

Estado da publicação: Não informado pelo autor submissor

Modelos populacionais matriciais (MPMs) aplicados à ecologia: um guia gentil à teoria e prática

Gabriel Silva Santos, Maja Kajin

<https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.3989>

Submetido em: 2022-04-19

Postado em: 2022-05-06 (versão 1)

(AAAA-MM-DD)

1 **Modelos populacionais matriciais (MPMs) aplicados à ecologia: um**
2 **guia gentil à teoria e prática**

3 Matrix population models (MPMs) applied to ecology: a gentle guide from
4 theory to practice

5
6 Gabriel Silva Santos^{1, 2, *} & Maja Kajin^{3, 4}

7
8
9 1 – Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual do Rio
10 de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. Rua São Francisco Xavier, 524, PHLC 220, Maracanã,
11 Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

12 2 – Instituto Nacional da Mata Atlântica, Av. José Ruschi, 4, Centro, Santa Teresa,
13 Espírito Santo, Brasil

14 3 – Department of Zoology, University of Oxford, 11a Mansfield Rd, OX13SZ, Oxford,
15 United Kingdom.

16 4 – University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology, Večna pot 111,
17 1000 Ljubljana, Slovenia.

18

19 * Autor correspondente: ssanto.gabriel@gmail.com

20

21

22 **Abstract**

23 The use of matrix population models (MPMs) to portray the life cycles of organisms is a
24 powerful tool for ecological and evolutionary approaches. However, MPMs have been
25 underutilized, despite their importance in demographic studies. One explanation is that
26 students and young researchers are not encouraged to explore the MPMs' potential.
27 MPMs are often absent in elementary textbooks, and specialized literature can be
28 mathematically challenging, especially if it lacks basic concepts of matrix algebra.
29 Consequently, MPMs' bibliography is limited to a few books, their application is
30 concentrated in the United States and Europe, and errors are not rare in the literature.
31 Here, we advocate broadening the use of structured populations, where individuals
32 contribute to the population growth rate according to their age, sex, or other variables.
33 We present the theoretical development of the MPMs, relevant examples of ecological
34 studies, and their mathematical proprieties. Finally, we offer mathematical formulation
35 and practical exercises in R in the appendices. We conceived this manuscript to be the
36 first stop for those students and researchers interested in entering the literature about
37 MPMs.

38

39 **Keywords:** Demography, elasticity, life-history, population viability analyses.

40

41 **Resumo**

42 Representar matematicamente os ciclos de vidas dos organismos a partir de modelos
43 matriciais (MPMs) tem sido uma ferramenta poderosa para as mais diversas questões
44 ecológicas e evolutivas. Apesar de ser uma ferramenta essencial nos estudos
45 demográficos, os MPMs continuam sendo subutilizados. Uma explicação potencial para
46 a subutilização dos modelos matriciais pode ser o pouco encorajamento de estudantes ou
47 jovens pesquisadores para explorar suas potencialidades. MPMs geralmente não estão
48 presentes nos livros textos básicos em ecologia e a literatura especializada pode ser
49 bastante desafiadora, principalmente quando conceitos básicos de álgebra de matrizes não
50 foram previamente ensinados durante a formação desses pesquisadores. O resultado disso
51 é uma bibliografia restrita, aplicações dos MPMs concentradas nos Estados Unidos e
52 Europa, além de uma literatura com muitos erros conceituais. Apresentar uma introdução
53 gentil aos MPMs parte de uma tentativa de popularizar suas aplicações desde os anos
54 iniciais da formação do pesquisador não familiarizado, seja com a língua inglesa ou com
55 os conceitos matemáticos relativos à essa literatura. Dessa forma, o objetivo aqui é
56 apresentar o ganho em considerar uma população estruturada (aquela em que cada
57 indivíduo contribui para a população de acordo com seu peso, idade, sexo ou outra
58 variável), o desenvolvimento teórico dos MPMs, algumas aplicações relevantes para
59 estudos ecológicos, além das propriedades matemáticas essenciais dos MPMs – muitas
60 das vezes difíceis de serem entendidas. Por fim, oferecemos nos apêndices formulações
61 matemáticas e exercícios práticos no software R. Esperamos que esse manuscrito seja a
62 primeira parada daqueles estudantes e pesquisadores interessados a adentrar na literatura
63 dos modelos populacionais matriciais.

64 **Palavras-chave:** Análise de viabilidade populacional, Demografia, elasticidade, história
65 de vida

67 **Introdução**

68 Imagine um pesquisador interessado em conservar a população de uma espécie
69 ameaçada ou manejar uma população de espécie invasora em uma determinada área de
70 proteção ambiental. Se a espécie é ameaçada e a população está declinando na área de
71 estudo pode haver a necessidade de um manejo no sentido de garantir que a população
72 cresça ou mantenha-se estável, e no caso da proliferação de uma população invasora, pode
73 ser necessário realizar o manejo para removê-la ou controlá-la. Em ambos os casos, o
74 manejo precisa ser feito da maneira mais eficiente possível, uma vez que os recursos
75 financeiros e de pessoal são geralmente limitados.

76 Para que qualquer manejo seja feito de forma eficiente, é necessário compreender
77 o ciclo de vida das espécies de interesse e identificar quais idades ou estágios contribuem
78 mais para o seu crescimento populacional (STARFIELD, 1997; MORRIS & DOAK, 2002). O
79 manejo em estágios diferentes do ciclo de vida das espécies possui resultados diferentes
80 que podem ser otimizados se escolhidos adequadamente (CAMPBELL *et al.*, 2020;
81 ZUCARATTO *et al.*, 2021). Por exemplo, os investimentos para permitir que indivíduos
82 adultos de Chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, uma espécie de salmão da América do
83 Norte, alcancem a cabeceira dos rios para se reproduzir é crítico, uma vez que esses
84 salmões reproduzem uma única vez e depois morrem (KAREIVA *et al.*, 2000). Sendo
85 assim, é impossível, ou pouco provável, que um manejo eficiente desconsidere o retorno
86 desses salmões às cabeceiras dos rios (KAREIVA *et al.*, 2000). Por outro lado, em espécies
87 com vida longa e múltiplos eventos reprodutivos, como é o caso de tartarugas marinhas,
88 diferentes propostas de manejo podem ser realizadas focando em diferentes partes do
89 ciclo de vida dessas espécies (CROUSE *et al.*, 1987; CUDDINGTON *et al.*, 2013).

90 Para diversas espécies o manejo só é possível, ou economicamente viável, em
91 estágios específicos do ciclo de vida. Voltando ao caso das tartarugas marinhas. Mesmo
92 que medidas de proteção com focos em diferentes estágios de vida sejam possíveis (*i.e.*
93 ovos, filhotes, jovens e adultos), o monitoramento e proteção dos ninhos tem sido a
94 estratégia mais adotada. Apesar disso, é bem conhecido que apenas um número bastante
95 baixo de filhotes chegará a fase reprodutiva para contribuir ativamente para o crescimento
96 populacional (*e.g.* < 0,01% para tartaruga cabeçuda *Caretta caretta*) (FRAZER, 1986).
97 Apesar de não ser a estratégia que necessariamente tenha o maior retorno *per capita* para
98 a população, provavelmente essa é a estratégia mais adotada pela sua facilidade e baixo
99 investimento necessário, quando comparada com a proteção de indivíduos adultos que se
100 dispersam pelo oceano e requerem esforços internacionais de conservação (CROUSE *et*
101 *al.*, 1987; BENTON & GRANT, 1999; CAMPBELL *et al.*, 2020).

102 Cada fase no ciclo de vida dos indivíduos representa um desafio diferentes à
103 reprodução e sobrevivência (CHARLESWORTH, 1993). Uma forma simples de lidar com os
104 diferentes momentos do ciclo de vida para o crescimento populacional é a partir de
105 representações gráficas desses ciclos, divididos em estágios ontogenéticos ou classes
106 etárias (SILVERTOWN *et al.*, 1993; VAN TIENDEREN, 1995) (Figura 1). Nesses gráficos, a
107 contribuição de cada estágio/classe etária para o próximo é representada por setas,
108 indicando a probabilidade de transição desses indivíduos de um estágio para outro ou o
109 número médio de indivíduos produzidos por cada estágio (Figura 1) (EBERT, 1999). Esse
110 tipo de representação gráfica pode facilmente ser “traduzida” na forma de uma matriz de
111 transição. Essa matriz de transição, geralmente denotada pela letra **A** possui número de
112 linhas e colunas iguais aos estágios/classes etárias do ciclo de vida e cada célula, denotada
113 por a_{ij} , equivale a uma seta da representação gráfica do ciclo de vida. Chamamos então

114 a representação matricial do ciclo de vida de *Modelo Populacional Matricial – MPM*

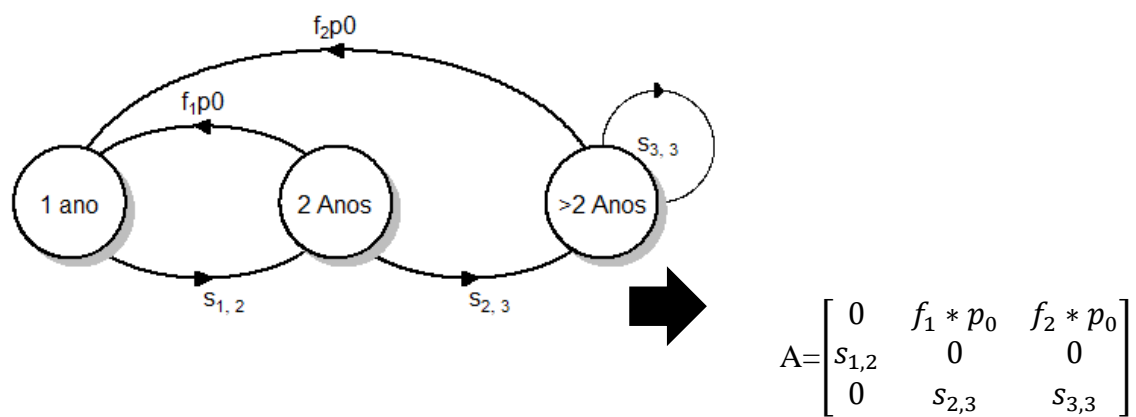
115 (Figura 1).

116

117

118 **Figura 1** – Exemplo de ciclo de vida e sua respectiva representação matricial. À
119 esquerda, ciclo de vida de uma espécie de lontra (*Lontra canadensis*) e à direita sua
120 respectiva representação matricial publicada em (GORMAN *et al.*, 2008). Os nós (círculos)
121 representam as classes etárias e as setas representam as transições entre as classes etárias.
122 As letras *S* e *f* representam a sobrevivência e a reprodução de cada classe etária *i* para *j*
123 respectivamente.

124



126 Os MPMs são uma poderosa ferramenta para sumarizar as complexas histórias de
127 vida e suas respostas à variação ambiental (CASWELL *et al.*, 1997; CRONE *et al.*, 2011;
128 GRIFFITH *et al.*, 2016). Após mais de cinco décadas desde que foram propostas pela
129 primeira vez, diversas abordagens analíticas e extensões do MPMs continuam surgindo
130 para os mais diversos fins (SHYU & CASWELL, 2014; COLCHERO *et al.*, 2019; CAPDEVILA
131 *et al.*, 2020). Apesar dos diversos usos dos MPMs e as inúmeras abordagens que vêm
132 sendo elaboradas, podemos distinguir três categorias de abordagens: 1) *abordagens*
133 *descritivas* (e comparativas) dos atributos da história de vida como longevidade, tempo
134 de geração e estratégia reprodutiva (CRONE *et al.*, 2011; TAYLOR *et al.*, 2011; SALGUERO-
135 GÓMEZ, 2017); 2) *abordagens preditivas* (ou *prospectivas*), geralmente interessadas em
136 modelar a projeção do crescimento populacional para verificar a viabilidade da população
137 em diferentes cenários (DOAK *et al.*, 1994; CARTER *et al.*, 1999; MENGES, 2012;
138 CAMPBELL *et al.*, 2020); e 3) *abordagens retrospectivas*, caracterizando os efeitos
139 ambientais nos parâmetros demográficos (VILLELLAS *et al.*, 2013; McDONALD *et al.*,
140 2017; MALDONADO-CHAPARRO *et al.*, 2018). Essas três abordagens serão explicadas aqui
141 com exemplos práticos (com dados e scripts em R) disponíveis em
142 https://ecosantos.github.io/MPM_Gentil/.

143 Recentemente, os MPMs disponíveis na literatura científica foram organizadas e
144 disponibilizadas para qualquer um interessado (*open-access*) sob um constante processo
145 de atualização e checagem dos dados para plantas (COMPADRE, (SALGUERO-GÓMEZ *et*
146 *al.*, 2015)) e animais (COMADRE, (SALGUERO-GÓMEZ *et al.*, 2016)). Essas bases de
147 dados, em sua 6ª e 4ª edições respectivamente, disponibilizam atualmente mais de 10000
148 matrizes referentes à mais de 1000 estudos de 1125 espécies. O volumoso acervo
149 demográfico disponível nesses bancos de dados, associado à diversas ferramentas para
150 análise dos MPMs, impulsionaram o estudo demográfico para um patamar sem

151 precedentes e um campo fértil de análises comparativas e teste de hipóteses ecológicas e
152 evolutivas (BURNS *et al.*, 2010; GRIFFITH *et al.*, 2016). Apesar dos avanços no estudo
153 demográfico de populações naturais, o uso e análise dos MPMs nunca se estabeleceu de
154 fato nas regiões tropicais, inclusive no Brasil. Enquanto a América do Norte e Europa
155 concentram a maioria dos estudos disponibilizados nas bases de dados COMADRE e
156 COMPADRE, apenas uma pequena proporção é originária da América do Sul (28
157 espécies referente a 24 estudos), com o Brasil representando 6,2% do total de estudos
158 (SALGUERO-GÓMEZ *et al.*, 2015; SALGUERO-GÓMEZ *et al.*, 2016) (apêndice 2).

159 Estudos comparativos com viés de localidade, particularmente submostrando
160 locais com grande diversidade de histórias de vida como as regiões tropicais, podem gerar
161 informações pouco precisas. Isso porque, nem sempre populações em ambientes tropicais
162 e temperados respondem igualmente às mudanças ambientais (FEELEY *et al.*, 2017;
163 SHELDON, 2019). Por exemplo, espécies de plantas e ectotérmicos tropicais parecem ter
164 capacidade reduzida de se adaptar às variações em temperatura (e conseqüentemente às
165 mudanças climáticas) quando comparados com espécies semelhantes em regiões
166 temperadas (GUNDERSON & STILLMAN, 2015; SHELDON, 2019). Resultados como estes
167 reforçam a urgência em preencher as lacunas de informações sobre a demografia e a
168 dinâmica populacional de espécies de diferentes grupos taxonômicos e regiões do globo
169 para melhorar a capacidade de predição e manejo da biodiversidade global frente às
170 mudanças climáticas (FEELEY *et al.*, 2017).

171 Duas possíveis causas para a falta de estudos na região neotropical são: 1) a
172 ausência de treinamento matemático necessário para compreender as técnicas
173 empregadas a partir dos MPMs; e 2) a dificuldade em garantir recursos de forma
174 continuada para projetos de longa duração com foco no monitoramento de uma única
175 população. A primeira causa parece ser um problema geral para pesquisadores no mundo

176 inteiro (NISBET, 2007; ROBINSON *et al.*, 2018), visto que frequentemente está ausente nos
177 livros textos de ecologia (ODUM, 2007; RICKLEFS, 2010), e conseqüentemente na
178 formação inicial da maioria dos pesquisadores (KENDALL *et al.*, 2019). A falta de
179 recursos, por sua vez, é um problema ainda mais severo em países com baixos
180 investimentos em ciência, o que inclui toda a região Neotropical (JORDÃO, 2019).

181 Considerando a lacuna de uso dos MPMs na América Latina, estimular o ensino
182 de técnicas para construção e interpretação dos MPMs para abordar questões ecológicas
183 pode aumentar nossa capacidade de investigar diversas questões ecológicas (Caswell
184 2001, Metcalf and Pavard 2007, Sutherland et al. 2013, Salguero-Gómez et al. 2018). A
185 fim de fornecer um ponto de partida para aqueles que desejam utilizar esses modelos em
186 questões práticas, fornecemos aqui um panorama do estado da arte, exemplos práticos de
187 aplicações documentadas nos apêndices desse manuscrito. Sempre que possível
188 fornecemos os códigos e detalhamos as etapas da análise utilizando o software R. O
189 interesse maior deste trabalho é tornar o uso dos MPMs mais atraente e fornecer um atalho
190 na extensa literatura, que por vezes é densa em matemática e talvez pouco convidativa,
191 para aqueles que decidirem investigar questões ecológicas e/ou evolutivas utilizando
192 esses métodos.

193 **Desenvolvimento histórico e propriedades matemáticas dos MPMs**

194 Modelos populacionais matriciais são uma forma de incorporar matematicamente
195 a estrutura da população. Essa estrutura pode ser na proporção sexual (SHYU & CASWELL,
196 2016; EBERHART-PHILLIPS *et al.*, 2018), genotípica (COULSON *et al.*, 2006; COULSON *et*
197 *al.*, 2010; LANDE *et al.*, 2017) ou mais frequentemente a partir do seu desenvolvimento
198 (estágios ontogenéticos ou classe etária) (SALGUERO-GÓMEZ *et al.*, 2018). Em todos os

199 casos, os mesmos princípios podem ser entendidos como uma extensão da formulação
200 básica de modelos populacionais: o modelo “BIDE” (LEBRETON *et al.*, 2009).

201 Qualquer população pode ser modelada a partir do seu número de indivíduos, N ,
202 iniciais numa amostragem no tempo t , denotado por N_t , e os processos demográficos que
203 ocorrem no intervalo de tempo entre a primeira amostragem, realizada no tempo t e uma
204 segunda amostragem em $t + 1$, denotado por N_{t+1} . Esses processos demográficos são
205 sempre: entrada de novos indivíduos na população, que pode ser por nascimentos (B,
206 *birth* em inglês) ou imigração (I), e a saída de indivíduos nessa população por mortes (D,
207 *death* em inglês) ou emigração (E). Matematicamente podemos então dizer que a
208 população N em $t + 1$ é: $N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$, também referido como modelo BIDE.

209 Diversas vezes é difícil, ou mesmo impossível, quantificar a contribuição da
210 imigração (I) e emigração (E) para o crescimento populacional. Isso porque raramente é
211 possível determinar se um indivíduo morreu ou se deslocou para outra população
212 (emigrou). Da mesma forma, é muito difícil determinar se um indivíduo encontrado
213 naquela população pela primeira vez foi nascido ali ou imigrou de outra área. Também
214 existe o caso em que as imigrações e emigrações podem representar uma fração
215 desprezível da população local em termos de número de indivíduos. À essas populações,
216 onde imigração e emigração podem ser desprezadas, já que seu crescimento populacional
217 é (quase) inteiramente determinado por nascimentos (B) e mortes (D), dá-se o nome de
218 *populações fechadas*. Por exemplo, peixes em pequenos lagos podem representar uma
219 população realmente fechada já que não há imigração ou emigração. Já espécies de baixa
220 mobilidade, a imigração e emigração pode ser tão pouca que se torna desprezível. Essas
221 populações podem ser modeladas então apenas por: $N_{t+1} = N_t + B - D$. A falta de
222 contribuição de informações sobre migração e emigração nos MPMs é mais um problema
223 da dificuldade de estimar esses parâmetros em campo do que de como incluí-los nos

224 MPMs. Dessa forma, para simplificar, iremos assumir aqui que estamos sempre
225 trabalhando com uma população fechada nos exemplos mostrados.

226 Voltando ao modelo populacional BIDE, perceba que utilizando a fórmula N_{t+1}
227 $= N_t + B + I - D - E$, os indivíduos não podem ser diferenciados entre si. Ou seja, todos
228 contribuem da mesma maneira para a população, independente de variação genética,
229 comportamental ou etária. Se estivéssemos modelando a população de uma borboleta, por
230 exemplo, é como se assumíssemos que ovos e lagartas contribuem para a população tanto
231 quanto os indivíduos adultos reprodutivos. Outra possibilidade seria utilizarmos apenas
232 os indivíduos reprodutivamente maduros em nossa contagem, mas assim estaríamos
233 contando com uma pequena fração da verdadeira população. Para algumas questões, há a
234 necessidade de se considerar essas variações. Podemos, portanto, desmembrar a nossa
235 população N em diferentes classes etárias ou estágios ontogenéticos (*e.g.* ovos, lagartas e
236 adultos) que serão denotados por i . Dessa forma teremos um número de indivíduos N em
237 cada estágio i , ou seja N_i (*e.g.* nº de ovos, nº de lagartas e nº de adultos). Esses indivíduos
238 podem ser agrupados não por idade absoluta mas de acordo com as semelhanças nos
239 processos demográficos em determinados períodos (EBERT, 1999). Esses processos
240 demográficos são intuitivamente diferentes se pensarmos em ovos, lagartas e insetos
241 adultos, pois é claro que cada indivíduo experimenta diferentes ambientes e ameaças,
242 além de frequentemente se alimentar de forma bastante diferente em cada uma das fases
243 do seu ciclo de vida. Essa diferença pode não ser tão clara quando construímos modelos
244 matriciais a partir de idades.

245 Para fins de simplicidade, vamos considerar uma população fechada de borboletas
246 monitorada ano após ano. Nesse caso, o número de indivíduos numa segunda amostragem
247 será o resultado da eq. 1.

$$N_{t+1} = N_t + B - D \quad \text{eq. 1}$$

248 Essa mesma equação, que desconsidera que os indivíduos contribuem de forma
 249 diferenciada para o crescimento populacional pode ser estendida para que os processos
 250 demográficos, que ocorrem em cada estágio ontogenético, sejam considerados. Como
 251 estamos assumindo que essa população é fechada – sem imigração e emigração – os
 252 únicos processos demográficos importantes são: a probabilidade de sobrevivência de um
 253 estágio ontogenético para outro, s_i (um ovo se tornar uma lagarta, e uma lagarta um
 254 indivíduo adulto) e a reprodução dos indivíduos adultos f_i . Dessa forma a equação 1 pode
 255 ser estendida da seguinte forma:

$$N_{t+1} = (N_{lagartas,t} * S_{lagartas}) + (N_{adultos,t} * S_{adultos}) + \quad \text{eq. 2}$$

$$(N_{adultos,t} * f_{adultos} * S_{ovos})$$

256 A eq.2 nada mais é do que o número de ovos, lagartas e adultos encontrados na
 257 primeira amostragem, tempo t , e que sobreviveram até nossa segunda amostragem, $t+1$.
 258 A sobrevivência desses indivíduos é representada pelos dois primeiros termos da eq.2:
 259 $(N_{lagartas,t} * S_{lagartas}) + (N_{adultos,t} * S_{adultos})$. Além dos indivíduos que sobreviveram,
 260 também teremos aqueles que nasceram entre a primeira e segunda amostragem t e $t+1$ e
 261 se desenvolveram até o estágio de lagarta, respectivamente. Esses novos indivíduos são
 262 aqueles produzidos pelos indivíduos maduros e são representados pelo último termo da
 263 nossa eq. 2: $(N_{adultos,t} * F_{adultos} * S_{ovos})$. Perceba que, como os ovos geralmente
 264 tiveram tempo suficiente para eclodir entre uma amostragem e outra, as lagartas que
 265 vemos são o resultado daqueles ovos que sobreviveram e eclodiram durante o intervalo
 266 das amostragens (EBERT, 1999). A eq.2 pode então ser expressa no formato de uma matriz
 267 **(A)** que será o nosso MPM, eq. 3.

$$N_{t+1} = \mathbf{A} * N_t, \quad \text{eq. 3}$$

268 ou, seguindo os princípios matemáticos da multiplicação de matrizes (detalhados no
269 apêndice 1), a mesma fórmula pode ser representada em sua forma estendida:

$$\begin{pmatrix} N_{lagartas,t+1} \\ N_{adultos,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & F_{adulto} * S_{ovo} \\ S_{lagarta} & S_{adulto} \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} N_{lagartas,t} \\ N_{adultos,t} \end{pmatrix} \quad \text{eq.4}$$

270

271 A eq. 4 é resolvida através de multiplicação de matrizes como segue abaixo, resultado de novo na
272 eq. 2. O processo de multiplicação de matrizes é melhor exemplificado no apêndice 1.

$$\text{Total adultos em } N_{t+1} \quad N_{adultos,t+1} = (N_{lagartas,t} * S_{lagartas}) + (N_{adultos,t} * S_{adultos})$$

$$\text{Total lagartas em } N_{t+1} \quad N_{lagartas,t+1} = (N_{adultos,t} * f_{adultos} * S_{ovos})$$

$$\text{Total lagartas + adultos} \quad N_{Total,t+1} = N_{adultos,t+1} + N_{lagartas,t+1}$$

(ovos foram ignorados
no total populacional)

ou, escrito de outra forma, nossa eq.2.

$$N_{t+1} = (N_{lagartas,t} * S_{lagartas}) + (N_{adultos,t} * S_{adultos}) + \\ (N_{adultos,t} * f_{adultos} * S_{ovos})$$

273 Transformar os ciclos de vida em modelos matriciais permitiu que a ecologia de
274 populações fizesse uso de diversas técnicas desenvolvidas ao longo dos três séculos de
275 estudo das propriedades algébricas de matrizes (STEWART, 1993). Ainda assim o uso dos
276 MPM permaneceu negligenciado por mais duas décadas até as publicações de Lefkovich
277 (1965) e Keyfitz (1964). Em suas publicações, os autores ampliaram a noção de como os
278 ecólogos e demógrafos poderiam analisar a contribuição dos indivíduos para o
279 crescimento populacional de acordo com as diferentes fases dos seus ciclos de vida
280 (Salguero-Gómez et al. 2015).

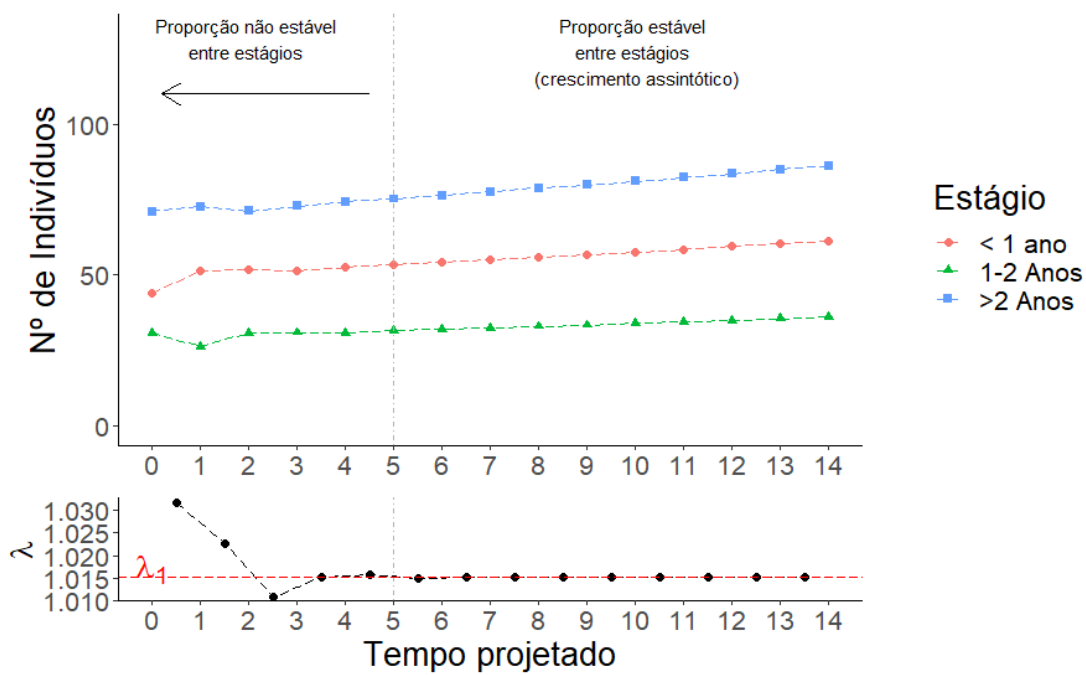
281 Para começarmos a explorar as técnicas aplicadas aos MPMs precisamos primeiro
282 compreender duas medidas clássicas nos modelos populacionais matriciais a qual grande
283 parte das técnicas aplicadas ao manejo e conservação se baseiam: (1) o cálculo do
284 *autovalor dominante* e (2) as *derivadas parciais* dos elementos da matriz. A partir dessas
285 duas métricas, descritas abaixo, uma série de aplicações para a ecologia e evolução são
286 possíveis (CASWELL, 2001). Aqui, resumimos e apresentamos diversas dessas
287 aplicações em tópico próprio a seguir e na tabela 1 do apêndice 1.

288 Para entender os conceitos de autovalor dominante e das derivadas parciais,
289 podemos começar pelo significado biológico do autovalor. Para isso, basta imaginarmos
290 nossa matriz \mathbf{A} apresentada na figura 1 e 2 sendo multiplicada anualmente pelos vetores
291 de abundância N gerados ao longo do tempo t que varia de 1 a 10 anos, ou seja, $N_2 =$
292 $\mathbf{A} * N_1, N_3 = \mathbf{A} * N_2, \dots, N_{10} = \mathbf{A} * N_9$. Se mantivermos nossa matriz \mathbf{A} constante, a
293 população começará a apresentar, em algum momento, uma taxa de crescimento (ou
294 declínio) constante, assim como a proporção de indivíduos em cada idade ou classe etária
295 – também chamada de distribuição etária estável (Figura 18). Ao alcançar esse momento,
296 o crescimento populacional (λ), será sempre exatamente igual ao maior *autovalor*
297 *dominante* da matriz (Figura 2), e é chamado de crescimento assintótico, denotado por
298 λ_1 . A formulação matemática para encontrar o autovalor manualmente é apresentado no
299 apêndice 1 e de forma automatizada no R no apêndice 2.

300 O crescimento populacional pode então ser calculado de duas maneiras distintas
301 (EBERT, 1999): a partir da diferença do tamanho populacional entre uma amostragem e
302 outra (N_{t+1}/N_t), ou a partir do autovalor dominante do MPM. Apesar de em ambos os
303 casos o crescimento populacional ser representado por λ , iremos nos referir ao
304 crescimento assintótico como λ_1 (CASWELL, 2001) (*e.g.* Figura 2).

305 **Figura 2** – Projeção do ciclo de vida de *Lontra canadensis* apresentada na Figura 1 a
 306 partir de um n° inicial aleatório de indivíduos. Acima podemos ver o crescimento no
 307 número de indivíduos em cada classe etária. Abaixo é mostrado o crescimento
 308 populacional calculado a partir de cada ano (N_{t+1}/N_t) comparado com o valor do
 309 crescimento populacional assintótico λ_1 .

310



311

312

313 Se utilizarmos ainda essa mesma matriz **A** que usamos para o cálculo do λ_1 ,
314 qualquer alteração que fizermos nos parâmetros demográficos da nossa população irá
315 gerar uma mudança no crescimento populacional assintótico λ_1 (MORRIS & DOAK, 2002).
316 Ao efeito no λ_1 , gerado por essa mudança, dá-se o nome de *sensibilidade* (MORRIS &
317 DOAK, 2002). A sensibilidade pode ser calculada tanto a partir da derivada parcial dos
318 elementos da matriz (Apêndice 1 e 2), quanto iterativamente, ou seja, realizando
319 manualmente pequenas mudanças e verificando a diferença gerada no valor de λ_1
320 (MORRIS & DOAK, 2002; BIEBER & RUF, 2005) (Apêndice 2).

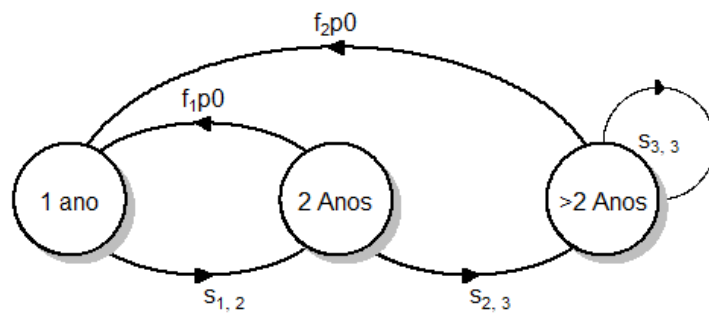
321 Perceba que valores de sensibilidade para parâmetros demográficos diferentes
322 como sobrevivência e fecundidade frequentemente não são comparáveis (VAN
323 TIENDEREN, 1995; VAN TIENDEREN, 2000). Isso ocorre porque, qualquer mudança
324 aplicada à alguma taxa de sobrevivência, que necessariamente varia entre 0 a 1, terá um
325 efeito proporcionalmente muito maior do que se fosse aplicada ao recrutamento, que pode
326 variar de 0 até centenas (de ovos) ou milhares (de sementes) por exemplo. Uma alternativa
327 é reescalonar o efeito dessa contribuição de forma que teremos a contribuição
328 proporcional de um dado parâmetro demográfico. A essa contribuição proporcional dá-
329 se o nome de *elasticidade*, enquanto a sensibilidade seria então a contribuição absoluta.

330 A elasticidade pode ser uma métrica bastante interessante para facilitar a
331 comunicação dos resultados dos modelos matemáticos com os tomadores de decisões.
332 Utilizando a contribuição relativa dos parâmetros demográficos para o crescimento
333 populacional - elasticidade, podemos ter inferências mais intuitivas como por exemplo:
334 se aumentarmos a taxa de sobrevivência de uma espécie ameaçada em 10% teremos um
335 aumento proporcional de X% na taxa de crescimento da população (VAN TIENDEREN
336 1995, 2000) (Figura 3B) (Apêndice 1).

337 **Figura 3** – Exemplo de análise de sensibilidade e elasticidade. Em A ciclo de vida de
 338 *Lontra canadensis* apresentado na Figura 1 agora com os valores dos parâmetros
 339 demográficos estimados. Em B São apresentadas o modelo matricial (MPM) representado
 340 pela letra A, e os respectivos valores de Sensibilidade (S) e Elasticidade (E). Compare a
 341 matriz de sensibilidade com a matriz de elasticidade e perceba que nem sempre os
 342 parâmetros demográficos com maior contribuição absoluta serão aqueles com maior
 343 contribuição proporcional.

344

A



B

$$A = \begin{pmatrix} 1Ano & 2Anos & > 2Anos \\ 0 & 0,17 & 0,65 \\ 0,6 & 0 & 0 \\ 0 & 0,6 & 0,76 \end{pmatrix}$$



$$S = \begin{pmatrix} 1Ano & 2Anos & > 2Anos \\ 0 & 0,10 & 0,25 \\ 0,30 & 0 & 0 \\ 0 & 0,27 & 0,65 \end{pmatrix}$$



$$E = \begin{pmatrix} 1Ano & 2Anos & > 2Anos \\ 0 & 0,20 & 0,16 \\ 0,18 & 0 & 0 \\ 0 & 0,16 & 0,49 \end{pmatrix}$$

345

346

347 Apesar da aparente complexidade, encontrar o autovalor dominante (λ_1) e seus
348 autovetores pode ser feito a mão em matrizes 2 x 2, mas rapidamente se tornam complexas
349 à medida que as dimensões das matrizes aumentam. Alguns exemplos dessas operações
350 são disponibilizados no Apêndice 1 para o cálculo manual e no apêndice 2 as mesmas
351 operações utilizando o software R. Para matrizes maiores e mais complexas, uma série de
352 ferramentas estão disponíveis para esses cálculos, como por exemplo, os pacotes Popbio
353 (STUBBEN & MILLIGAN, 2007), demogR (JONES, 2007) e Popdemo (STOTT *et al.*, 2012)
354 para o software R. Além disso, softwares como MATLAB® e até mesmo o Excel® (com
355 o PopTools - HOOD *et al.* 2010) contam com ferramentas semelhantes. O maior desafio,
356 no entanto, é manter esses pacotes atualizados dado o rápido crescimento de técnicas
357 disponíveis na literatura. Acreditamos que para aqueles estudantes e pesquisadores que
358 queiram se aprofundar uma base de programação e matemática como fornecida aqui será
359 de grande valia para que sejam capazes de navegar rapidamente por essa literatura e
360 métodos que crescem rapidamente.

361 **Aplicações ecológicas: Manejo, conservação e biologia evolutiva**

362 Uma vez compreendidas as propriedades básicas dos MPMs como sensibilidade,
363 elasticidade e autovetores, podemos então partir para a aplicação prática desses princípios
364 nas mais diversas perguntas teóricas e aplicadas dentro da ecologia. Essas aplicações, que
365 podem ser divididas em análises descritivas, prospectivas (projeção) e retrospectiva serão
366 exemplificadas abaixo.

367 *Abordagens comparativas e descrição dos parâmetros de história de vida*

368 Os parâmetros demográficos informados nos MPMs refletem não apenas as
369 respostas às variações ambientais, mas também o longo processo evolutivo em que a
370 seleção natural tem atuado para moldar às estratégias de vida dessas espécies (METCALF

371 & PAVARD, 2007). Existe uma extraordinária diversidade de formas e estratégias de vida
372 na natureza resultando da combinação de diferentes formas de sobreviver e se reproduzir
373 (HEALY *et al.*, 2019). Apesar dessa diversidade de formas e estratégias, nem todas as
374 combinações de reprodução e sobrevivência são possíveis (BAUDISCH, 2011; BAUDISCH
375 & STOTT, 2019). Isso acontece pois existe uma demanda conflitante (*trade-off*) entre a
376 alocação de energia para a manutenção e crescimento dos organismos e sua reprodução,
377 e vice versa (JONES & TULJAPURKAR, 2015). Além da demanda conflitante na alocação
378 da energia, também existem limitações fisiológicas, comportamentais ou morfológicas,
379 que independente da energia direcionada à reprodução, limitam o tamanho da prole por
380 período reprodutivo ou o a duração do intervalo reprodutivo.

381 Apesar da enorme diversidade de histórias de vida existente, toda essa diversidade
382 tem sido satisfatoriamente agrupada em dois eixos principais de história de vida
383 (SALGUERO-GÓMEZ, 2021): *Fast-Slow* (Rápido-Devagar em português) e grau de
384 semelparidade-iteroparidade (PROMISLOW & HARVEY, 1990; DOBSON & OLI, 2007;
385 SALGUERO-GÓMEZ, 2017). No primeiro, o contínuo *Fast-Slow*, os organismos são
386 organizados entre aquelas espécies com rápido amadurecimento e curta longevidade e
387 aqueles com amadurecimento lento e longa longevidade (PROMISLOW & HARVEY, 1990).
388 Plantas anuais e roedores por exemplo seriam incluídos no extremo “Fast” enquanto
389 grandes mamíferos e diversas árvores seriam incluídas no extremo “Slow” desse mesmo
390 contínuo (FISHER *et al.*, 2001; DOBSON & OLI, 2007; JONES, 2011; SALGUERO-GÓMEZ,
391 2017). Um segundo, e não menos importante, eixo das histórias de vida, agrupa as
392 espécies de acordo com seu grau de semelparidade ou iteroparidade (PROMISLOW &
393 HARVEY, 1990; SALGUERO-GÓMEZ, 2017; HEALY *et al.*, 2019). Esse eixo é relativo a
394 como os indivíduos investem sua energia reprodutiva: em um extremo, espécies com um
395 único evento reprodutivo, geralmente seguido da morte do indivíduo e em outro extremo

396 espécies com múltiplos eventos reprodutivos ao longo da vida. Voltando aos nossos
397 exemplos iniciais do ciclo de vida das espécies, podemos classificar a espécie de salmão
398 Chinook *Oncorhynchus sp.* como semélpara, enquanto as tartarugas marinhas com seus
399 múltiplos eventos reprodutivos seriam espécies iteróparas. Existe uma longa literatura à
400 cerca do desenvolvimento teórico e conceitual desses dois eixos descritivos das histórias
401 de vida, de forma que aqui nos interessa apenas contextualizá-lo com o uso dos MPMs.

402 Para organizar as espécies ao longo desses dois eixos de estratégias de vida
403 aspectos das histórias de vida dessas espécies têm sido calculadas a partir dos MPMs,
404 como por exemplo, o tempo de geração, longevidade, idade da primeira reprodução,
405 período com capacidade reprodutiva (Fórmulas disponíveis no anexo 1 e exemplo no
406 anexo 2) (SALGUERO-GÓMEZ, 2017; HEALY *et al.*, 2019). Todas essas são características
407 que podem ser incorporadas em abordagens comparativas para verificar como esses
408 atributos da história de vida (tempo de geração, idade da primeira reprodução se
409 manifestam na história evolutiva dessas espécies (GAILLARD *et al.*, 2005; SALGUERO-
410 GÓMEZ *et al.*, 2016). Essa abordagem tem auxiliado na compreensão de como as espécies
411 evoluem ao longo dos dois principais eixos das estratégias de vida (SALGUERO-GÓMEZ *et*
412 *al.*, 2016; HEALY *et al.*, 2019) e como isso determina a capacidade desses organismos de
413 resistir à diferentes pressões ambientais naturais e antrópicas (SALGUERO-GÓMEZ *et al.*,
414 2012; SALGUERO-GÓMEZ, 2017).

415 O uso de MPMs tem permitido investigar padrões ecológicos e evolutivos das
416 histórias de vida conforme os dois maiores eixos de história de vida. Salguero-Gómez
417 (2017), ao investigar MPMs de 625 espécies, mostra que conjuntos específicos de
418 estratégias de vida parecem ser determinantes para a capacidade de recuperar suas
419 populações após distúrbios, formar populações invasoras, além de habitar diferentes
420 condições de aridez ao longo do globo. Capdevilla *et al.* (2020) demonstram que

421 organismos terrestres apresentam uma maior variedade de estratégias de vida
422 diferenciadas, especialmente por uma maior longevidade em plantas terrestres e uma
423 maior frequência de eventos reprodutivos em animais aquáticos. Um terceiro eixo de
424 história de vida, *Demographic buffering* foi recentemente sugerido por Salguero-Gómez
425 (2021) que representaria como as espécies são capazes de tamponar os efeitos da variação
426 ambiental ao longo dos seus ciclos de vida. Esse terceiro eixo seria uma representação de
427 como as populações lidam com a variação temporal em suas taxas vitais (*e.g.*
428 sobrevivência e fecundidade em cada classe etária). Discutimos um pouco o
429 *Demographic buffering* ao final do artigo.

430 Apesar dos avanços feitos, uma série de questões permanecem pouco
431 compreendidas. Por exemplo, como os atributos funcionais (aquelas características das
432 espécies que estão diretamente relacionadas à performance dos indivíduos, *e.g.* tamanho
433 corporal (VIOLLE *et al.*, 2007)) estão ligados à essas diferenças estratégias de vida? Como
434 esses atributos funcionais determinam a longevidade e processo de senescência dessas
435 espécies? Responder perguntas como essas podem ser especialmente interessantes para
436 tornar projeções demográficas, como análises de viabilidade populacional (AVP, ver
437 abaixo) mais acuradas e fornece novas perspectivas sobre processos evolutivos (JONES *et*
438 *al.*, 2008; VALENZUELA-SANCHEZ *et al.*, 2021; BERNARD *et al.*, 2022). Além disso, se for
439 possível saber com precisão como os atributos funcionais determinam as histórias de vida
440 e eventualmente os parâmetros demográficos, diversas inferências de como as populações
441 devem responder às mudanças climáticas ou distúrbios antrópicos podem ser feitas a
442 partir de estimativas rápidas dos atributos funcionais mais importantes para a
443 performance dos indivíduos e não apenas a partir de estudos demográficos, que
444 geralmente necessitam de longos períodos de amostragem (geralmente anos) e são muito
445 custosos (SALGUERO-GÓMEZ *et al.*, 2018). Como iremos discutir a seguir, muitas vezes

446 não há disponibilidade de dados para projeções populacionais que acabam sendo feitas
447 com dados de espécies mais semelhantes (COULSON *et al.*, 2001). A escolha desses
448 valores, no entanto, pode resultar em estimativas pouco acuradas e que poderiam ser
449 melhores caso houvesse parâmetros auxiliares para estimá-los.

450 *Abordagens preditivas aplicadas ao manejo*

451 Voltemos ao exemplo inicial que trata de um pesquisador interessado em modelar
452 o crescimento populacional de uma espécie ameaçada em uma determinada área de
453 estudo. A primeira informação que esse pesquisador pode estar interessado é na
454 possibilidade de prever a persistência (ou extinção local) da população estudada – uma
455 Análise de Viabilidade Populacional (AVP). Utilizando as propriedades matemáticas dos
456 MPMs e as respectivas técnicas de sensibilidade e elasticidade, fica fácil aplicarmos
457 AVPs na população estudada. Isso porque as análises de viabilidade populacional (AVPs)
458 são basicamente a projeção do tamanho populacional, como mostrado na equação 1, até
459 um tempo t de interesse (como fizemos na figura 2). Geralmente opta-se por representar
460 simulações até um período que englobe o passar de algumas gerações sob diferentes
461 condições hipotéticas de manejo ou estresse (distúrbio) (*e.g.* Coutinho, 2007; Medici,
462 2010; Gatti *et al.*, 2011; Medici e Desbiez, 2012; Diniz e Brito, 2013). As AVPs fornecem
463 então duas informações importantes para o manejo dessas populações: (1) qual a
464 probabilidade de extinção da população em um determinado período de tempo; e (2) qual
465 a magnitude em que distúrbios simulados afetam a população.

466 A dinâmica de uma população e sua probabilidade de extinção dependem de
467 inúmeros fatores exógenos (*e.g.* competição, estocasticidade de recursos e condições
468 climáticas favoráveis) e endógenos (*e.g.* *pool* genético, estocasticidade demográfica,
469 capacidade suporte) (MORRIS; DOAK 2002). Todos esses fatores podem ser facilmente
470 adicionados aos modelos de viabilidade populacional, porém requerem grande

471 investimento de tempo e recursos para serem estimados em campo e raramente estão
472 disponíveis (STARFIELD, 1997; COULSON *et al.*, 2001; COUTTS *et al.*, 2016). A alternativa
473 mais comum é elaborar as AVPs com uma mistura de variáveis estimadas em campo,
474 como sobrevivência, fecundidade e *pool* gênico e adicionar informações mais difíceis de
475 serem coletadas a partir de outras populações estudadas e/ou palpites de especialistas
476 baseado na literatura (CRONE *et al.*, 2013; COUTTS *et al.*, 2016). A precisão dos
477 parâmetros informados à análise de viabilidade populacional e o tempo de projeção são
478 dois fatores que afetam severamente o resultado das estimativas (MORRIS & DOAK, 2002).
479 Primeiro, porque a precisão das predições é diretamente proporcional à precisão dos
480 parâmetros informados. Segundo, porque as incertezas associadas aos parâmetros se
481 acumulam a cada simulação, reduzindo gradualmente a precisão dos resultados para
482 projeções mais longas.

483 Existe uma grande popularidade em torno dos pacotes estatísticos destinados aos
484 AVPs bem como uma grande variedade de pacotes destinados a esses fins (BROOK *et al.*,
485 1999). Apesar da popularidade e dos interessantes resultados obtidos nas análises de
486 viabilidade populacional, as conclusões possíveis são geralmente mais conservadoras,
487 restritas a identificar quais parâmetros demográficos são mais importantes para o
488 crescimento populacional e como eles podem ser manejados para os fins de conservação
489 ou controle (ELLNER & FIEBERG, 2003).

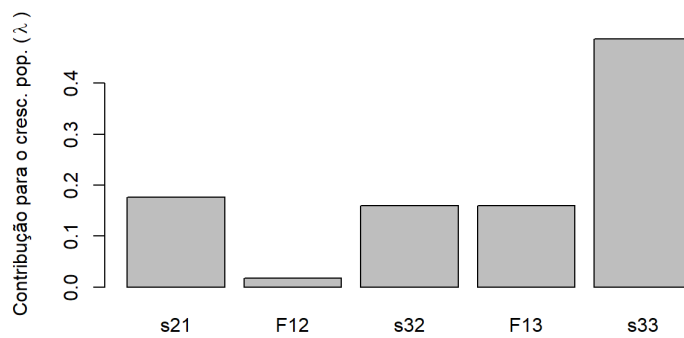
490 Alternativamente aos modelos de viabilidade populacional, o cálculo das
491 sensitividades e elasticidades, utilizando apenas as propriedades matemáticas básicas dos
492 MPMs (Figura 4), podem fornecer estimativas simplificadas mas robustas da contribuição
493 dos parâmetros demográficos para o crescimento populacional (WISDOM & MILLS, 1997;
494 MORRIS & DOAK, 2002; BIEBER & RUF, 2005). Essas estimativas são bastante robustas,
495 mesmo quando há poucos dados disponíveis, e podem ser extrapoladas, desde que com

496 cuidado, a partir de espécies com histórias de vida semelhante (Coutts et al. 2016).
497 Adicionalmente, os valores de sensibilidade e elasticidade podem ser facilmente
498 integrados com modelos econômicos, ponderando a relação custo \times benefício das ações
499 propostas, por exemplo (KERR et al. 2016). Os MPMs fornecem ainda duas informações
500 essenciais com bastante precisão – o tempo de geração e velocidade de recuperação dessas
501 populações (Apêndice 1,2). A primeira é essencial para que possamos projetar as AVP de
502 forma a incluir, de forma precisa, a quantidade de gerações que pretendemos avaliar nas
503 análises de AVPs. O uso de modelos matriciais para análises de AVP pode representar
504 uma alternativa simples, eficiente e eventualmente mais precisa para tomada de decisões
505 do que métodos mais complexos que fazem uso de inúmeras informações demográficas
506 (e frequentemente ausentes) como as análises utilizando o software Vórtex (LACY, 1993).

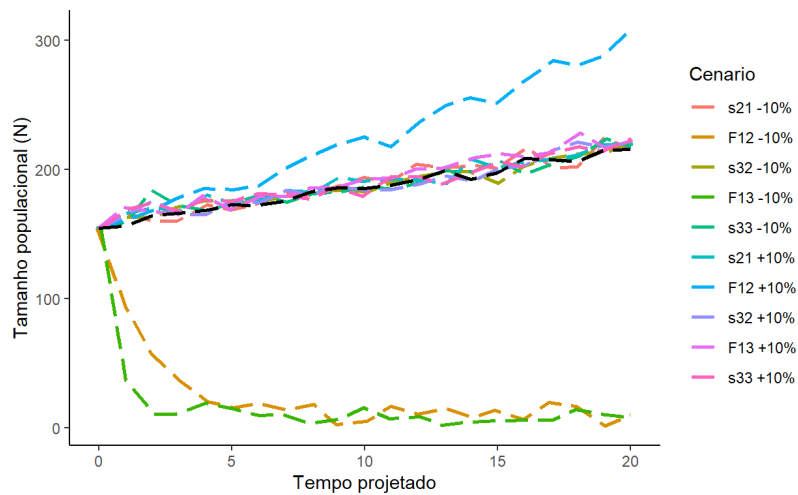
507

508

509 **Figura 4** – Exemplo de MPMs aplicados à análises de viabilidade populacional. Em A
 510 são apresentadas a contribuição relativa de cada parâmetro demográfico para o
 511 crescimento populacional; Em B é apresentada a simulação do tamanho populacional para
 512 os 20 anos seguintes mantendo a matriz de transição (em preto) e realizando intervenções
 513 que aumentem ou diminua em 10% os valores observados de cada elemento da matriz
 514 mantendo os demais elementos fixos.



515



516

517

518

519 *Caracterização dos efeitos ambientais nos parâmetros demográficos*

520 As análises de viabilidade populacional são projeções simulando os possíveis
521 resultados se algo (ou nada) for feito para manejar a população durante o período de
522 tempo analisado. Apesar das diversas aplicações possíveis para os AVPs, eles nada dizem
523 sobre como essas populações têm sido afetadas pelas variáveis de interesse até o
524 momento. Se quisermos entender como a população tem sido afetada pelos fatores
525 antrópicos ou pelas variações ambientais, por exemplo, precisamos olhar para trás (com
526 análises retrospectivas) ao invés de olhar o futuro (análises prospectivas)(HORVITZ *et al.*,
527 1997). Para isso, precisamos observar a população (ou múltiplas populações) de interesse
528 sob as diferentes condições ambientais ou impactos antrópicos e comparar sua (suas)
529 performance(s) – frequentemente expressa em termos de crescimento populacional. A
530 partir daí diversas técnicas estatísticas podem ajudar a destrinchar as causas da variação
531 entre a população ou as múltiplas populações que estamos estudando.

532 Ao avaliar a variação temporal no ciclo de vida como um todo, é possível ter uma
533 visão muito mais ampla do que se teríamos investigando cada processo demográfico
534 separadamente, ou apenas o resultado geral desses processos – a taxa de crescimento
535 populacional (HORVITZ *et al.*, 1997). Isso acontece porque nem toda variação tem efeito
536 igual no crescimento populacional e para que o impacto real da variação seja avaliado
537 deve-se levar em consideração a contribuição de cada parâmetro demográfico para o
538 crescimento populacional (e.g. via elasticidade ou sensibilidade) (SANTOS *et al.*, 2021).
539 Uma forma de verificar de forma detalhada os processos demográficos que geraram as
540 mudanças de taxa de crescimento é utilizando as propriedades matemáticas dos MPMs a
541 partir do método chamado de experimento de tabela de vida (*Life Table Response*
542 *Experimente – LTRE*).

543 Experimentos de tabela de vida são, como o próprio nome dá a entender, uma
544 avaliação experimental dos processos ecológicos que estão determinando os parâmetros
545 demográficos e conseqüentemente o crescimento na população de interesse. Apesar do
546 termo experimento, trabalhos que utilizam a técnica de LTRE são geralmente baseados
547 em observações de campo entre subpopulações ou populações diferentes separadas no
548 espaço ou no tempo. Dessa forma é possível que características do espaço (tipo de solo,
549 altitude, composição florestal, etc.) ou mesmo da flutuação ambiental ao longo do tempo
550 (diferenças entre anos) sejam utilizadas como variáveis preditoras das mudanças nos
551 parâmetros demográficos. Cada uma dessas informações será então considerada como um
552 experimento e o foco da LTRE será decompor a contribuição de cada experimento para
553 o crescimento populacional. A decomposição da variância no LTRE é muito semelhante
554 à uma ANOVA, sendo possível diferir entre experimentos com desenho aleatórios
555 (quando as parcelas amostrais são aleatoriamente distribuídas) e experimentos com
556 desenho fixo de um ou dois fatores (*one-way* e *two-way* ANOVA) (quando as parcelas
557 são delineadas para capturar efeitos específicos. A diferença da partição da variação entre
558 a ANOVA e LTRE, é que no LTRE o desvio em relação à média será ponderado pela
559 sensibilidade de cada elemento matriz enquanto na ANOVA tipicamente utiliza-se o
560 método de mínimos quadrados. (CASWELL, 2001). Compare as equações abaixo 5 e 6,
561 retiradas de (GOTELLI & ELLISON, 2010) onde Y_{ij} e \bar{Y} representam o valor de cada
562 observação e o valor médio dessas observações. Na equação 6, retirada de (HORVITZ *et*
563 *al.*, 1997), a notação é diferente mas a essência permanece a mesma. Aqui, $a^{(mn)}$ e $a^{(\dots)}$
564 referem-se à performance de cada elemento da matriz \mathbf{A} em cada população (ou
565 subpopulação) nas condições mn observadas em $a^{(mn)}$, enquanto $a^{(\dots)}$ refere-se à
566 performance média gerada por todas as amostragens juntas.

$$SQ_{total} = \sum_i \sum_j (Y_{ij} - \bar{Y})^2 \quad \text{eq.5}$$

$$V(\lambda) = \sum_a \sum_{ij} (a_{ij}^{(mn)} - a_{ij}^{(\dots)})_{s_{ij}} \quad \text{eq.6}$$

567 Horvitz *et al.* 1997 apresentam um exemplo bastante detalhado de como aplicar
 568 uma análise de LTRE para destrinchar a contribuição das variações anuais e espaciais em
 569 uma população de uma espécie de arbusto *Calathea ovoidensis*. Essa população foi
 570 amostrada anualmente durante cinco anos consecutivos (gerando quatro matrizes
 571 referente aos quatro intervalos de tempo amostrado) em quatro sítios diferentes. A
 572 contribuição de cada sítio e cada ano para o λ da população é apontado na Figura 5. Note
 573 que nesse caso os quatro sítios amostrais compõem a mesma população. Na equação 7
 574 apresentamos o MPM gerado a partir da média de todos os sítios amostrais e todos os
 575 anos.

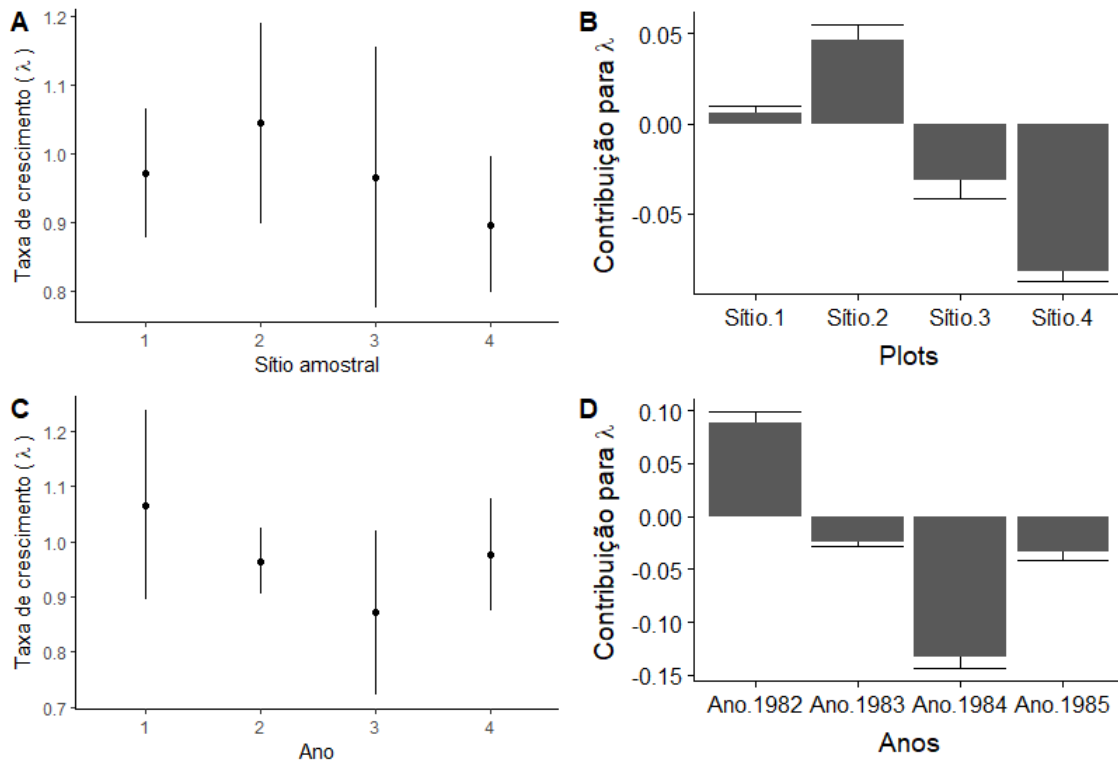
	<i>seed</i> [1]	<i>seedlings</i> [2]	<i>tiny</i> [3]	<i>small</i> [4]	<i>medium</i> [5]	<i>large</i> [6]	
<i>seed</i> [1]	0.50	0.00	4.58	12.14	22.32	50.19) eq.7
<i>seedlings</i> [2]	> 0.01	0.00	> 0.01	0.01	0.02	0.04	
<i>tiny</i> [3]	0.00	0.48	0.6	0.20	0.07	0.00	
<i>small</i> [4]	0.00	0.00	0.19	0.47	0.12	0.07	
<i>medium</i> [5]	0.00	0.00	0.00	0.27	0.55	0.17	
<i>large</i> [6]	0.00	0.00	0.00	0.02	0.26	0.76	

576 Se, ao estudar essa população de *Calathea ovoidensis*, os autores estivessem
 577 olhando apenas para a taxa de crescimento populacional teriam concluído que não há
 578 qualquer diferença significativa ou padrão entre os sítios amostrados (Figura 5A) e entre
 579 os anos (Figura 5C). Poderia até mesmo ser tentador assumir que os indivíduos nesses
 580 sítios mostraram uma performance equivalente e que não houve diferenças da variação
 581 ambiental no crescimento populacional. No entanto, utilizando a técnica de LTRE os
 582 autores puderam quantificar a contribuição de cada sítio amostral e de cada ano para o

583 crescimento populacional. Ao desmembrar a contribuição de cada sítio amostral para a
584 população de *Calathea ovoidensis* estudada por Horvitz e Schemske (HORVITZ &
585 SCHEMSKE, 1995) foi possível verificar que, enquanto os sítios amostrais 1 e 2
586 contribuíram positivamente para o crescimento populacional, os sítios 3 e 4 contribuíram
587 de forma negativa, sendo a contribuição negativa do sítio amostral 4 bastante acentuada
588 (Figura 5B). Além disso, pode-se verificar que a variação anual frequentemente
589 contribuiu de forma negativa para o crescimento populacional com exceção do primeiro
590 intervalo de tempo amostrado (Figura 5D). Uma vez em posse dessas informações, pode-
591 se expandir a possibilidade de perguntas ecológicas a serem exploradas. Por exemplo,
592 pode-se investigar se as diferenças na contribuição para o crescimento em cada sítio ou
593 ano amostrado estão associadas com a proximidade de as áreas de maior qualidade
594 ambiental (VILLELLAS *et al.*, 2013), tamanho dos fragmentos florestais (BRUNA & OLI,
595 2005), características do solo (MALDONADO-CHAPARRO *et al.*, 2018) entre outras
596 inúmeras possibilidades.

597

598 **Figura 5 – Exemplo de LTRE (*Life Table Response Experiment*)**. Comparação entre a taxa
599 de crescimento de subpopulações *Calathea ovoidensis* em diferentes anos e sítios amostrais. Em A e C a
600 taxa de crescimento é representada com o desvio padrão enquanto que em B e D estão representadas a
601 contribuição de cada sítio amostral e cada ano para o crescimento populacional após a decomposição da
602 variância realizada pela técnica de LTRE



603

604

605 Utilizando o método de LTRE podemos ainda investigar como a variação em cada
606 parâmetro demográfico contribuiu para o crescimento populacional entre os sítios e os
607 anos amostrados. No caso da população de *Calathea ovoidensis* estudada por Horvitz *et*
608 *al.* (1997) podemos ver isso claramente (Figura 6). A variação que mais impactou o
609 crescimento populacional ao longo dos anos amostrados foram os indivíduos que
610 “pulavam” do estágio de jovens (com baixa contribuição para o recrutamento) para
611 indivíduos pequenos (*a53*). Além dele, que permaneciam como indivíduos pequenos
612 entre uma amostragem e outra (*a44*) e os indivíduos que depois de atingirem os maiores
613 tamanhos passavam por um processo de redução de sua área foliar e retornavam a investir
614 mais no recrutamento (*a68* e *a57*). É interessante ressaltar que a variação naqueles
615 parâmetros demográficos que mais variaram ao longo do tempo (sempre relacionados ao
616 recrutamento) não necessariamente contribuiu mais para o crescimento populacional, isso
617 provavelmente devido à baixa contribuição proporcional desses parâmetros (*a13*, *a16*,
618 *a17*, *a18*).

619

620

621

622

623

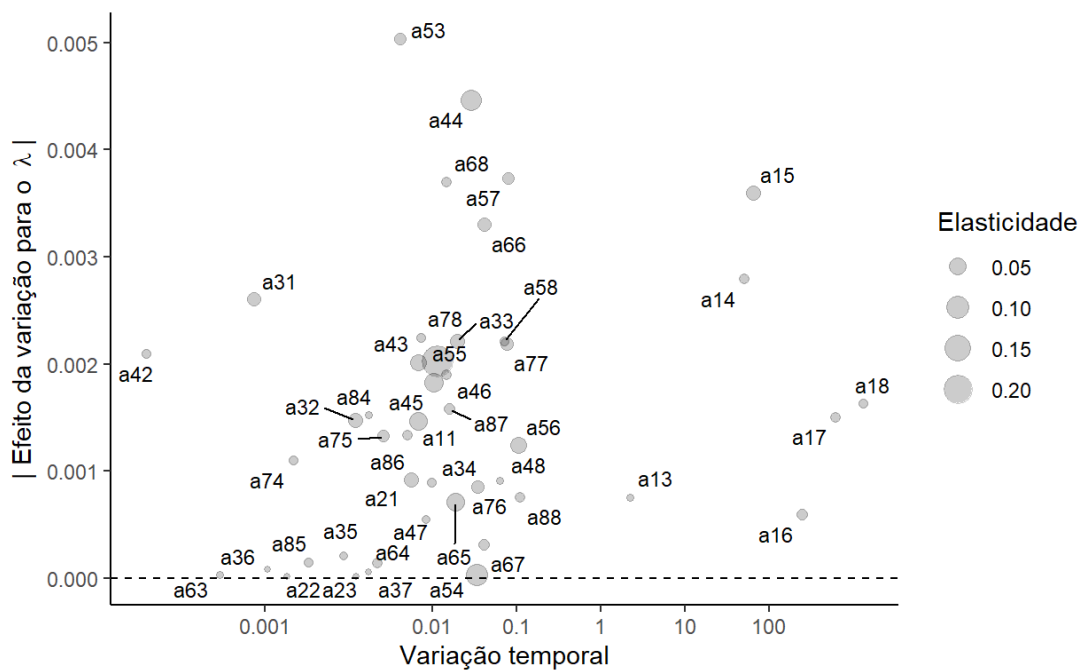
624

625

626

627

628 **Figura 6** –Maior variação nas taxas vitais nem sempre significa maior contribuição para o crescimento
629 populacional. Nesta figura está representada a magnitude do efeito da variação temporal em cada elemento
630 da matriz para o crescimento populacional da população de *Calathea ovadensis* utilizada como exemplo.
631 Na figura a letra *a* representa cada elemento da matriz e os números significam a linha e a coluna na matriz
632 respectivamente. Por exemplo, os elementos *a*₁₄, *a*₁₅ e *a*₁₆ representam a produção de sementes por
633 plantas nas categorias “small” “medium” e “large” respectivamente. Outros exemplos incluem, *a*₂₁ e *a*₆₆
634 que representam o número de sementes que viraram plantas e a proporção de indivíduos na categoria “large”
635 que permaneceram como “large” entre um censo e outro, respectivamente.
636



637

638

639

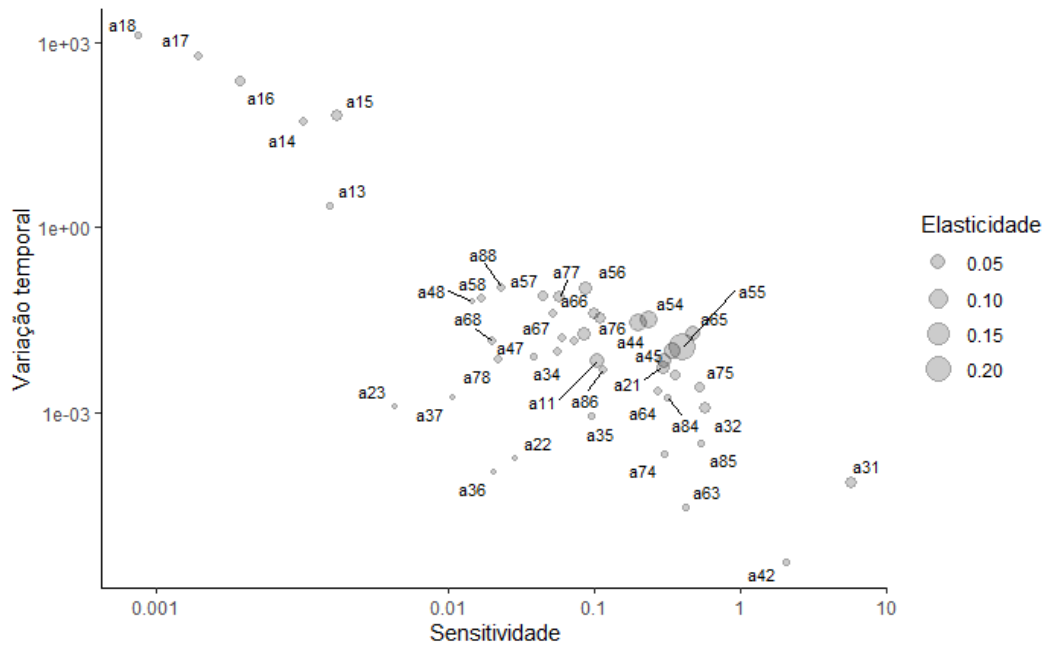
640 Apesar das inúmeras causas de variação dos parâmetros demográficos, a forma
641 como os parâmetros demográficos variam ao longo do tempo parece seguir alguns
642 padrões. Por exemplo, é bastante frequente haver uma relação negativa entre a
643 contribuição de um determinado parâmetro demográfico para o crescimento populacional
644 e o quanto ele varia ao longo do tempo. A hipótese mais aceita para esse padrão, chamada
645 de tamponamento demográfico (*Demographic buffering* - em inglês) foi inicialmente
646 proposta por (PFISTER, 1998) e assume que os parâmetros demográficos mais importantes
647 devem variar menos temporalmente pois estariam sob maior pressão seletiva. Dessa
648 forma, qualquer mudança nesses parâmetros teria mais chances de empurrar a população
649 para a extinção (PFISTER, 1998; HILDE *et al.*, 2020). Apesar desse padrão estar longe de
650 ser universal ele parece se mostrar bastante consistente, tendo sido encontrado em plantas
651 e vários vertebrados (Hilde *et al.* 2020). Esse também parece ser o caso de *Calathea*
652 *ovadensis* também (Figura 23). Apesar disso, a própria definição de “buffering” precisa
653 de ajustes e muito mais é necessário para entendermos os processos evolutivos e predições
654 ecológicas que podem ser feitas a partir daí (SALGUERO-GÓMEZ, 2021; SANTOS *et al.*,
655 2021). A compreensão dos mecanismos de “buffering” nos processos demográficos pode
656 ser um grande passo para aumentar a acurácia de predições da viabilidade populacional
657 frente às mudanças climáticas e outros impactos antrópicos, além de impulsionar questões
658 evolutivas. O uso de MPMs para investigar os mecanismos de “buffering” e seus padrões
659 ao longo das histórias de vida é apenas uma das inúmeras possibilidades no uso do MPM
660 juntamente com todos os métodos bem estabelecidos discutidos até o momento.

661

662

663 **Figura 7** – Relação negativa entre a variação temporal e a contribuição de cada taxa vital (elemento da
 664 matriz) para o crescimento populacional como sugerido pela *Demographic buffering hypothesis* (hipótese
 665 de tamponamento demográfico) para *Calathea ovoidensis*.

666



667

668

669 **Avançando com os MPMs**

670 Diversos avanços metodológicos em termos de modelos matriciais de populações
671 têm sido desenvolvidos nas últimas décadas (muitos deles citados na introdução deste
672 texto), tornando o uso do MPMs ainda mais amplo e acurado. Paralelo a isso, há a
673 necessidade de dados que complementem as lacunas taxonômicas e biogeográficas pois
674 grande parte dos estudos comparativos seguem restritos às regiões temperadas e são
675 fortemente enviesados para populações de espécies ameaçadas de extinção, invasoras ou
676 de interesse humano. Adicionalmente, é importante ressaltar que, mesmo estudos
677 demográficos sendo naturalmente de média à longa duração (raramente um único ciclo
678 reprodutivo), não há razão para apresentar apenas um modelo matricial médio da
679 população. Múltiplos modelos matriciais para uma mesma população, representando a
680 resposta das populações em períodos sazonais, por exemplo, podem abrir uma gama
681 enorme de possibilidades para melhor compreendermos as possíveis respostas das
682 populações às variações ambientais (e.g. Figura 21, 22 e 23).

683 Assim como qualquer ferramenta matemática e estatística, é natural a existência
684 de limitações e a tentativa de melhoramentos ou o surgimento de ferramentas alternativas
685 para resolver essas limitações. Muitas dessas extensões foram citadas ao longo desse texto
686 e cobrir todas as extensões em detalhes ou mesmo que de forma sucinta ocuparia um
687 espaço enorme e incoerente com a proposta desse manuscrito. Já entre as críticas
688 recorrentes aos modelos matriciais, é necessário destacar a necessidade da divisão dos
689 indivíduos em categorias. Diversas críticas apontam a classificação das categorias
690 utilizadas nos MPMs como arbitrárias e com pouco sentido biológico, principalmente
691 quando as relações investigadas são geralmente contínuas, por exemplo, a idade. Apesar
692 das alegações de uma divisão arbitrária entre grupos, diversos métodos objetivos podem

693 ser aplicados para separar esses grupos de forma consistente a partir de análises
694 estatísticas (RAMULA *et al.*, 2020) ou a partir do conhecimento prévio da história de vida
695 desses organismos (MORRIS & DOAK, 2002).

696 Independente das soluções encontradas para contornar o problema da
697 classificação dos indivíduos, uma nova abordagem, chamada de Integral Projection
698 Model (IPM) tenta analisar de forma contínua a transição dos organismos ao longo da
699 idade, tamanho, peso ou outras variáveis contínuas que sirvam como um *proxy* para a
700 performance do indivíduo. Enquanto que os MPMs são baseados em álgebra de matriz,
701 os IPMs são baseados num processo matemático chamado integração numérica. Na
702 prática, a integração numérica é bastante complicada e computacionalmente inviável para
703 esses fins. A alternativa para os IPMs então é, durante o processo de construção e análise
704 de um IPM, os ciclos de vida das espécies são representados como uma matriz (igual os
705 MPMs), diferenciando-se apenas pelo tamanho da matriz que inclui intervalos tão
706 pequenos entre cada classe etária (se construído a partir de idade) que dão a impressão
707 que estamos analisando os dados de forma contínua. Esses métodos de integração
708 numérica poderiam receber um manuscrito próprio neste mesmo formato e por isso não
709 foram abordados aqui. De qualquer forma basta saber que independente da teoria
710 matemática por detrás dos IPMs operacionalmente eles continuam sendo equivalentes aos
711 MPMs e por isso, a escolha de um ou outro método não deve afetar as conclusões do
712 estudo (DOAK *et al.*, 2021). Como operacionalmente o IPM acaba sendo tratado como
713 uma matriz, todos os processos comentados até aqui e nos apêndices continuam iguais
714 (ELLNER *et al.* 2016). Na prática, tudo que é feito com MPM pode ser feito com IPM e
715 vice-versa. Por outro lado, MPMs podem ser bem mais intuitivos, requerem menos etapas
716 em sua construção (DOAK *et al.*, 2021), e como consequência, é bem provável que os

717 MPMs sejam mais fáceis de serem estendidos para outras aplicações, pelo menos nos
718 próximos anos.

719 Enquanto que as possibilidades de uso dos MPMs (e conseqüentemente dos IPMs
720 também) são inúmeras e estendidas a cada ano, a disponibilidade e qualidade desses
721 modelos parecem ser uma fonte mais imediata e difícil de solucionar nos próximos anos.
722 MPMs em geral requerem uma quantidade bastante grande de esforço amostral e um
723 conhecimento técnico que raramente é ensinado no treinamento básico de ecólogos. A
724 falta de recursos logísticos e financeiros para a aquisição de dados é um problema que
725 foge do escopo desse manuscrito. Porém com este trabalho é possível cumprir o objetivo
726 de contribuir para a melhor formação dos ecólogos e eventualmente otimizar os recursos
727 financeiros e logísticos a partir do uso dos MPMs. Disseminar o uso de MPMs entre
728 jovens pesquisadores e facilitar seu acesso à literatura passa, inevitavelmente, pela
729 elaboração de conteúdos como esse manuscrito. Independente da disponibilidade de
730 recursos financeiros e logísticos, apenas a partir de uma maior difusão das potencialidades
731 e da literatura existente em MPMs será possível completar as lacunas de conhecimento
732 na dinâmica populacional de espécies globalmente.

733

734 **Agradecimentos**

735 Os autores são gratos a Rodrigo Zucaratto, Camila de Barros, Amanda Santos, Nathália
736 Hohl e Danielle Oliveira pelos comentários durante a elaboração do manuscrito. O
737 presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de
738 Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

739 **Referências**

- 740 BAUDISCH, A. 2011: The pace and shape of ageing. *Methods in Ecology and Evolution* 2(4): 375–
741 382. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00087.x>
- 742 BAUDISCH, A. & STOTT, I. 2019: A pace and shape perspective on fertility. *Methods in Ecology and*
743 *Evolution* 10(11): 1941–1951. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13289>
- 744 BENTON, T. G. & GRANT, A. 1999: Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and
745 population ecology. *Science* 14(12): 467–471.
- 746 BERNARD, C., SANTOS, G. S., DEERE, J. A., RODRIGUEZ-CARO, R., CAPDEVILA, P., KUSCH, E., GASCOIGNE, S.
747 J. L., JACKSON, J. & SALGUERO-GÓMEZ, R. 2022: MOSAIC: A Unified Trait Database to
748 Complement Structured Population Models. bioRxiv.
749 <https://doi.org/10.1101/2022.03.09.483599>
- 750 BIEBER, C. & RUF, T. 2005: Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: Ecology, elasticity of
751 growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers.
752 *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1203–1213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01094.x>
- 754 BROOK, B. W., CANNON, J. R., LACY, R. C., MIRANDE, C. & FRANKHAM, R. 1999: Comparison of the
755 population viability analysis packages GAPPs, INMAT, RAMAS and VORTEX for the
756 whooping crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* 2(1): 23–31.
757 <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1999.tb00045.x>
- 758 BRUNA, E. M. & OLI, M. K. 2005: Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb:
759 Life-table response experiments. *Ecology* 86(7): 1816–1824.
760 <https://doi.org/10.1890/04-1716>
- 761 BURNS, J. H., BLOMBERG, S. P., CRONE, E. E., EHRLER, J., KNIGHT, T. M., PICHANCOURT, J. B., RAMULA,
762 S., WARDLE, G. M. & BUCKLEY, Y. M. 2010: Empirical tests of life-history evolution theory
763 using phylogenetic analysis of plant demography. *Journal of Ecology* 98(2): 334–344.
764 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01634.x>
- 765 CAMPBELL, M. A., CONNELL, M. J., COLLETT, S. J., UDYAWER, V., CREWE, T. L., MCDUGALL, A. &
766 CAMPBELL, H. A. 2020: The efficacy of protecting turtle nests as a conservation strategy
767 to reverse population decline. *Biological Conservation* 251(June): 108769.
768 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108769>
- 769 CAPDEVILA, P., STOTT, I., BEGER, M. & SALGUERO-GÓMEZ, R. 2020: Towards a Comparative Framework
770 of Demographic Resilience. *Trends in Ecology and Evolution* 35(9): 776–786.
771 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.05.001>
- 772 CARTER, J., ACKLEH, A. S., LEONARD, B. P. & WANG, H. 1999: Giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*)
773 population dynamics and bamboo (subfamily Bambusoideae) life history: A structured
774 population approach to examining carrying capacity when the prey are semelparous.
775 *Ecological Modelling* 123(2–3): 207–223. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00145-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00145-3)
776

- 777 CASWELL, H. 2001: Matrix Population Models: CONSTRUCTION, ANALYSIS, AND INTERPRETATION.
778 second edi,. – John Wiley & Sons, Ltd.
- 779 CASWELL, H., NISBET, R. M., ROOS, A. M. de & TULJAPURKAR, S. 1997: Structured-Population Models:
780 Many Methods, a Few Basic Concepts. 643 pp.
- 781 CHARLESWORTH, B. 1993: Natural selection on multivariate traits in age-structured populations.
782 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 251(1330): 47–52.
783 <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0007>
- 784 COLCHERO, F., JONES, O. R., CONDE, D. A., HODGSON, D., ZAJITSCHK, F., SCHMIDT, B. R., MALO, A. F.,
785 ALBERTS, S. C., BECKER, P. H., BOUWHUIS, S., BRONIKOWSKI, A. M., DE VLEESCHOUWER, K. M.,
786 DELAHAY, R. J., DUMMERMUTH, S., FERNÁNDEZ-DUQUE, E., FRISENVÆNGE, J., HESSELSØE, M.,
787 LARSON, S., LEMAÎTRE, J. F., McDONALD, J., MILLER, D. A. W., O'DONNELL, C., PACKER, C., RABOY,
788 B. E., READING, C. J., WAPSTRA, E., WEIMERSKIRCH, H., WHILE, G. M., BAUDISCH, A., FLATT, T.,
789 COULSON, T. & GAILLARD, J. M. 2019: The diversity of population responses to
790 environmental change. Ecology Letters 22(2): 342–353.
791 <https://doi.org/10.1111/ele.13195>
- 792 COULSON, T., BENTON, T. G., LUNDBERG, P., DALL, S. R. X. & KENDALL, B. E. 2006: Putting evolutionary
793 biology back in the ecological theatre: A demographic framework mapping genes to
794 communities. Evolutionary Ecology Research 8(7): 1155–1171.
- 795 COULSON, T., MACE, G. M., HUDSON, E. & POSSINGHAM, H. 2001: The use and abuse of population
796 viability analysis. Trends in Ecology & Evolution 16(5): 219–221.
797 [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02137-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02137-1)
- 798 COULSON, T., TULJAPURKAR, S. & CHILDS, D. Z. 2010: Using evolutionary demography to link life
799 history theory, quantitative genetics and population ecology. Journal of Animal Ecology
800 79(6): 1226–1240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01734.x>
- 801 COUTTS, S. R., SALGUERO-GÓMEZ, R., CSERGÓ, A. M. & BUCKLEY, Y. M. 2016: Extrapolating
802 demography with climate, proximity and phylogeny: approach with caution. Ecology
803 Letters 19(12): 1429–1438. <https://doi.org/10.1111/ele.12691>
- 804 CRONE, E. E., ELLIS, M. M., MORRIS, W. F., STANLEY, A., BELL, T., BIERZYCHUDEK, P., EHRLÉN, J., KAYE, T.
805 N., KNIGHT, T. M., LESICA, P., OOSTERMEIJER, G., QUINTANA-ASCENCIO, P. F., TICKTIN, T.,
806 VALVERDE, T., WILLIAMS, J. L., DOAK, D. F., GANESAN, R., MCEACHERN, K., THORPE, A. S. &
807 MENGES, E. S. 2013: Ability of matrix models to explain the past and predict the future of
808 plant populations. Conservation Biology 27(5): 968–978.
809 <https://doi.org/10.1111/cobi.12049>
- 810 CRONE, E. E., MENGES, E. S., ELLIS, M. M., BELL, T., BIERZYCHUDEK, P., EHRLÉN, J., KAYE, T. N., KNIGHT, T.
811 M., LESICA, P., MORRIS, W. F., OOSTERMEIJER, G., QUINTANA-ASCENCIO, P. F., STANLEY, A.,
812 TICKTIN, T., VALVERDE, T. & WILLIAMS, J. L. 2011: How do plant ecologists use matrix
813 population models? Ecology Letters 14(1): 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01540.x>
- 815 CROUSE, T. D., CROWDER, L. B. & CASWELL, H. 1987: A Stage-Based Population Model for Loggerhead
816 Sea Turtles and Implications for Conservation. Ecology 68(5): 1412–1423.
817 <https://doi.org/10.1117/12.792636>

- 818 CUDDINGTON, K., FORTIN, M. J., GERBER, L. R., HASTINGS, A., LIEBHOLD, A., O'CONNOR, M. & RAY, C.
819 2013: Process-based models are required to manage ecological systems in a changing
820 world. *Ecosphere* 4(2): 1–12. <https://doi.org/10.1890/ES12-00178.1>
- 821 DOAK, D. F., WADDLE, E., LANGENDORF, R. E., LOUTHAN, A. M., ISABELLE CHARDON, N., DIBNER, R. R.,
822 KEINATH, D. A., LOMBARDI, E., STEENBOCK, C., SHRIVER, R. K., LINARES, C., BEGOÑA GARCIA, M.,
823 FUNK, W. C., FITZPATRICK, S. W., MORRIS, W. F. & PETERSON, M. L. 2021: A critical comparison
824 of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological*
825 *Monographs* 91(2). <https://doi.org/10.1002/ecm.1447>
- 826 DOAK, D., KAREIVA, P. & KLEPETKA, B. 1994: Modeling population viability for the desert tortoise in
827 the western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4(3): 446–460.
828 <https://doi.org/10.2307/1941949>
- 829 DOBSON, F. S. & OLI, M. K. 2007: Fast and slow life histories of mammals. *Ecoscience* 14(3): 292.
830 [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[292:FASLHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[292:FASLHO]2.0.CO;2)
- 831 EBERHART-PHILLIPS, L. J., KÜPPER, C., CARMONA-ISUNZA, M. C., VINCZE, O., ZEFANIA, S., CRUZ-LÓPEZ, M.,
832 KOSZTOLÁNYI, A., MILLER, T. E. X., BARTA, Z., CUTHILL, I. C., BURKE, T., SZÉKELY, T., HOFFMAN, J.
833 I. & KRÜGER, O. 2018: Demographic causes of adult sex ratio variation and their
834 consequences for parental cooperation. *Nature Communications* 9(1).
835 <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03833-5>
- 836 EBERT, T. A. 1999: *Populations Methods in Demography*. *Methods & Demography* (January 1999).
- 837 ELLNER, S. P. & FIEBERG, J. 2003: Using PVA for management despite uncertainty: Effects of
838 habitat, hatcheries, harvest on salmon. *Ecology* 84(6): 1359–1369.
839 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1359:UPFMDU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1359:UPFMDU]2.0.CO;2)
- 840 FEELEY, K. J., STROUD, J. T. & PEREZ, T. M. 2017: Most 'global' reviews of species' responses to
841 climate change are not truly global. *Diversity and Distributions* 23(3): 231–234.
842 <https://doi.org/10.1111/ddi.12517>
- 843 FISHER, D. O., OWENS, I. P. F. & JOHNSON, C. N. 2001: The ecological basis of life history variation in
844 marsupials. *Ecology* 82(12): 3531–3540. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3531:TEBOLH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3531:TEBOLH]2.0.CO;2)
- 846 FRAZER, N. B. 1986: Survival from Egg to Adulthood in a Declining Population of Loggerhead
847 Turtles, *Caretta caretta*. *Herpetologica* 42(1): 47–55.
- 848 GAILLARD, J. M., YOCCOZ, N. G., LEBRETON, J. D., BONENFANT, C., DEVILLARD, S., LOISON, A., PONTIER, D.
849 & ALLAINE, D. 2005: Generation time: A reliable metric to measure life-history variation
850 among mammalian populations. *American Naturalist* 166(1): 119–123.
851 <https://doi.org/10.1086/430330>
- 852 GORMAN, T. A., MCMILLAN, B. R., ERB, J. D., DEPERNO, C. S. & MARTIN, D. J. 2008: Survival and cause-
853 specific mortality of a protected population of river otters in Minnesota. *American*
854 *Midland Naturalist* 159(1): 98–109. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2008\)159\[98:SACMOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2008)159[98:SACMOA]2.0.CO;2)
- 856 GOTELLI, N. J. & ELLISON, A. M. . 2010: *Princípios de Estatística em Ecologia*. 532 pp.

- 857 GRIFFITH, A. B., SALGUERO-GÓMEZ, R., MEROW, C. & MCMAHON, S. 2016: Demography beyond the
858 population. *Journal of Ecology* 104(2): 271–280. <https://doi.org/10.1111/1365->
859 2745.12547
- 860 GUNDERSON, A. R. & STILLMAN, J. H. 2015: Plasticity in thermal tolerance has limited potential to
861 buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*
862 *Sciences* 282(1808). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0401>
- 863 HEALY, K., EZARD, T. H. G., JONES, O. R., SALGUERO-GÓMEZ, R. & BUCKLEY, Y. M. 2019: Animal life
864 history is shaped by the pace of life and the distribution of age-specific mortality and
865 reproduction. *Nature Ecology and Evolution* 3(8): 1217–1224.
866 <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0938-7>
- 867 HILDE, C. H., GAMELON, M., SÆTHER, B. E., GAILLARD, J. M., YOCCOZ, N. G. & PÉLABON, C. 2020: The
868 Demographic Buffering Hypothesis: Evidence and Challenges. *Trends in Ecology and*
869 *Evolution* 35(6): 523–538. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.02.004>
- 870 HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. 1995: Spatiotemporal variation in demographic transitions of a
871 tropical understory herb: Projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65(2): 155–
872 192. <https://doi.org/10.2307/2937136>
- 873 HORVITZ, C., SCHEMSKE, D. W. & CASWELL, H. 1997: The Relative “Importance” of Life-History Stages
874 to Population Growth: Prospective and Retrospective Analyses. Pp. 247–271.
875 *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Springer
876 US, Boston, MA.
- 877 JONES, J. H. 2007: demogR: A Package for the Construction and Analysis of Age-structured
878 Demographic Models in R. *Journal of Statistical Software* 22(10).
879 <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i10>
- 880 JONES, J. H. 2011: Primates and the evolution of long, slow life histories. *Current Biology* 21(18):
881 R708–R717. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.025>
- 882 JONES, J. H. & TULJAPURKAR, S. 2015: Measuring selective constraint on fertility in human life
883 histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(29): 8982–8986.
884 <https://doi.org/10.1073/pnas.1422037112>
- 885 JONES, O. R., GAILLARD, J. M., TULJAPURKAR, S., ALHO, J. S., ARMITAGE, K. B., BECKER, P. H., BIZE, P.,
886 BROMMER, J., CHARMANTIER, A., CHARPENTIER, M., CLUTTON-BROCK, T., DOBSON, F. S., FESTA-
887 BIANCHET, M., GUSTAFSSON, L., JENSEN, H., JONES, C. G., LILLANDT, B. G., MCCLEERY, R., MERILÄ,
888 J., NEUHAUS, P., NICOLL, M. A. C., NORRIS, K., OLI, M. K., PEMBERTON, J., PIETIÄINEN, H.,
889 RINGSBY, T. H., ROULIN, A., SÆTHER, B. E., SETCHELL, J. M., SHELDON, B. C., THOMPSON, P. M.,
890 WEIMERSKIRCH, H., JEAN WICKINGS, E. & COULSON, T. 2008: Senescence rates are determined
891 by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters* 11(7): 664–673.
892 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01187.x>
- 893 JORDÃO, E. M. A. 2019: PhDs in Brazil are perishing even when they publish. *Nature human*
894 *behaviour* 3(10): 1015. <https://doi.org/10.1038/s41562-019-0723-2>
- 895 KAREIVA, P., MARVIER, M. & MCCLURE, M. 2000: Recovery and management options for
896 spring/summer chinook salmon in the Columbia River Basin. *Science* 290(5493): 977–
897 979. <https://doi.org/10.1126/science.290.5493.977>

- 898 KENDALL, B. E., FUJIWARA, M., DIAZ-LOPEZ, J., SCHNEIDER, S., VOIGT, J. & WIESNER, S. 2019: Persistent
899 problems in the construction of matrix population models. *Ecological Modelling*
900 406(June): 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.03.011>
- 901 LACY, R. 1993: VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis. *Wildlife*
902 *Research* 20(1): 45. <https://doi.org/10.1071/WR9930045>
- 903 LANDE, R., ENGEN, S. & SÆTHER, B.-E. 2017: Evolution of stochastic demography with life history
904 tradeoffs in density-dependent age-structured populations. *Proceedings of the National*
905 *Academy of Sciences* 201710679. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710679114>
- 906 LEBRETON, J. D., NICHOLS, J. D., BARKER, R. J., PRADEL, R. & SPENDELOW, J. A. 2009: Chapter 3 Modeling
907 Individual Animal Histories with Multistate Capture-Recapture Models. Vol. 41. 1st ed.
908 – Elsevier Ltd., 87–173 pp.
- 909 MALDONADO-CHAPARRO, A. A., BLUMSTEIN, D. T., ARMITAGE, K. B. & CHILDS, D. Z. 2018: Transient LTRE
910 analysis reveals the demographic and trait-mediated processes that buffer population
911 growth. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13148>
- 912 McDONALD, J. L., FRANCO, M., TOWNLEY, S., EZARD, T. H. G. G., JELBERT, K. & HODGSON, D. J. 2017:
913 Divergent demographic strategies of plants in variable environments. *Nature Ecology &*
914 *Evolution* 1(2): 0029. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0029>
- 915 MENGES, E. S. 2012: Population Viability Analysis for an Endangered Plant. 4(1): 52–62.
- 916 METCALF, C. J. E. & PAVARD, S. 2007: Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends*
917 *in Ecology and Evolution* 22(4): 205–212. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.12.001>
- 918 MORRIS, W. F. & DOAK, D. F. 2002: Quantitative conservation biology: theory and practice of
919 population viability analysis. *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of*
920 *Population Viability Analysis*
- 921 NISBET, E. 2007: Cinderella science. *Nature* 450(7171): 789–790.
922 <https://doi.org/10.1038/450789a>
- 923 ODUM, E. P. 2007: Fundamentos de Ecologia. *Journal of Anthropological Archaeology* 4(1998):
924 612.
- 925 PFISTER, C. A. 1998: Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary
926 predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of*
927 *Sciences* 95(1): 213–218. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.1.213>
- 928 PROMISLOW & HARVEY. 1990: Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history
929 variation among mammals. *Journal of Zoology* 220(3): 417–437.
930 <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04316.x>
- 931 RAMULA, S., KERR, N. Z. & CRONE, E. E. 2020: Using statistics to design and estimate vital rates in
932 matrix population models for a perennial herb. *Population Ecology* 62(1): 53–63.
933 <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12024>
- 934 RICKLEFS, R. E. 2010: *A Economia da Natureza*. Vol. 3. – 570 pp.

- 935 ROBINSON, N. M., SCHEELE, B. C., LEGGE, S., SOUTHWELL, D. M., CARTER, O., LINTERMANS, M., RADFORD,
936 J. Q., SKROBLIN, A., DICKMAN, C. R., KOLECK, J., WAYNE, A. F., KANOWSKI, J., GILLESPIE, G. R. &
937 LINDENMAYER, D. B. 2018: How to ensure threatened species monitoring leads to
938 threatened species conservation. *Ecological Management and Restoration* 19(3): 222–
939 229. <https://doi.org/10.1111/emr.12335>
- 940 SALGUERO-GÓMEZ, R. 2017: Applications of the fast–slow continuum and reproductive strategy
941 framework of plant life histories. *New Phytologist* 213(4): 1618–1624.
942 <https://doi.org/10.1111/nph.14289>
- 943 SALGUERO-GÓMEZ, R. 2021: The fast-slow continuum is not the end-game of life history evolution,
944 human or otherwise. *bioRxiv* 2021.03.09.434595.
945 <https://doi.org/10.1101/2021.03.09.434595>
- 946 SALGUERO-GÓMEZ, R., JONES, O. R., ARCHER, C. R., BEIN, C., BUHR, D., FARACK, C., GOTTSCHALK, F. F. F.,
947 HARTMANN, A., HENNING, A., HOPPE, G., RÖMER, G., RUOFF, T., SOMMER, V., WILLE, J., VOIGT,
948 J., ZEH, S., VIIEGG, D., BUCKLEY, Y. M., CHE-CASTALDO, J., HODGSON, D., SCHEUERLEIN, A.,
949 CASWELL, H., VAUPEL, J. W., SALGUERO GOMEZ, R., JONES, O. R., ARCHER, R., BEIN, C., DE BURH,
950 H., FARACK, C., GOTTSCHALK, F. F. F., HARTMANN, A., HENNING, A., HOPPE, G., ROEMER, G.,
951 RUOFF, T., SOMMER, V., WILLE, J., VOIGT, J., ZEH, S., VIIEGG, D., BUCKLEY, Y. M., CHE-CASTALDO,
952 J., HODGSON, D., SCHEUERLEIN, A., CASWELL, H., VAUPEL, J. W., SALGUERO-GÓMEZ, R., JONES, O.
953 R., ARCHER, C. R., BEIN, C., DE BUHR, H., FARACK, C., GOTTSCHALK, F. F. F., HARTMANN, A.,
954 HENNING, A., HOPPE, G., RÖMER, G., RUOFF, T., SOMMER, V., WILLE, J., VOIGT, J., ZEH, S.,
955 VIIEGG, D., BUCKLEY, Y. M., CHE-CASTALDO, J., HODGSON, D., SCHEUERLEIN, A., CASWELL, H.,
956 VAUPEL, J. W., SALGUERO GOMEZ, R., JONES, O. R., ARCHER, R., BEIN, C., DE BURH, H., FARACK,
957 C., GOTTSCHALK, F. F. F., HARTMANN, A., HENNING, A., HOPPE, G., ROEMER, G., RUOFF, T.,
958 SOMMER, V., WILLE, J., VOIGT, J., ZEH, S., VIIEGG, D., BUCKLEY, Y. M., CHE-CASTALDO, J.,
959 HODGSON, D., SCHEUERLEIN, A., CASWELL, H., VAUPEL, J. W., SALGUERO-GÓMEZ, R., JONES, O. R.,
960 ARCHER, C. R., BEIN, C., DE BUHR, H., FARACK, C., GOTTSCHALK, F. F. F., HARTMANN, A., HENNING,
961 A., HOPPE, G., RÖMER, G., RUOFF, T., SOMMER, V., WILLE, J., VOIGT, J., ZEH, S., VIIEGG, D.,
962 BUCKLEY, Y. M., CHE-CASTALDO, J., HODGSON, D., SCHEUERLEIN, A., CASWELL, H. & VAUPEL, J. W.
963 2016: COMADRE: A global data base of animal demography. *Journal of Animal Ecology*
964 85(2): 371–384. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12482>
- 965 SALGUERO-GÓMEZ, R., JONES, O. R., ARCHER, C. R., BUCKLEY, Y. M., CHE-CASTALDO, J., CASWELL, H.,
966 HODGSON, D., SCHEUERLEIN, A., CONDE, D. A., BRINKS, E., DE BUHR, H., FARACK, C., GOTTSCHALK,
967 F., HARTMANN, A., HENNING, A., HOPPE, G., RÖMER, G., RUNGE, J., RUOFF, T., WILLE, J., ZEH, S.,
968 DAVISON, R., VIIEGG, D., BAUDISCH, A., ALTWEGG, R., COLCHERO, F., DONG, M., DE KROON, H.,
969 LEBRETON, J. D., METCALF, C. J. E. E., NEEL, M. M., PARKER, I. M., TAKADA, T., VALVERDE, T.,
970 VÉLEZ-ESPINO, L. A., WARDLE, G. M., FRANCO, M. & VAUPEL, J. W. 2015: The compadre Plant
971 Matrix Database: An open online repository for plant demography. *Journal of Ecology*
972 103(1): 202–218. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12334>
- 973 SALGUERO-GÓMEZ, R., JONES, O. R., JONGEJANS, E., BLOMBERG, S. P., HODGSON, D. J., MBEAU-ACHE, C.,
974 ZUIDEMA, P. A., DE KROON, H. & BUCKLEY, Y. M. 2016: Fast–slow continuum and
975 reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of*
976 *the National Academy of Sciences* 113(1): 230–235.
977 <https://doi.org/10.1073/pnas.1506215112>
- 978 SALGUERO-GÓMEZ, R., SIEWERT, W., CASPER, B. B. & TIELBÖRGER, K. 2012: A demographic approach
979 to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical Transactions of the*

- 980 Royal Society B: Biological Sciences 367(1606): 3100–3114.
981 <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0074>
- 982 SALGUERO-GÓMEZ, R., VIOLLE, C., GIMENEZ, O. & CHILDS, D. 2018: Delivering the promises of trait-
983 based approaches to the needs of demographic approaches, and *vice versa*. *Functional*
984 *Ecology* 32(6): 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13148>
- 985 SANTOS, G. S., SALGUERO-GÓMEZ, R., DIAS, A. T. C. & KAJIN, M. 2021: To buffer or to be labile? A
986 framework to disentangle demographic patterns and evolutionary processes. *bioRxiv*.
- 987 SHELDON, K. S. 2019: Climate Change in the Tropics: Ecological and Evolutionary Responses at
988 Low Latitudes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 303–333.
989 <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-025005>
- 990 SHYU, E. & CASWELL, H. 2016: A demographic model for sex ratio evolution and the effects of sex-
991 biased offspring costs. *Ecology and Evolution* 6(5): 1470–1492.
992 <https://doi.org/10.1002/ece3.1902>
- 993 SHYU, E. & CASWELL, H. 2014: Calculating second derivatives of population growth rates for
994 ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 5(5): 473–482.
995 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12179>
- 996 SILVERTOWN, J., FRANCO, M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. 1993: Comparative Plant Demography--
997 Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody
998 and Herbaceous Perennials. *The Journal of Ecology* 81(3): 465.
999 <https://doi.org/10.2307/2261525>
- 1000 STARFIELD, A. M. 1997: A Pragmatic Approach to Modeling for Wildlife Management. *The Journal*
1001 *of Wildlife Management* 61(2): 261. <https://doi.org/10.2307/3802581>
- 1002 STEWART, G. W. 1993: On the early history of the singular value decomposition. *SIAM Review*
1003 35(4): 551–566.
- 1004 STOTT, I., HODGSON, D. J. & TOWNLEY, S. 2012: Popdemo: An R package for population demography
1005 using projection matrix analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 3(5): 797–802.
1006 <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00222.x>
- 1007 STUBBEN, C. & MILLIGAN, B. 2007: Estimating and analyzing demographic models. *Journal Of*
1008 *Statistical Software* 22(11): 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i11>
- 1009 TAYLOR, P. D., MACKENZIE, S. A., THURBER, B. G., CALVERT, A. M., MILLS, A. M., MCGUIRE, L. P. &
1010 GUGLIELMO, C. G. 2011: Landscape movements of migratory birds and bats reveal an
1011 expanded scale of stopover. *PLoS ONE* 6(11).
1012 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027054>
- 1013 VALENZUELA-SÁNCHEZ, A., WILBER, M. Q., CANESSA, S., BACIGALUPE, L. D., MUTHS, E., SCHMIDT, B. R.,
1014 CUNNINGHAM, A. A., OZGUL, A., JOHNSON, P. T. J. & CAYUELA, H. 2021: Why disease ecology
1015 needs life-history theory: a host perspective. *Ecology Letters* 24(4): 876–890.
1016 <https://doi.org/10.1111/ele.13681>
- 1017 VAN TIENDEREN, P. H. 2000: Elasticities and the Link Between Demographic and EVOLUTIONARY
1018 DYNAMICS. *The Journal of Ecology* 81(3): 666–679.

- 1019 VAN TIENDEREN, P. H. 1995: Life Cycle Trade-Offs in Matrix Population Models. *Ecology* 76(8):
1020 2482–2489. <https://doi.org/10.2307/2265822>
- 1021 VILLELLAS, J., MORRIS, W. F. & GARCIA, M. B. 2013: Variation in stochastic demography between
1022 and within central and peripheral regions in a widespread short-lived herb. *Ecology*
1023 94(6): 1378–1388. <https://doi.org/10.1890/12-1163.1>
- 1024 VIOLLE, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. & GARNIER, E. 2007: Let the
1025 concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882–892.
1026 <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- 1027 WISDOM, M. J. & MILLS, L. S. 1997: Sensitivity Analysis to Guide Population Recovery: Prairie-
1028 Chickens as an Example. *The Journal of Wildlife Management* 61(2): 302.
1029 <https://doi.org/10.2307/3802585>
- 1030 ZUCARATTO, R., SANTOS PIRES, A., GODOY BERGALLO, H. & PORTELA, R. de C. Q. 2021: Felling the giants:
1031 integral projection models indicate adult management to control an exotic invasive
1032 palm. *Plant Ecology* 222(1): 93–105. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01090-5>

1033

1034

1035 DECLARAÇÃO DE CONFLITO DE INTERESSE

1036 Os autores declaram não haver conflito de interesses.

1037

1038

1039 CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

1040 GSS – concepção, análise e escrita do manuscrito; MK – supervisão e revisão do

1041 manuscrito. Todos os autores participaram na revisão crítica do artigo e aprovação para

1042 submissão.

1043

1044 Gabriel Silva Santos, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7991-8807>1045 Maja Kajin, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9996-5897>

1046

1047

1048 **APÊNDICE 1**1049 **Multiplicação simples de matrizes por vetores**

1050 A multiplicação de matrizes pode ser pouco intuitiva à primeira vista para aqueles que
 1051 são pouco familiarizados com seu conceito. Por isso, vamos dar um exemplo aqui de
 1052 como podemos fazer essa operação.

1053 A multiplicação de matrizes mais comum para os fins citados no manuscrito é a
 1054 multiplicação de uma matriz por um vetor. Geralmente a matriz é o Modelo Populacional
 1055 Matricial (MPM) que será denotado por A , e o vetor é o número de indivíduos em cada
 1056 estágio ou classe etária em um período t , geralmente denotado por N_t . Aqui vamos adaptar
 1057 para idades a matriz da espécie *Lontra canadenses* disponibilizada em Gorman *et al.*
 1058 (2008), previamente apresentada nas figuras 1 e 3 e projetada por 15 anos como fizemos
 1059 na figura 2 e 4. Vamos começar a nossa projeção a partir de um conjunto aleatório de
 1060 indivíduos em cada classe etária. A esse conjunto de números representando o total de
 1061 indivíduos damos o nome de *vetor*, que será denotado aqui como N_0 já que não foi projeto
 1062 nenhuma vez até o momento. O script para essa operação está disponível no apêndice 2.

1063 Vamos considerar que:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0,17 & 0,65 \\ 0,60 & 0 & 0 \\ 0 & 0,60 & 0,76 \end{bmatrix} \text{ e } N_0 = \begin{bmatrix} 33 \\ 27 \\ 78 \end{bmatrix}, \text{ sendo que } N_0 = \begin{bmatrix} \text{indivíduos com 1 ano} \\ \text{indivíduos com 2 anos} \\ \text{indivíduos } > 2 \text{ anos} \end{bmatrix} \quad \text{eq.1}$$

1064 Sendo assim, para cada linha da matriz, iremos multiplicar seus elementos pelos
 1065 elementos do vetor populacional e somá-los:

$$N_1 = A * N_0 \quad \text{eq.2}$$

1066

$$N_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0,17 & 0,65 \\ 0,60 & 0 & 0 \\ 0 & 0,60 & 0,76 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 33 \\ 27 \\ 78 \end{bmatrix}$$

$$1067 \quad N_1 = \begin{bmatrix} (0 * 33) + (0,17 * 27) + (0,65 * 78) \\ (0,60 * 33) + (0 * 27) + (0 * 78) \\ (0 * 33) + (0,60 * 27) + (0,76 * 78) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 55 \\ 20 \\ 75 \end{bmatrix}$$

1068 Podemos projetar a população estudada para um próximo período, N_2 utilizando agora o
1069 número de indivíduos em N_1 . Ou seja, $N_2 = A * N_1$

$$1070 \quad N_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0,17 & 0,65 \\ 0,6 & 0 & 0 \\ 0 & 0,6 & 0,76 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 55 \\ 20 \\ 75 \end{bmatrix}$$

$$1071 \quad N_2 = \begin{bmatrix} 52 \\ 33 \\ 69 \end{bmatrix}$$

1072 E assim por diante para N_3, N_4, \dots , até N_t .

1073

1074 **Cálculo de autovalores:**

1075 Como demonstrado na figura 3 do manuscrito, se projetarmos o nosso modelo
1076 matricial de forma consecutiva teremos, em algum momento, uma taxa de crescimento
1077 fixa (crescimento assintótico) que é igual ao maior autovalor da matriz de interesse, e
1078 uma estrutura populacional estável (ou seja, sem mudanças em suas proporções) que
1079 equivale a um dos autovetores da matriz. Aqui vamos adotar uma abordagem um pouco
1080 diferente do que geralmente adota-se nos livros especializados para explicar autovalores
1081 e autovetores.

1082 Vamos então pegar o número de indivíduos em cada classe etária em um momento
1083 qualquer após a população alcançar o crescimento assintótico. Em outras situações
1084 chamaríamos ele de N_t mas vamos chamá-lo de w para manter a nomenclatura consistente
1085 com Caswell (2001). Como a proporção de indivíduos em w se mantém constante

1086 independente do período de tempo projetado, chamamos w de estrutura populacional
1087 estável. Se quisermos projetar nossa população a partir daqui temos duas possibilidades:
1088 1) podemos continuar projetando a nossa população da maneira normal, ou seja $N_{t+1} =$
1089 $A * w$; ou 2) podemos utilizar apenas o crescimento assintótico $N_{t+1} = \lambda_1 * w$ e
1090 obteremos a mesma projeção populacional. Isso significa que podemos dizer que $A * w =$
1091 $\lambda * w$.

1092 Perceba que aqui estamos utilizando apenas o autovalor dominante quando na
1093 verdade o número de autovalores será sempre igual ao número de estágios considerados
1094 no nosso MPM. Esses outros autovalores podem ser interessantes para propósitos
1095 específicos. Por exemplo, se quiséssemos avaliar a velocidade de retorno de uma
1096 população às condições iniciais após uma perturbação, poderíamos utilizar a métrica
1097 chamada de *damping ratio* que nada mais é do que o a magnitude da proporção entre o
1098 maior e o segundo maior autovalor, matematicamente $= \rho = \left| \frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right|$ (ver Tabela 1). A
1099 formulação completa para encontrar todos os autovalores de uma matriz é $(A - \lambda I) * x = 0$
1100 e vamos desenvolvê-la aqui para uma matriz hipotética. No apêndice 2 fornecemos o
1101 mesmo processo aplicado à população de *Lontra canadenses* utilizada nas figuras 1 e 3
1102 do manuscrito.

1103 ***Formulação matemática para encontrar os autovalores de uma matriz.***

1104 Sabemos que, uma vez alcançado o crescimento assintótico, tanto faz multiplicarmos o
1105 MPM pela estrutura etária estável, w , ou o crescimento assintótico pela estrutura etária
1106 estável. Ou seja:

$$A * w = \lambda * w \quad \text{eq.3}$$

1107 Em outras palavras, podemos dizer que não há diferença entre as duas formas de calcular
 1108 o crescimento populacional entre um intervalo de tempo. O que pode ser representado
 1109 matematicamente como:

$$\mathbf{A} * w - \lambda * w = 0 \quad \text{eq.4}$$

1110 Para deixar claro que estamos trabalhando com matrizes e não com o número absoluto de
 1111 indivíduos, a notação mais comum é:

$$(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) * w = 0 \text{ ou, como apresentado na primeira vez neste apêndice, } (\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) * x = 0$$

1113 Apesar de w ser equivalente a x , é comum darmos preferência para o uso de w para deixar
 1114 claro que essa fórmula apenas é correta quando a população alcançou o crescimento
 1115 assintótico. A letra \mathbf{I} por sua vez é uma matriz em que a sua diagonal é composta por 1 e
 1116 todo o resto é composto por 0 (veja em eq. 6). Essa matriz é chamada de *Matriz identidade*
 1117 e serve para transformar um vetor (um conjunto de números) em uma matriz. Abaixo
 1118 reproduzimos um exemplo disponível em Caswell (2001, pag. 665).

1119 No exemplo disponível em Caswell (2001), nossa matriz \mathbf{A} é representada abaixo. Como
 1120 podem ver, esse exemplo não é um MPM apesar das propriedades mencionadas acima
 1121 permanecerem as mesmas.

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix}, \quad \text{eq.5}$$

1122 Para encontrarmos os autovalores da matriz \mathbf{A} acima, precisamos igualá-la a zero pela
 1123 fórmula $(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) * w = 0$. Sendo assim teremos:

$$\left(\begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix} - \lambda * \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \right) * w = 0 \quad \text{eq.6}$$

1124 A vantagem de calcular os autovalores quando a população chega ao crescimento
 1125 assintótico é sabermos que a proporção de indivíduos em w será constante. Se esse valor
 1126 é constante podemos assumir que ele é 1, ou seja, engloba todos os indivíduos. Como
 1127 qualquer número multiplicado por 1 é igual a ele mesmo, podemos simplesmente ignorá-
 1128 lo. Note a matriz identidade \mathbf{I} , onde sua diagonal é preenchida com 1 como foi
 1129 mencionada acima, sendo multiplicada por λ . Como resultado temos a fórmula a seguir:

$$\left(\begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix} - \lambda * \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \right) * 1 = 0 \quad \text{Eq.7}$$

1130 Agora podemos resolvê-la até onde for possível.

$$1131 \quad \left(\begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \lambda \end{bmatrix} \right) * 1 = 0$$

$$1132 \quad \left(\begin{bmatrix} 3 - \lambda & -6 \\ 2 & -5 - \lambda \end{bmatrix} \right) * 1 = 0$$

$$1133 \quad = \begin{bmatrix} 3 - \lambda & -6 \\ 2 & -5 - \lambda \end{bmatrix} = 0$$

1134 Estamos quase lá. A equação acima representa finalmente a fórmula $(A - \lambda I) * x = 0$. Agora
 1135 podemos encontrar todos os autovalores de uma única vez. Porém, para isso, precisamos
 1136 lançar mão de um novo conceito, o conceito de *determinantes*. Determinantes são, por
 1137 definição, a função matemática que compreende todas as propriedades características da
 1138 matriz. Para encontrar o determinante de uma matriz 2 x 2 basta multiplicar os elementos
 1139 da matriz de forma cruzada e somar os seus produtos. O resultado final dessa operação é
 1140 um polinômio como mostramos abaixo para o resultado da equação que acabamos de
 1141 obter. Outro conceito importante é o conceito de *função característica da matriz*. Sempre
 1142 que a matriz tiver dimensão maior ou igual a dois a busca por seus determinantes, como
 1143 feito acima, irá necessariamente chegar a um polinômio. A esse polinômio, dá-se o nome
 1144 de *função característica da matriz*.

$$\begin{bmatrix} 3-\lambda & -6 \\ 2 & -5-\lambda \end{bmatrix} = 0 \quad \text{Eq.7}$$

$$1145 \quad = [(-6) * 2] - [(3 - \lambda) * (-5 - \lambda)] = 0$$

$$1146 \quad = [(-12)] - [-15 - 3\lambda + 5\lambda + \lambda^2] = 0$$

$$1147 \quad = -\lambda^2 - 2\lambda + 3 = 0$$

1148 Finalmente, para encontrar os dois autovalores da nossa matriz de exemplo, basta
 1149 aplicarmos a fórmula quadrática (fórmula de Báskara) e encontrarmos os dois valores
 1150 possíveis onde o polinômio característico da matriz seja igual a 0.

Fórmula quadrática = $\frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$

$$1151 \quad x' = \frac{-(-2) + \sqrt{(-2)^2 - 4 * (-1) * 3}}{2 * (-1)} = -3$$

$$1152 \quad x'' = \frac{-(-2) - \sqrt{(-2)^2 - 4 * (-1) * 3}}{2 * (-1)} = 1$$

1153 No caso da matriz hipotética mencionada acima os autovalores serão, em ordem de
 1154 grandeza, $\lambda_1 = 1$ e $\lambda_2 = -3$. Quando temos um polinômio de segundo grau, aquele onde a
 1155 incógnita aparece apenas como λ e λ^2 é simples de resolvermos essa questão como
 1156 fizemos acima, no entanto à medida que nosso MPM aumenta de tamanho maiores as
 1157 ordens do polinômio característico dessa matriz e outras técnicas matemáticas são
 1158 necessárias para resolvê-lo. Por essa razão limitei-me a replicar o exemplo demonstrado
 1159 em Caswell (2001) para uma matriz hipotética de dimensão 2 x 2. No apêndice 2
 1160 fornecemos os códigos em R para calcular os autovalores da matriz que utilizamos como
 1161 exemplo e aplicamos a mesma técnica à matriz de *Lontra canadensis* previamente
 1162 utilizada.

1163 Cálculo das sensitividades e elasticidades

1164 Como havíamos comentado, as sensitividades podem ser calculadas diretamente a partir
1165 da derivada parcial de cada elemento da matriz (eq. 8) ou a partir de simulações. É mais
1166 fácil demonstrar como se calcula a sensitividade e elasticidade a partir de simulações e
1167 por isso mais informações são demonstradas no apêndice 2 desse artigo. Antes disso, é
1168 necessário lembrar que a derivada é parcial justamente por calcular como a mudança em
1169 um elemento da matriz afeta o crescimento populacional se e somente se todos os outros
1170 elementos da matriz continuam iguais.

$$S_{a_{ij}} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \quad \text{eq.8}$$

1171 Relembre que a sensitividade se refere à contribuição absoluta que uma pequena mudança
1172 em cada célula da matriz (ou taxa vital em nosso MPM) irá resultar no crescimento
1173 populacional. Se quiséssemos saber a contribuição proporcional precisaríamos
1174 reescalonar esses valores e nossa fórmula seria um pouco diferente:

$$E_{a_{ij}} = \frac{a_{ij} \lambda}{\lambda} * \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \quad \text{eq.9}$$

1175

1176

1177

1178

1179

1180

1181 **Tabela A1. Revisão não extensiva de usos e aplicações a partir dos modelos**
 1182 **populacionais matriciais. Scripts com exemplos para cada um dos cálculos estão**
 1183 **disponíveis no apêndice 2.**

Métrica	Cálculo	Interpretação	Exemplo
Taxa de reprodução líquida	$R_0 = \sum l(x)b(x)$	Número médio de fêmeas produzidas por cada fêmea ao longo da vida. Na fórmula R_0 é equivalente ao número de prole produzida (b) em cada classe etária (x) descontada a probabilidade de sobrevivência (l). Essa notação é melhor entendida no contexto de tabelas de vida (ver Gotelli (2009)).	
Tempo de geração	$T = \frac{\log R_0}{\log \lambda_1}$	Há diversas definições para tempo de geração. Aqui usaremos a proposta por Caswell (2001) que é o tempo necessário para que uma população cresça equivalente ao R_0	(Caswell 2001)
Sensibilidade (Derivada de 1ª Ordem)	$S_{a_{ij}} = \frac{d\lambda}{da_{ij}}$	$S_{a_{ij}}$ = Contribuição do parâmetro demográfico para o crescimento populacional assintótico (λ)	(Wisdom and Mills 1997)
		$S_{a_{ij}}$ = Intesidade da seleção natural atuando no parâmetro demográfico (a_{ij})	(Coulson et al. 2006)
Elasticidade (Derivada de 1ª Ordem)	$E_{a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{d\lambda}{da_{ij}}$	$E_{a_{ij}}$ = Contribuição relativa do parâmetro demográfico para o crescimento populacional	Caswell (2001)
Elasticidade estocástica (Derivada de 1ª Ordem)	$E_{a_{ij}}^S = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{d\lambda}{da_{ij}}$	$E_{a_{ij}}^S$ = Contribuição relativa do parâmetro demográfico para o crescimento populacional	(Tuljapurkar et al. 2003)
Elasticidade estocástica com respeito da variância (Derivada de 1ª Ordem Proporcional)	$E_{a_{ij}}^S = E_{ij}^{S^\mu} + E_{ij}^{S^\sigma}$	$E_{ij}^{S^\sigma}$ = Contribuição relativa da variância do parâmetro demográfico para o crescimento populacional	(Tuljapurkar et al. 2003)
Efeito da variação das taxas vitais no	$E_{ij}^{S^\sigma} = E_{a_{ij}}^S - E_{ij}^{S^\mu}$	T= Efeito total da variação nos parâmetros demográficos no crescimento populacional	(Haridas and Tuljapurkar 2005)

crescimento populacional			
Sensibilidade da sensibilidade (Derivada de 2ª Ordem)	$S^2_{a_{ij}} = \frac{d^2\lambda}{d^2a_{ij}}$	$S^2 > 0$ Seleção disruptiva - Aumenta variação <hr/> $S^2 < 0$ Seleção estabilizadora - Reduz variação	(Caswell 1996)
Resiliência* (“damping ratio”)	$\rho = \frac{\lambda_1}{ \lambda_2 }$	Tempo necessário para que uma população retorne ao crescimento assintótico. Os valores de <i>damping ratio</i> (ρ) são melhores entendidos quando comparados entre populações. Populações com menores valores de ρ retornam mais fácil ao crescimento assintótico do que aquelas com maiores valores de ρ	Caswell (2001) (Capdevila et al. 2020)
Demanda conflitante (Trade-off)	$trade - off = -\frac{e_s}{e_f}$	Trade-off = demanda conflitante	(Jones and Tuljapurkar 2015)

1184 *Existem diferentes fórmulas, apenas a disponível no pacote *popbio* foi

1185 demonstrada aqui.

1186

1187 **APÊNDICE 2**

1188 Perspectiva dos Códigos em R disponíveis no apêndice 2 desse capítulo

1189 Disponível em: https://ecosantos.github.io/MPM_Gentil



The screenshot shows a web browser window with the address bar displaying 'ecosantos.github.io/MPM_Gentil/'. The page title is 'Apêndice 2'. The main heading is 'Apêndice 2' in a large, bold font. Below the heading, the text reads: 'Modelos populacionais matriciais aplicados à ecologia: Uma introdução à teoria e a prática - Em preparação'. A table below provides author and publication information:

AUTHOR	AFFILIATION	PUBLISHED
Gabriel S. Santos	Universidade do Estado do Rio de Janeiro	May 24, 2021

Below the table, a paragraph states: 'O que você está vendo aqui é a versão preliminar do artigo "Modelos populacionais matriciais aplicados à ecologia: Uma introdução à teoria e a prática". Clique em [Artigo](#) ou [Apêndice 1](#) para acessar cada um dos respectivos documentos ou vá no meu repositório do Github [aqui](#)'.

1190

Configurações iniciais

1191

1192

Este preprint foi submetido sob as seguintes condições:

- Os autores declaram que estão cientes que são os únicos responsáveis pelo conteúdo do preprint e que o depósito no SciELO Preprints não significa nenhum compromisso de parte do SciELO, exceto sua preservação e disseminação.
- Os autores declaram que os necessários Termos de Consentimento Livre e Esclarecido de participantes ou pacientes na pesquisa foram obtidos e estão descritos no manuscrito, quando aplicável.
- Os autores declaram que a elaboração do manuscrito seguiu as normas éticas de comunicação científica.
- Os autores declaram que os dados, aplicativos e outros conteúdos subjacentes ao manuscrito estão referenciados.
- O manuscrito depositado está no formato PDF.
- Os autores declaram que a pesquisa que deu origem ao manuscrito seguiu as boas práticas éticas e que as necessárias aprovações de comitês de ética de pesquisa, quando aplicável, estão descritas no manuscrito.
- Os autores declaram que uma vez que um manuscrito é postado no servidor SciELO Preprints, o mesmo só poderá ser retirado mediante pedido à Secretaria Editorial do SciELO Preprints, que afixará um aviso de retratação no seu lugar.
- Os autores concordam que o manuscrito aprovado será disponibilizado sob licença [Creative Commons CC-BY](#).
- O autor submissor declara que as contribuições de todos os autores e declaração de conflito de interesses estão incluídas de maneira explícita e em seções específicas do manuscrito.
- Os autores declaram que o manuscrito não foi depositado e/ou disponibilizado previamente em outro servidor de preprints ou publicado em um periódico.
- Caso o manuscrito esteja em processo de avaliação ou sendo preparado para publicação mas ainda não publicado por um periódico, os autores declaram que receberam autorização do periódico para realizar este depósito.
- O autor submissor declara que todos os autores do manuscrito concordam com a submissão ao SciELO Preprints.