Dessa forma, pode-se dizer que a temperatura de 25°C é a mais favorável ao desenvolvimento populacional dos pulgões, para as três cultivares, como já observado experimentalmente.

Como se pode observar nos gráficos da Figura 2, o modelo proposto reproduz as variações na longevidade em função da temperatura. Quando considerado o crisântemo White Reagan como planta hospedeira, o modelo reproduz ainda, exceto a 15°C, longevidades dentro do intervalo obtido experimentalmente, o que não ocorre quando consideradas as cultivares Yellow Snowdon e Dark S. Reagan. É possível que os resultados com as referidas cultivares tenham sido prejudicados por um ajuste de curvas não adequado. Ressaltamos que nesta simulação foi feita uma análise quantitativa comparando as longevidades obtidas com os intervalos experimentais dados em [Soglia et al, 2003].

À temperatura de 15°C, no caso da White Reagan e da Dark S. Reagan, as longevidades obtidas experimentalmente para os pulgões são superiores à idade máxima de reprodução RX , situação esta não reproduzida pelo modelo. Isto pode ser explicado pelo fato de que, no Modelo Penna (versão assexuada), os indivíduos sempre apresentam $T - 1$ mutações deletérias antes da idade mínima de reprodução, como observado na referência [Oliveira et al, 2004]. Dessa forma, o limite T para as mutações deletérias resulta em longevidades menores que as esperadas experimentalmente.

Na Figura 3, é apresentado o gráfico da longevidade em função da temperatura, considerando a cultivar White Reagan. Os dados foram ajustados pela equação $y = 43,8 - 1,28x$, sendo y a longevidade e x a temperatura.

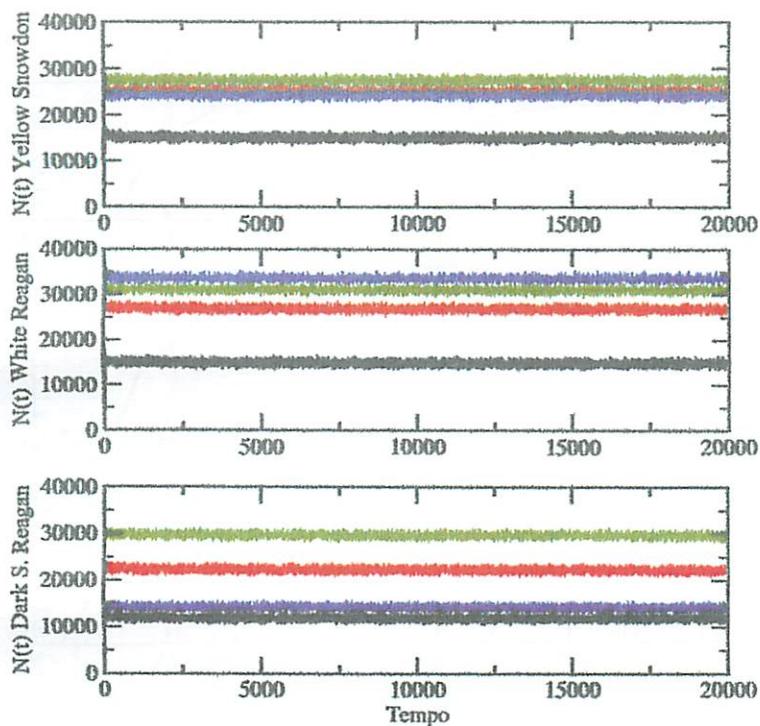


Figura 1: Tamanho populacional de pulgões *Aphis gossypii* em temperaturas de 15°C (preto), 20°C (vermelho), 25°C (verde) e 30°C (azul), alimentados com diferentes crisântemos: Yelow Snowdon, White Reagan e Dark S. Reagan. Simulação até 20.000 etapas temporais

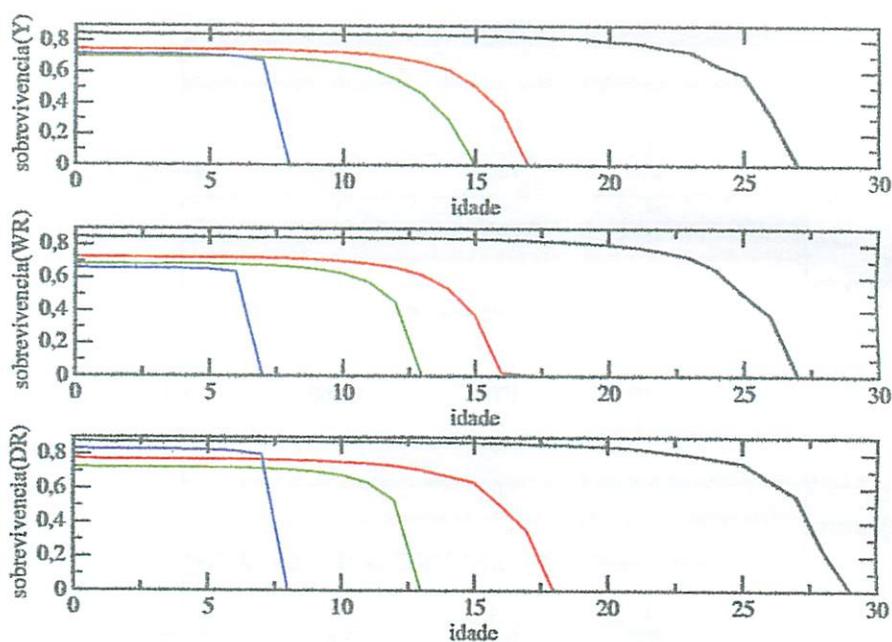


Figura 2: Sobrevivência de pulgões *Aphis gossypii*, em temperaturas de 15°C (preto), 20°C (vermelho), 25°C (verde) e 30°C (azul), alimentados com diferentes crisântemos: Yelow Snowdon, White Reagan e Dark S. Reagan. Simulação até 20.000 etapas temporais

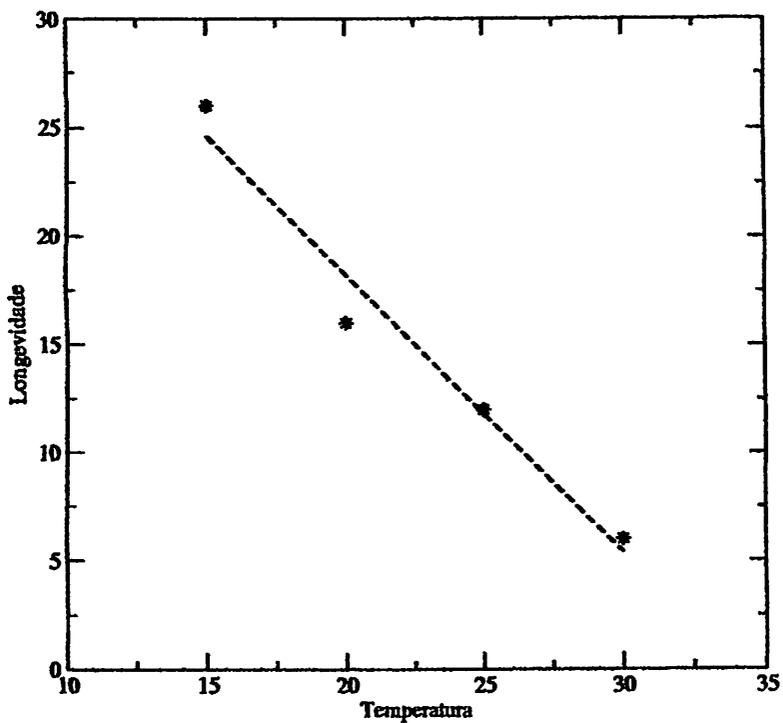


Figura 3: Longevidade de pulgões *Aphis gossypii* em relação à cultivar White Reagan, em função da temperatura. A curva tracejada representa o ajuste linear dos dados. Simulação até 20.000 etapas temporais

0.16 Simulação a diferentes temperaturas e cultivares, utilizando o Modelo Penna modificado

Metodologia

Na tentativa de solucionar a questão da longevidade, adotou-se uma versão diferente para o Modelo Penna, inspirada em alterações já propostas na referência [Oliveira et al, 2004]. Na versão original do modelo existe um fator de morte aleatório e dependente do tempo, conhecido como fator de Verhulst. Na versão proposta para o modelo foi introduzido um novo fator de Verhulst, que depende do número de mutações deletérias do indivíduo em sua idade atual [Oliveira et al, 2004], mut , dado por

$$V_i = \frac{N(t)}{N_{max} f_i(mut)}, \quad (0.35)$$

sendo $f_i(mut) = \frac{1}{m^{mut}}$, sendo m um parâmetro. Dessa forma, se um indivíduo não possui mutações deletérias acumuladas até a sua idade atual, ele poderá morrer com uma probabilidade dada pelo fator de Verhulst padrão ou por atingir a idade de 63 dias. Assim sendo, não mais existe um limite superior permitido para as mutações deletérias, tal como ocorria na versão original do Modelo Penna. Nesta simulação, foram mantidos os mesmos valores dos parâmetros da simulação anterior e adotou-se $m = 1,06$. Por questões já levantadas, considerou-se apenas a cultivar White Reagan como planta hospedeira. Os resultados obtidos com o Modelo Penna modificado são apresentados a seguir.

Resultados e discussões

Como se pode observar no gráfico da Figura 4, a questão da longevidade a 15°C foi praticamente resolvida. No entanto, para temperaturas maiores, as curvas de sobrevivência estão muito longe do que se espera. A situação requer, então, uma análise mais cuidadosa.

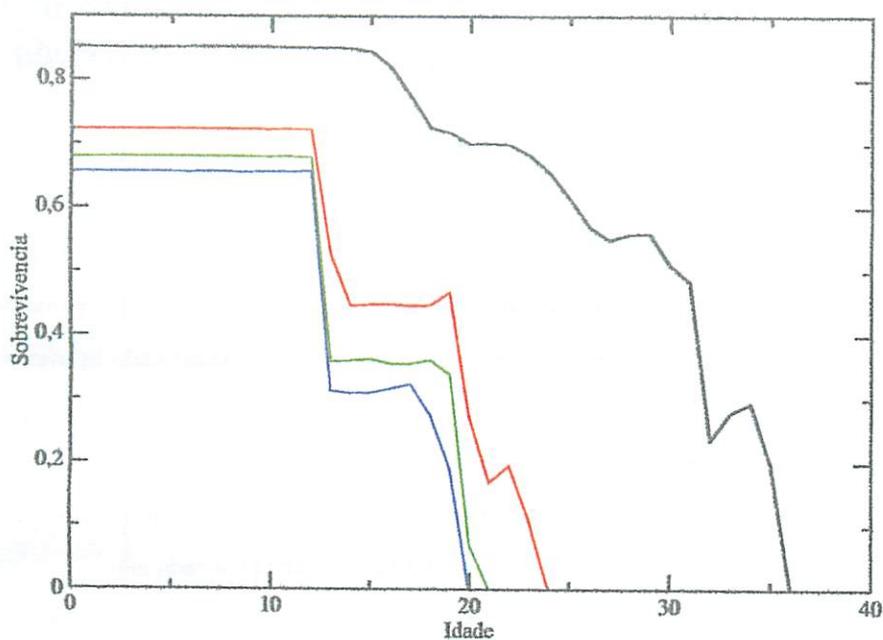


Figura 4: Sobrevivência de pulgões *Aphis gossypii*, em temperaturas de 15°C (preto), 20°C (vermelho), 25°C (verde) e 30°C (azul), alimentados com crisântemo White Reagan. Simulação até 20.000 etapas temporais.

0.17 Simulação computacional do crescimento populacional de pulgões *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae), sob diferentes temperaturas e precipitações pluviométricas

Metodologia

Para simular o crescimento populacional de pulgões *Aphis gossypii* em ambiente natural, foram considerados os parâmetros referentes à planta hospedeira Yellow Snowdon e o Modelo Penna em sua versão usual, uma vez que está-se interessado apenas na evolução temporal da população. Os dados referentes à temperatura e à precipitação, no período de novembro de 1997 a outubro de 1998 na cidade de Lavras, são apresentados na Tabela 7. Uma vez que cada etapa temporal nessas simulações é medida em dias [Carvalho et al, 2002], considerou-se a precipitação média diária em cada mês.

Simbrou-se a evolução temporal da população de $t = 0$ a $t = 360$ dias. Os valores de temperatura e precipitação assumiram, em cada etapa temporal, os valores apresentados na Tabela 7. Como a temperatura varia com o tempo, os parâmetros do modelo dependentes da temperatura foram ajustados a partir dos dados experimentais das referências [Soglia et al, 2003, Soglia et al, 2002], pelas seguintes equações

$$RM(\theta) = 106,5 - 11,607 \theta + 0,446 \theta^2 - 0,005733 \theta^3 \quad (0.36)$$

$$RX(\theta) = 149 - 19,233 \theta + 0,92 \theta^2 - 0,014667 \theta^3 \quad (0.37)$$

$$B(\theta) = -7 + 0,9 \theta - 0,02 \theta^2, \quad (0.38)$$

sendo θ a temperatura.

Considerando que a precipitação é um fator climático que afeta a sobrevivência e o desenvolvimento dos pulgões, limitando assim o crescimento populacional, acrescentou-se ao modelo uma probabilidade de morte, devido à precipitação (Figura 5), a qual foi ajustada por $y = \frac{0,35}{2+5e^{-4(x-1)}} - 0,0013$ sendo y a probabilidade de morte e x a precipitação média por dia.

Tabela 7: Valores de temperatura e precipitação, de novembro de 1997 a outubro de 1998, em Lavras, MG [Carvalho et al, 2002]

Meses	Temporária	Temporária	Temporária	Temporária	Temporária	Temporária
Nov	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90	23	183	6
Dec	(1)	(2)	(3)	23	257	9
Jan	(1)	(2)	(3)	23	150	5
Feb	(4)	(5)	(6)	24	143	5
Mar	(4)	(5)	(6)	24	143	5
Apr	(4)	(5)	(6)	21	36	1
Mai	(7)	(8)	(9)	18	15	17
Jun	(7)	(8)	(9)	18	15	17
Jul	(7)	(8)	(9)	17	0	0
Aug	(10)	(11)	(12)	20	22	207
Sep	(10)	(11)	(12)	20	21	20
Out	(10)	(11)	(12)	20	21	20
Etapa temporal(t)	271 ≤ t ≤ 300	301 ≤ t ≤ 330	331 ≤ t ≤ 360	271 ≤ t ≤ 300	301 ≤ t ≤ 330	331 ≤ t ≤ 360
Meses	Ago	Sep	Out	Ago	Sep	Out
Temporária	20	21	20	20	21	20
Precipitação	54	22	207	54	22	207
Precipitação	54	22	207	54	22	207
Temporária	2	1	7	2	1	7
Etapa temporal(t)	181 ≤ t ≤ 210	211 ≤ t ≤ 240	241 ≤ t ≤ 270	181 ≤ t ≤ 210	211 ≤ t ≤ 240	241 ≤ t ≤ 270
Meses	Mai	Jun	Jul	Mai	Jun	Jul
Temporária	181 ≤ t ≤ 210	211 ≤ t ≤ 240	241 ≤ t ≤ 270	181 ≤ t ≤ 210	211 ≤ t ≤ 240	241 ≤ t ≤ 270
Precipitação	71	0	0	71	0	0
Precipitação	71	0	0	71	0	0
Temporária	2	0	0	2	0	0
Etapa temporal(t)	91 ≤ t ≤ 120	121 ≤ t ≤ 150	151 ≤ t ≤ 180	91 ≤ t ≤ 120	121 ≤ t ≤ 150	151 ≤ t ≤ 180
Meses	Rev	Mar	Apr	Rev	Mar	Apr
Temporária	91 ≤ t ≤ 120	121 ≤ t ≤ 150	151 ≤ t ≤ 180	91 ≤ t ≤ 120	121 ≤ t ≤ 150	151 ≤ t ≤ 180
Precipitação	158	143	36	158	143	36
Precipitação	158	143	36	158	143	36
Temporária	5	5	1	5	5	1
Etapa temporal(t)	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90
Meses	Nov	Dec	Jan	Nov	Dec	Jan
Temporária	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90
Precipitação	183	257	150	183	257	150
Precipitação	183	257	150	183	257	150
Temporária	6	9	5	6	9	5
Etapa temporal(t)	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90	0 ≤ t ≤ 30	31 ≤ t ≤ 60	61 ≤ t ≤ 90
Meses	Nov	Dec	Jan	Nov	Dec	Jan

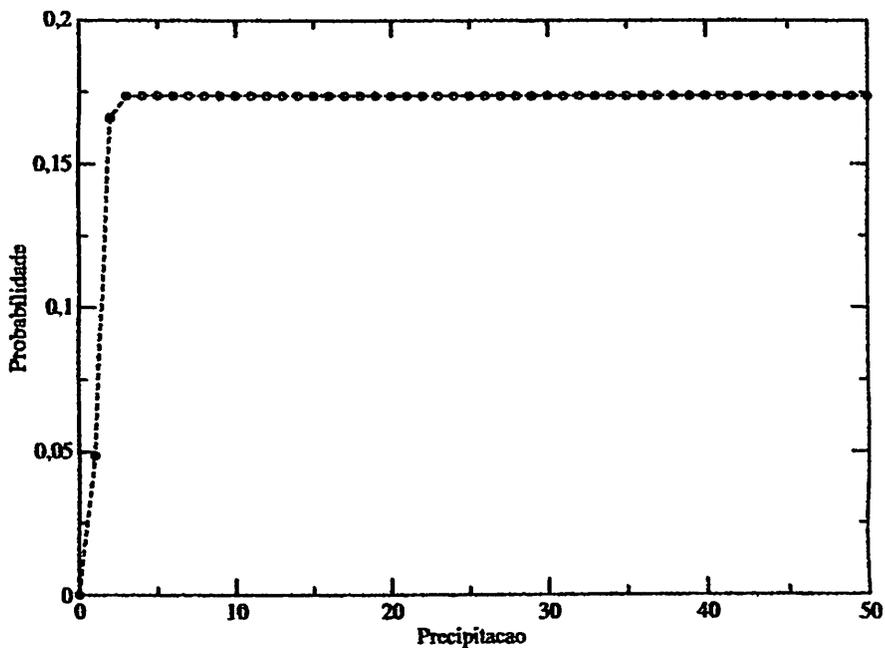


Figura 5: Probabilidade da população reduzir, em função da precipitação. Curva aproximada pela logística $y = \frac{0,35}{2+5e^{-4(x-1)}} - 0,0013$.

Resultados e discussões

Dos resultados obtidos (Figura 6) observou-se uma correlação negativa ($\rho = -0,437$) entre a precipitação pluviométrica e o número de fêmeas, visto que a precipitação é um fator que reduz o crescimento populacional dos pulgões. Entre a temperatura e o número de fêmeas, e entre a temperatura e a precipitação, as correlações obtidas foram $\rho = -0,398$ e $\rho = 0,707$, respectivamente. Este resultado é razoável, visto que, em Lavras, chove mais quando as temperaturas são maiores.

No mês de julho, obteve-se um aumento significativo do número de indivíduos em relação aos meses anteriores, devido aos baixos valores da temperatura e da precipitação. No mês de agosto, o número de indivíduos diminuiu em relação ao mês de julho, pois a temperatura e a precipitação de agosto foram maiores que em julho. Os resultados obtidos até o mês de agosto concordam com os obtidos experimentalmente na referência [Carvalho et al, 2002]. Porém, no mês de setembro, o número de indivíduos aumentou, contrariando o resultado obtido na referência citada. Este aumento, de acordo com o modelo, pode ser explicado pela redução da precipitação neste mês em relação ao mês anterior e elevação da temperatura. No mês de outubro, o número de indivíduos diminuiu em relação ao mês de setembro, conforme ocorreu na referência [Carvalho et al, 2002], pois houve um aumento significativo da precipitação. Ressaltamos que nesta simulação foi feita uma análise qualitativa dos resultados.

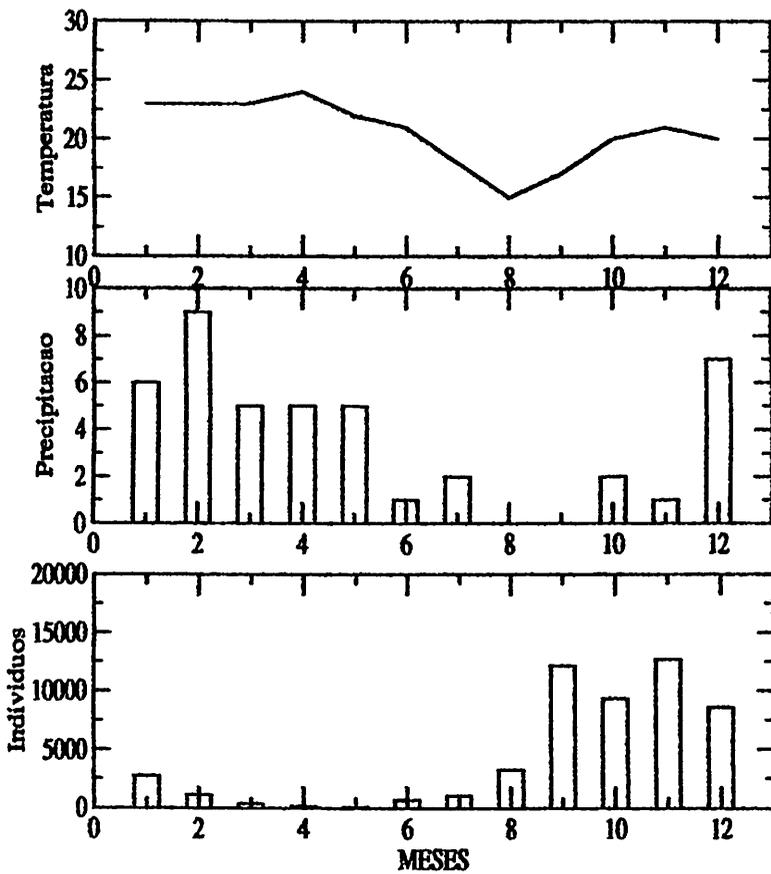


Figura 6: Valores de temperatura, precipitação e número de indivíduos, de novembro de 1997 a outubro de 1998, em Lavras, Minas Gerais.

CONCLUSÕES

- O Modelo Penna reproduz as variações na longevidade em função da temperatura.
- O Modelo Penna não reproduz longevidades maiores que a máxima idade de reprodução.
- O Modelo Penna modificado reproduz longevidades acima da máxima idade de reprodução, porém, a 20°C, 25°C e 30°C, estas longevidades estão fora do intervalo considerado.
- O Modelo Penna reproduz as flutuações populacionais em função da temperatura e da precipitação quando inserida uma probabilidade de morte devido à precipitação.
- Este mesmo estudo poderá ser feito para outras espécies de pulgões, em diferentes plantas hospedeiras. Fatores climáticos, tais como velocidade do vento e umidade relativa, poderão ser considerados para avaliar o desenvolvimento populacional destas pragas.

Referências Bibliográficas

- [Bastos et al, 1989] BASTOS, A. MOURÃO; FILHO, ÁLVARO S. L.; NERY, FERNANDO; MANNHEIMER, PAULO H.; FARIAS, ALEXANDRE S. P. Linguagem C : programação e aplicações / Módulo Consultoria e Informática. Rio de Janeiro: LTC, 1989.
- [Bernardes, 1996] BERNARDES, A. T. Monte carlo simulations of biological ageing. *Annual Reviews of Computational Physics*, London, v.4, p.359-395, 1996.
- [Boyce & Dprima, 1977] BOYCE, W. E.; DIPRIMA, R. C. Equações diferenciais elementares e problemas de valores de contorno. Rio de Janeiro: Guanabara, 1977.
- [Calvo & Fuentes, 1980] CALVO, C. E.; FUENTES, G. Fluctuacion de la poblacion del afido *Mysus persicae* (Sulzer), en un bosque humedo premontano, alajuela, Costa Rica. *Agonomia Costarricense*, San José, v.4, n.1, p.15-19, 1980.
- [Carvalho et al, 2002] CARVALHO, L. M.; BUENO, V. H. P.; MARTINEZ, R. P. Levantamento de afídeos alados em plantas hortícolas em Lavras-MG. *Ciência e Agrotecnologia*, Lavras, v.26, n.3, p.523-532, maio/jun. 2002.
- [Cividanes & Souza, 2003] CIVIDANES, F. J.; SOUZA, V. P. Exigências térmicas e tabelas de vida de fertilidade de *Mysus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) em laboratório. *Neotropical Entomology*, Londrina, v.32, n.3, p.413-419, July/Sept. 2003.
- [Feingold, 1996] FEINGOLD, S.J. Monte Carlo simulation of Alaska wolf survival. *Physica A*, Amsterdam, v.231, n.4, p.499-503, Oct. 1996.
- [Leslie, 1945] LESLIE, P. H. The use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, London, v.35, n.3, p.213-245, Dec. 1945.
- [Ma et al, 2004]
- [Martignon] MARTIGNON, L. Matrizes positivas. In: COLÓQUIO BRASILEIRO DE MATEMÁTICA, 16, Rio de Janeiro.

- [Martins & Penna, 1998] MARTINS, S. G. F.; PENNA, T. J. P. Computer simulation of sexual selection on age-structured populations. *International Journal of Modern Physics C*, Singapore, v.9, n.3, p.491, May 1998.
- [Menezes et al, 1996] MENEZES, M. A.; RACCO, A.; PENNA, T.J.P. Why trees live longer. *Physica A*, Amsterdam, v.233, n.1/2, p.221-225, Nov. 1996.
- [Mood et al, 1974] MOOD, A. M.; GRAYBILL, F. A.; BOES, D. C. *Introduction to the theory of statistics*. Tóquio: McGraw-Hill, 1974. (McGraw-Hill Series in Probability and Statistics).
- [Oliveira,1991] OLIVEIRA, P. M. C de. *Computing Boolean Statistical Models* Singapore: World Scientific, 1991.
- [Oliveira et al, 2004] OLIVEIRA, S. M. de; STAUFFER, D.; OLIVEIRA, P. M. C. de; MARTINS, J. S. S. Positive mutations and mutation-dependent Verhulst factor in Penna ageing model. *Physica A*, Amsterdam, v.332, n.1, p.280-386, Feb. 2004.
- [Penna, 1995] PENNA, T. J. P. A bit-string model for biological aging. *Journal of Statistical Physics*, New York, v.78, n.5/6, p1629-1633, Mar. 1995.
- [Penna & Oliveira, 1995] PENNA,T.J.P.; OLIVEIRA, S. M. MOSS de. Exact results of the Bit-String model for catastrophic senescence. *Journal of Physique*, Les Ulis, v.15, n.12, p.1697-1703, Dec. 1995.
- [Penna et al, 1995] PENNA,T.J.P.; OLIVEIRA, S. M. MOSS de; STAUFFER, D. Mutation accumulation and the catastrophic senescence of the Pacific Salmon *Physical Review E*, College Park, v.52, n.4, p.3309-3312, Oct. 1995.
- [Penna et al, 2002] PENNA,T.J.P.; OLIVEIRA, S. M. MOSS de; STAUFFER, D. Simulation the vanishing of northern cod fish. *Physica A*, Amsterdam, v.215, n.3, p.298-304, May 2002.
- [Perng, 2002] PERNG, J. J. Life history traits of *Aphis gossypii* Glover (Hom.,Aphididae) reared on four widely distributed weeds *Journal of Applied Entomology*, Berlin, v.126, n.2/3, p.97-100, Apr. 2002.
- [Pielou, 1977] PIELOU, E.C. *Mathematical ecology*. New York: John Wiley, 1977.
- [Pizza, 1997] PIZZA, A. F. R. T. Dynamics of the bit-string model of age structured population. *Physica A*, Amsterdam, v.242, n.1/2, p.195-218, Apr./June 1997.
- [Soglia et al, 2003] SOGLIA, M. C. M.; BUENO, V. H. P.; RODRIGUES, S. M. M.; SAMPAIO, M. V. Fecundidade e Longevidade de *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae) em diferentes temperaturas e cultivares comerciais de crisântemo (*Dendranthema grandiflora* Trzelev). *Revista Brasileira de Entomologia*, Curitiba, v.47, n.1, p.49-54, 2003.

[Soglia et al, 2002] SOGLIA, M. C. M.; BUENO, V. H. P.; SAMPAIO, M. V.
Desenvolvimento e sobrevivência de *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae)
em diferentes temperaturas e cultivares comerciais de crisântemo. *Neotropical
Entomology*, Londrina, v.31, n.2, p.211-216, Apr/June 2002.