

Módulo 11

Sensibilidade e elasticidade

11.1 Introdução

A taxa de crescimento da população, medida por λ_1 ou por r , é determinada pela acção combinada das taxas vitais de sobrevivência e fertilidade de todas as idades da população. Esta relação está sumariada na equação de Lotka, nas equações do valor reprodutivo, na relação entre os elementos da matriz de projecção e as taxas vitais, e na equação característica que se apresenta abaixo. Alterações nas taxas vitais causadas, quer por factores extrínsecos à população, quer por factores naturais impostos pelo homem, reflectem-se na abundância da população com maior ou menor intensidade. Uma vez que a acção das taxas vitais sobre a taxa de crescimento é feita de forma combinada, a previsão das consequências de alterações nas taxas por simples inspecção visual da LT ou da matriz de projecção, está longe de ser fácil. Por outras palavras, a taxa de crescimento da população deve ter diferentes *sensibilidades* a mudanças em l_x e em m_x , dependendo da(s) idade(s) afectada(s). Seria interessante dispor de instrumentos objectivos de medida destas sensibilidades. Mais do que pura curiosidade intelectual, o conhecimento da sensibilidade da população a alterações em diferentes partes do seu ciclo de vida tem implicações práticas e teóricas muito importantes, nomeadamente no domínio da sua conservação e gestão.

As implicações são evidentes. Se existe interesse em conservar a população, deve ser dada atenção redobrada às passagens do ciclo de vida mais influentes para a taxa de crescimento da população. Por exemplo, investir no aumento da sobrevivência da idade x_1 , pode ser muito mais compensador do que investir no aumento da sobrevivência da idade x_2 ou na reprodução da idade x_3 . O mesmo interesse existe, embora por razões contrárias, se a população for considerada uma peste a manter sob controle. A exploração comercial de populações também deve ponderar conceitos de sensibilidade e elasticidade. As consequências de capturar animais não são independentes das idades dos animais explorados. Se as taxas de sobrevivência artificialmente diminuídas forem as mais influentes sobre λ_1 , o efeito da exploração afectará mais seriamente o crescimento populacional. Finalmente, num mundo de recursos limitados, para que taxas vitais devam ser direccionados os maiores esforços de monitorização, com vista a projectar o futuro da população? Erros cometidos na estimação das taxas de maior sensibilidade devem ter consequências mais graves do que nas de menor sensibilidade.

O assunto tem também implicações no domínio mais teórico do estudo evolutivo de estratégias de vida (Pianka 1978, Roughgarden 1979, Yodzis 1989). O Teorema Fundamental da Selecção Natural estabelece que a adaptabilidade global da população é maximizada pela selecção natural, a uma taxa proporcional à variabilidade genética da população (Roughgarden 1979). A

adaptabilidade da população, ou *fitness*, pode ser quantitativamente representada pela taxa de crescimento r , e esta, por sua vez, é função das taxas vitais das várias fases do ciclo de vida. A variabilidade genética produz indivíduos cujas taxas vitais se desviam dos valores médios reinantes na população. De entre estes, a selecção natural favorece os indivíduos que aumentam em número mais rapidamente. Quais as componentes do ciclo de vida que estão sob uma pressão selectiva mais intensa ?

11.2 Sensibilidade e elasticidade: definição e significado

A taxa de crescimento, λ , é função das taxas vitais de sobrevivência e fertilidade:

$$\lambda = f(l_1, l_2, \dots, m_1, m_2, \dots)$$

Imagine-se um gráfico em que λ é posto em ordenadas e uma das taxas vitais, que represento por a_i , é posta em abcissas. A inclinação da curva que representa a variação de λ em função de a_i , quando todas as outras taxas vitais se mantêm constantes, é a **sensibilidade** de λ a mudanças em a_i , simbolicamente s_i . Se se repetisse esta experiência para todas as taxas vitais, o resultado seria um conjunto de curvas com diferentes inclinações. Essas inclinações mostram como λ responde a mudanças nas taxas vitais. Matematicamente, a variação de λ em função da variação em a_i é a derivada parcial de λ em ordem a a_i :

$$s_i = \frac{d\lambda}{da_i} \quad [11.1]$$

Num gráfico com escala aritmética, intervalos iguais correspondem a variações iguais. Contudo, as taxas não estão na mesma unidade e têm gamas de valores diferentes. As taxas l_x variam entre 0 e 1, mas as taxas m_x e a própria taxa λ variam entre 0 e $+\infty$. Uma pequena mudança não tem, portanto, o mesmo significado em taxas que funcionam em escalas diferentes. Faz portanto mais sentido pensar em termos de variações médias relativas, i.e. em variações percentuais, por outras palavras, em elasticidades.

A **elasticidade**, simbolicamente e_i , é a variação percentual de λ , relativamente à variação percentual de a_i . Em termos gráficos, trata-se de imaginar o gráfico do logaritmo de λ em função do logaritmo de a_i . A inclinação dessa curva é a elasticidade de λ a alterações em a_i . Os eixos logarítmicos são usados porque intervalos iguais correspondem a proporções iguais. Matematicamente, a elasticidade é o *quociente entre as variações percentuais* de λ e a_i :

$$e_i = \frac{1}{\lambda} \frac{\Delta\lambda}{\Delta t} \bigg/ \frac{1}{a_i} \frac{\Delta a_i}{\Delta t} \quad [11.2]$$

Quando se considera o que sucede num instante infinitesimal de tempo ($\Delta t \rightarrow 0$), passamos ao conceito de derivada,

$$e_i = \frac{1}{\lambda} \frac{d\lambda}{dt} \bigg/ \frac{1}{a_i} \frac{da_i}{dt}$$

Simplificando,

$$e_i = \frac{a_i}{\lambda} \frac{d\lambda}{da_i} \quad [11.3]$$

[11.3] é a definição matemática de elasticidade.

Recordando a definição da derivada do logaritmo,

$$\frac{d \operatorname{Ln} \lambda}{d\lambda} = \frac{1}{\lambda}, \quad \frac{d \operatorname{Ln} a_i}{da_i} = \frac{1}{a_i}$$

a equação [11.3] também se pode escrever,

$$e_i = \frac{d \operatorname{Ln} \lambda}{d \operatorname{Ln} a_i} \quad [11.4]$$

É possível demonstrar que a soma das elasticidades iguala a unidade, $\sum e_i = 1$ (Mesterton-Gibbons 1993). Pode-se portanto interpretar cada e_i como uma proporção da elasticidade total de λ . Também é possível constatar que o valor de λ é igual à soma das taxas a_i , ponderadas pelas suas sensibilidades. Para isso, multiplique-se $\sum e_i = 1$ por λ :

$$\lambda = \lambda \sum e_i$$

usando [11.3] para escrever e_i em termos das taxas vitais e multiplicando o λ pelas parcelas do somatório,

$$\lambda = \sum a_i \frac{d\lambda}{da_i}$$

Recordando o significado da sensibilidade, dado por [11.1],

$$\lambda = \sum a_i s_i \quad [11.5]$$

Quer dizer, os coeficientes da matriz de projecção contribuem de forma aditiva para λ , sendo cada um ponderado pela respectiva sensibilidade.

Dois reparos para finalizar esta secção. Primeiro, a sensibilidade pode ser usada para calcular o impacto sobre λ de alterações a uma taxa que seja nula, $a_i = 0$. Pode-se calcular, por exemplo, qual seria o impacto sobre a taxa de crescimento de que, uma idade até aí infértil ($m_x = 0$), subitamente se tornasse fértil. A sensibilidade pode portanto ser usada para investigar alterações evolutivas drásticas no ciclo de vida, pois nada impede que a derivada [11.1] seja calculada em torno do ponto 0. A elasticidade, pelo contrário, não pode ser usada para investigar este tipo de problemas. Não é possível calcular o logaritmo de $a_i = 0$ em [11.4] e, na equação [11.3], $a_i = 0$ implica sempre $e_i = 0$.

Não seria possível calcular, por exemplo, a elasticidade de λ ao aumento da longevidade média de uma espécie.

O segundo reparo diz respeito à validade dos cálculos de s_i e e_i por meio das equações [11.1] e [11.3]. Tanto a sensibilidade como a elasticidade são derivadas. Dão a inclinação *local* de λ no ponto a_i . Não podem ser usadas para prever o resultado de grandes perturbações em a_i , uma vez que as funções em causa ($\lambda=f(a_i)$, $i=1, 2, \dots$) são provavelmente não-lineares. Apesar disso, na prática [11.1] e [11.3] são muitas vezes usadas para grandes alterações em a_i (ou $\ln a_i$) e desempenham bem o seu papel. Existe evidência de que, pelo menos do ponto de vista *qualitativo*, as elasticidades são bastante robustas na previsão de alterações em λ causadas por grandes alterações em a_i , por outras palavras, conseguem continuar a prever qual a sequência ordenada dos a_i com maior elasticidade (Kroon *et al.* 2000). Uma abordagem mais correcta, evidentemente, seria introduzir a alteração pretendida em a_i e projectar sucessivamente a população até à DEE, a fim de calcular o novo valor de λ .

11.3 Cálculo da sensibilidade e elasticidade – I. A equação característica

As definições de s_i e e_i implicam o cálculo da derivada de λ em ordem a cada taxa vital a_i . Mas isto implica, evidentemente, o conhecimento de uma função $\lambda=f(a_i)$ que relacione as duas quantidades. Essa função existe e pode ser deduzida a partir da Life Table (via equação de Lotka), da matriz de projecção ou do próprio gráfico do ciclo de vida (GCV). Na verdade, essa função, conhecida como equação característica, é como que um elo unificador dessas três entidades. Em seguida, vou deduzi-la a partir da Life Table (LT), depois ensino uma técnica para a deduzir a partir do GCV.

Equação característica a partir da LT

Recorde-se a equação de Lotka,

$$1 = \sum_{x=0}^L m_x l_x e^{-rx} \quad [11.6]$$

Esta equação encerra em si uma relação entre a taxa de crescimento e as taxas de fertilidade e sobrevivência de todas as idades. Vou colocar essa relação de forma mais transparente, considerando um exemplo simples de uma população com três idades, que tenha a LT da Tabela 11.1.

Tabela 11.1. Life Table (LT) de uma população hipotética, com 3 idades

Idade (x)	l_x	S_x	m_x
0	1	0.240	0
1	0.240	0.242	20
2	0.058	0.000	24
3	0.000		

A expansão da equação de Lotka para esta população é,

$$1 = \sum_{x=0}^2 m_x l_x e^{-rx} = m_0 l_0 e^{-r \cdot 0} + m_1 l_1 e^{-r \cdot 1} + m_2 l_2 e^{-r \cdot 2} \quad [11.7]$$

Recordando a equivalência existente entre as taxas de crescimento, $e^r = \lambda$, quando se referem à mesma unidade de tempo, recordando que $l_1 = S_0$, $l_2 = S_0 S_1$, $l_3 = S_0 S_1 S_2$, ... e notando, finalmente, que $m_0 = 0$, a equação [11.7] pode-se escrever,

$$1 = m_1 S_0 \lambda^{-1} + m_2 S_0 S_1 \lambda^{-2}$$

Passando todas as parcelas para o lado esquerdo do sinal igual e multiplicando tudo por λ^2 (a fim de eliminar λ^{-2}), obtém-se o seguinte polinómio de grau 2:

$$\lambda^2 - m_1 S_0 \lambda - m_2 S_0 S_1 = 0 \quad [11.8]$$

A equação [11.8] é a **equação característica** da população, permite obter λ_1 , e relacionar λ_1 com todas as taxas vitais da LT. É um polinómio que, neste exemplo tem duas raízes, as quais correspondem a dois valores possíveis para λ . Um deles deve ser a taxa de incremento desta população. Substituindo m_x e S_x pelos seus valores numéricos que estão na Tabela 11.1, a equação [11.8] fica,

$$\lambda^2 - (20)(0.24)\lambda - (24)(0.24)(0.242) = 0$$

isto é,

$$\lambda^2 - 4.8\lambda - 1.3939 = 0 \quad [11.9]$$

Usando a fórmula resolvente da equação do 2º grau, é fácil verificar que [11.9] tem duas raízes:

$$\lambda_1 = 5.075, \lambda_2 = -0.2747,$$

sendo λ_1 a taxa de incremento da população.

Equação característica a partir do GCV

A mesma população deve ter a mesma equação característica, quer esta seja obtida da LT ou do GCV. Para o resultado ser o mesmo, é necessário converter a LT em GCV de forma cuidadosa. Tomando o exemplo da Tabela 11.1, é necessário converter os l_x e m_x em parâmetros da Matriz de Leslie (P_i e F_i) e desenhar o GCV de forma adequada. Apesar da população ter três idades ($x=0, 1, 2$) e, portanto, 3 estádios ($i=1, 2, 3$), a visualização que o ecologista tem da população não é a mesma, caso esta seja recenseada logo antes da reprodução ($p \approx 1$) ou logo após a reprodução ($p \approx 0$). Estas diferentes visualizações traduzem-se em GCV's diferentes.

(NOTA – OS PARÁGRAFOS SEGUINTE REPETEM UM TEXTO JÁ INCLUIDO NA TEORIA DO MÓDULO 10 SOBRE O GCV. TRATA-SE DA PASSAGEM DE UMA LT AO GCV).

Suponhamos, para começar, que $p \approx 1$. O gráfico da Figura 11.1 ilustra a situação. Apesar de haver 3 estádios no ciclo de vida, na prática o ecologista só “vê” 2 estádios, o primeiro correspondente à idade $x=1$ e o segundo correspondente à idade $x=2$. Na verdade, a fase inicial do ciclo de vida correspondente a $x=0$ anos de idade, não é “vista” senão quando os indivíduos vão fazer 1 ano de idade. A Figura 11.2 ilustra o GCV correspondente.

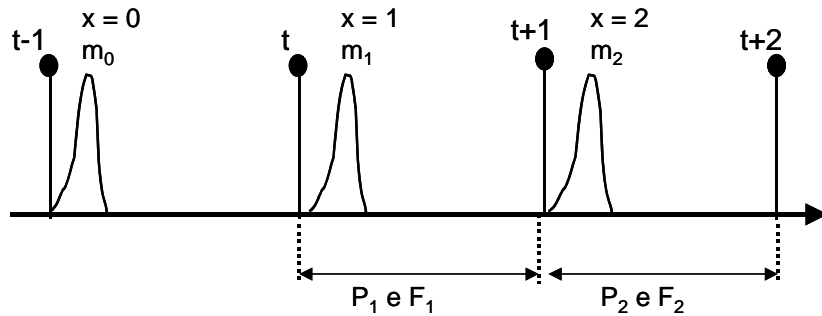
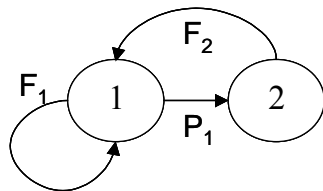


Figura 11.1. Uma coorte nascida no intervalo $(t-1, t)$, só é contabilizada pelo recenseamento ocorrido em t , quando os indivíduos têm quase 1 ano de idade. Estes indivíduos são contabilizados de novo em $t+1$, calculando-se nessa altura o parâmetro de sobrevivência P_1 , que de facto se aplica quase exclusivamente à sobrevivência da idade $x=1$. Em $t+2$ já não há indivíduos da coorte na sondagem, pois nenhum chega a fazer 3 anos de idade (cf. Tabela 11.1).

a)



b)

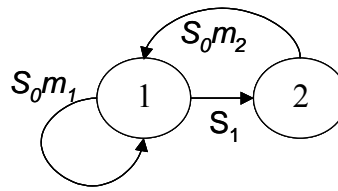


Figura 11.2a,b. O GCV correspondente à LT da Tabela 11.1, quando o recenseamento é feito imediatamente antes da reprodução. O estágio 1 corresponde à idade $x=1$ e o estágio 2 à idade $x=2$. a) Arcos identificados pelos elementos da matriz de Leslie. b) Arcos identificados pelas taxas da LT.

Usando as regras para calcular os parâmetros da Matriz de Leslie (ML) a partir da LT, tendo em atenção que $p \approx 1$, obtêm-se $P_i = l_{i+1}/l_i$, o que significa que $P_1 = S_{x=1}$, $P_2 = S_{x=2} = 0$ e $P_3 = 0$. No que respeita à fertilidade, tem-se $F_i = l_i m_i$, mas como $l_1 = S_{x=0}$, fica $F_i = S_0 m_i$. A Figura 11.2 apresenta os arcos definidos, quer em termos dos elementos da ML, quer em termos das taxas vitais da LT. Nesta situação pré-reprodução, o estágio 1 (idade $x=1$) tem um autoloop, pois contribui com descendência para si próprio, uma vez que a fertilidade deste estágio é maior que zero ($m_1 > 0$).

Suponhamos agora que $p \approx 0$. A Figura 11.3 ilustra a situação. Neste caso o ecologista acompanha os 3 estádios do ciclo de vida e deve representá-los no GCV. Os 3 estádios correspondem, sucessivamente, às idades $x=0, 1, 2$.

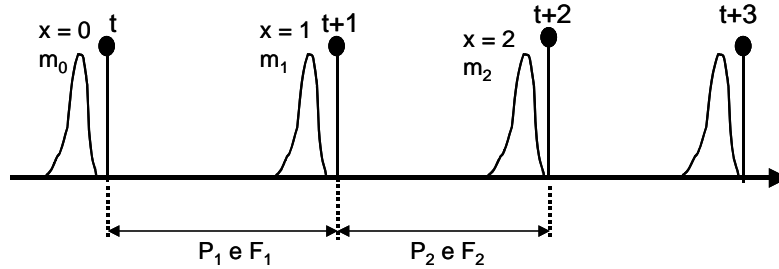


Figura 11.3. Uma coorte nascida imediatamente antes de t , é contabilizada no recenseamento de t , quando os indivíduos ainda têm praticamente 0 anos de idade. Estes indivíduos são contabilizados de novo em $t+1$, calculando-se nessa altura o parâmetro de sobrevivência P_1 , que corresponde à sobrevivência da idade $x=0$. Em $t+2$ estima-se P_2 , que corresponde a S_1 . Em $t+3$ já não há sobreviventes da coorte.

A Figura 11.4 ilustra o GCV correspondente à situação $p \approx 0$. Neste caso, $P_i = l/l_{i-1}$ ou seja, $P_1 = S_{x=0}$, $P_2 = S_{x=1}$. No que respeita à fertilidade, tem-se $F_i = P_i m_i = S_{i-1} m_i$, ou seja, $F_1 = S_0 m_1$, $F_2 = S_1 m_2$.

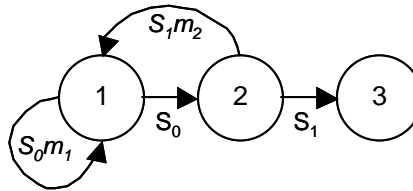


Figura 11.4. O GCV correspondente à LT da Tabela 11.1, quando o recenseamento é feito imediatamente após a reprodução. O estágio 1 corresponde à idade $x=0$, o estágio 2 à idade $x=1$ e o estágio 3 à idade $x=2$. Os arcos estão identificados pelos elementos da LT.

Prossigamos agora o objectivo desta secção – a construção da equação característica a partir do GCV. A sequência de operações que enumero a seguir, ilustra como se deve proceder. Para exemplificar, uso o caso $p \approx 1$ (Figura 11.2 b).

1. Multipliquem-se os coeficientes de todos os arcos do gráfico por λ^{-1} . Os arcos passam a ser: $S_0 m_1 \lambda^{-1}$, $S_0 m_2 \lambda^{-1}$ e $S_1 \lambda^{-1}$. Acabámos de fazer a chamada transformação-Z do gráfico (Caswell 2001, Ebert 1999).

2. Considerem-se todos os loops presentes no gráfico. Para cada um deles, efectuar o produto de todos os arcos que compõem o loop (já com a transformação-Z). No gráfico da Figura 11.2b, temos dois loops,

$$\underline{1^\circ \text{ loop}}: S_0 m_1 \lambda^{-1} \quad \underline{2^\circ \text{ loop}}: S_0 \lambda^{-1} S_1 m_2 \lambda^{-1} = S_0 S_1 m_2 \lambda^{-2}$$

3. Somem-se todos estes produtos, subtraia-se a soma de 1 e iguale-se o resultado a 0. No nosso exemplo:

$$1 - S_0 m_1 \lambda^{-1} - S_0 S_1 m_2 \lambda^{-2} = 0$$

4. Elimine-se o λ^{-i} que tem o expoente mais negativo, multiplicando tudo por λ^i . No nosso exemplo, trata-se de multiplicar tudo por λ^2 ,

$$\lambda^2 - S_0 m_1 \lambda^1 - S_0 S_1 m_2 = 0 \quad [11.10]$$

Esta equação é igual à anterior equação [11.8]. Acabamos de construir a equação característica a partir do GCV.

Exercício – verificar que o resultado seria o mesmo se se tivesse usado o GCV da Figura 11.4

Agora que já sabemos obter a equação característica, retomemos o fio à meada principal. Como calcular, na prática, sensibilidades e elasticidades ?

11.4 Cálculo da sensibilidade e elasticidade – II. Cálculos numéricos

O cálculo numérico de s_i e e_i pode ser feito recorrendo à equação característica. O método tem quatro passos principais que enumeramos a seguir. Para ilustrar os passos, vou retomar a nossa população hipotética, cuja LT está na Tab. 11.1 e cujo GCV está na Figura 11.2 ou 11.4 (qualquer um deles representa a população).

1º Passo

Procure-se uma função que relacione λ com as taxas vitais, a_i , da LT. A principal candidata é a equação característica. No nosso exemplo (eq. 11.10) é,

$$f(\lambda, a_i) = \lambda^2 - m_1 S_0 \lambda - m_2 S_0 S_1 = 0 \quad [11.11]$$

2º Passo

A equação característica, tal como a equação de Lotka, não permite em geral explicitar λ em função das taxas vitais, pois em geral é um polinómio de grau elevado. Pretendemos, no entanto, obter a derivada de λ em ordem aos a_i 's (recordar equação 11.1). Para isso recorreremos a um teorema do Cálculo, relativo à derivada de funções implícitas, que sumarizo a seguir.

Teorema 11.1

Seja $F(x, y)$ uma função de duas variáveis, sendo y , ela própria, uma função diferenciável de x . Considere-se a equação implícita $F(x, y)=0$ e suponhamos que se pretende obter a derivada de y em ordem a x . Então,

$$\frac{dy}{dx} = - \frac{dF/dx}{dF/dy}$$

A demonstração tira partido da regra de derivação de funções compostas de duas variáveis e pode ser encontrada por exemplo em Anton (1999, p. 926).

O teorema diz que todas as derivadas parciais de λ em ordem aos a_i 's, podem ser obtidas derivando [11.11] em ordem a cada a_i e dividindo o resultado pela derivada de [11.11] em ordem a λ . É o que faço a seguir.

3º Passo

As derivadas de [11.11], $f(\lambda, a_i)$, em ordem a S_0, S_1, m_1, m_2 e λ são, respectivamente:

$$\frac{df(\lambda, a_i)}{dS_0} = -m_1\lambda - m_2S_1 \quad [11.12]$$

$$\frac{df(\lambda, a_i)}{dS_1} = -m_2S_0 \quad [11.13]$$

$$\frac{df(\lambda, a_i)}{dm_1} = -S_0\lambda \quad [11.14]$$

$$\frac{df(\lambda, a_i)}{dm_2} = -S_0S_1 \quad [11.15]$$

$$\frac{df(\lambda, a_i)}{d\lambda} = 2\lambda - m_1S_0 \quad [11.16]$$

Podemos já calcular as sensibilidades de acordo com [11.1]. A derivada de λ em ordem a S_0 é o quociente de [11.12] por [11.16] afectado de sinal negativo. A derivada de λ em ordem a S_1 é o quociente de [11.13] por [11.16] afectado de sinal negativo, e assim sucessivamente. Usando os valores numéricos das taxas vitais na Tabela 11.1 e recordando que $\lambda=5.075$:

$$\frac{d\lambda}{dS_0} = \frac{m_1\lambda + S_1m_2}{2\lambda - S_0m_1} = 20.059 \quad [11.17]$$

$$\frac{d\lambda}{dS_1} = \frac{S_0m_2}{2\lambda - S_0m_1} = 1.077 \quad [11.18]$$

$$\frac{d\lambda}{dm_1} = \frac{S_0\lambda}{2\lambda - S_0m_1} = 0.228 \quad [11.19]$$

$$\frac{d\lambda}{dm_2} = \frac{S_0S_1}{2\lambda - S_0m_1} = 0.011 \quad [11.20]$$

4º Passo

As elasticidades podem ser calculadas multiplicando cada sensibilidade por a_i/λ (eq. [11.2]). A Tabela 11.2 resume os resultados.

Tabela 11.2. Sensibilidade e elasticidade da taxa de crescimento, λ , relativamente às taxas vitais da população cuja LT está na Tab. 11.1. As sensibilidades foram calculadas nas eqs. [11.17] a [11.20] e as elasticidades resultam da aplicação de [11.3].

Taxa vital	(a_i)	(1) Sensibilidade	(2) a_i/λ	(1)x(2) Elasticidade
S_0	0.24	20.059	0.047	0.949
S_1	0.242	1.077	0.048	0.051
m_1	20	0.228	3.941	0.899
m_2	24	0.011	4.729	0.052

11.5 Sensibilidade e elasticidade: interpretação

A secção 11.2 e, em particular, as equações [11.1] e [11.2], deixaram as indicações necessárias à interpretação, respectivamente, da sensibilidade e da elasticidade.

Suponhamos que a taxa vital a_i sofre uma variação absoluta Δa_i . A variação absoluta, $\Delta \lambda$, que ela provoca em λ é (eq. 11.1): $\Delta \lambda = s_i \Delta a_i$. Suponhamos que a taxa vital a_i sofre uma variação percentual $x\%$. A variação percentual, $y\%$, que ela provoca em λ é (eq. 11.2): $y\% = e_i x\%$.

Retome-se o nosso exemplo numérico (Tabs. 11.1 e 11.2). Suponhamos que a sobrevivência da idade 0, S_0 , aumenta 10%. Isto é, passa de 0.240 para 0.264, sendo portanto a variação absoluta $\Delta S_0 = 0.264 - 0.24 = 0.024$. A variação absoluta e a variação relativa que isto provoca na taxa de crescimento λ são, respectivamente,

$$\text{variação absoluta em } \lambda = (\text{sensibilidade a } S_0 \times \Delta S_0) = 20.059 \times 0.024 = 0.481$$

$$\text{variação relativa em } \lambda = (\text{elasticidade a } S_0 \times 10\%) = 0.949 \times 0.1 = 9.5\%$$

o novo valor de λ seria $5.075 + 0.481 = 5.556$.

Na Tabela 11.3 ilustram-se as consequências para λ de aumentos de 10% em todas as taxas vitais desta população.

Tabela 11.3. Consequências *a longo prazo* para a taxa de crescimento, λ , em termos de aumento absoluto (7ª e 8ª colunas) e de aumento percentual (9ª coluna), de um aumento de 10% nas taxas vitais da população. Quando uma das taxas aumenta, as outras assumem-se constantes.

Taxa vital	(1)		(2)		(3)		(4)		(2) x (3)		10% x (4)	
	Valor inicial	Aumento de 10%	Novo valor	Sensibilidade	Elasticidade	Aumento em λ	Novo λ	% aumento em λ				
S_0	0.24	0.024	0.264	20.059	0.949	0.481	5.556	9.4860				
S_1	0.242	0.0242	0.2662	1.077	0.051	0.026	5.101	0.5136				
m_1	20	2	22	0.228	0.899	0.456	5.531	8.9852				
m_2	24	2.4	26.4	0.011	0.052	0.026	5.101	0.5202				

O exame da tabela sugere que a melhor estratégia evolutiva para esta espécie seria aumentar a sobrevivência da idade 0 ou a fertilidade da idade de primeira reprodução. Esta estratégia seria melhor do que aumentar a fertilidade da idade 2 ou do que aumentar a sobrevivência dos mais velhos (apesar de $m_2 > m_1$). Convém lembrar que a análise não é totalmente fiável para grandes alterações nos parâmetros de sobrevivência, uma vez que a relação entre λ e as taxas vitais não deve ser linear; 10% de variação, no entanto, parece um aumento perfeitamente ao alcance destes instrumentos de estudo.

11.6. Tópicos sobre sensibilidade e elasticidade

As sensibilidades e elasticidades são alguns dos instrumentos mais poderosos de que dispomos para fins de conservação e gestão de populações. A literatura especializada tem-lhes dedicado atenção crescente, à medida que se acumula informação demográfica detalhada sobre as populações. As elasticidades são utilizadas para decidir quais as fases do ciclo de vida mais importantes para fins de conservação. A utilização destes instrumentos é normalmente acompanhada de outros instrumentos de análise e de considerações sobre temas directamente associados. Entre estes, um dos mais importantes é o papel desempenhado pela *variabilidade* a que os parâmetros demográficos (sobrevivências, fertilidades) estão sujeitos e a forma como esta variabilidade se repercute na taxa global de crescimento da população, λ_1 . Em termos mais pragmáticos, a gestão de populações também não se pode alhear da *facilidade logística* com que se podem manipular os parâmetros demográficos. Pode acontecer, por exemplo, que os parâmetros com maior elasticidade sejam os que envolvem maiores custos de manipulação. Isto obriga a considerações sobre o balanço custo-benefício de diferentes formas de gerir a população. No início do século, a revista *Ecology* dedicou um volume especial às vertentes teóricas e práticas da utilização de elasticidades em gestão de populações, onde estes e muitos outros tópicos avançados são abordados numa série de artigos. Os estudantes interessados devem consultar – *Ecology* **81**(3) pp. 605-708, 2000.

Sem pretender de forma alguma ser exaustivo, selecciono uma série de conclusões e considerações, provenientes de leituras mais ou menos erráticas sobre o tema (Tuljapurkar and Caswell 1997, Ebert 1999, *Ecology* **81**(3) 2000, Caswell 2001). Algumas destas conclusões poderiam ter sido já antecipadas, pelo menos em parte, a partir do exemplo dado acima.

Só os parâmetros demográficos que integram loops no GCV contribuem para λ e, portanto, têm elasticidades superiores a zero.

Os parâmetros que intervêm em autoloops do GCV têm tendência para ter elasticidades elevadas. Um exemplo familiar é o forte estímulo ao crescimento dado pela reprodução muito cedo no ciclo de vida. Um segundo exemplo são ciclos de vida em organismos de grande longevidade com um autoloop na fase adulta. O valor de λ tende a ser bastante sensível a este autoloop.

Loops muito longos tendem a dar menores contribuições para λ do que loops curtos. Os parâmetros demográficos envolvidos em cada tipo de loops, devem tendencialmente ter elasticidades, respectivamente, menores e maiores. Por exemplo, o adiamento da reprodução alonga o comprimento dos loops que começam e acabam no primeiro estágio do GCV. O resultado é que os nascimentos deixam de dar um impulso tão forte para o aumento de λ . Em geral, é sabido que o adiamento da reprodução diminui λ .

A análise de elasticidades não analisa as consequências de diferentes tipos de variação nos parâmetros demográficos. As elasticidades são em geral calculadas com base em valores médios das taxas a_i , ignorando a variação natural destes valores e o seu impacto em λ . Esta variação pode ser aleatória, sistemática, ou associada a factores ambientais. O grau de variabilidade natural das taxas a_i não é igual para todas. Uma conclusão interessante, que tem emergido com o acumular de relatos de análises demográficas na literatura, é que os parâmetros com maior elasticidade tendem a ser os que têm menor variabilidade natural, e vice-versa (Pfister 1998, Kroon et al 2000, Wisdom et al 2000). Isto sugere que, de alguma forma, a selecção natural actua de modo a criar ciclos de vida em que as taxas com maior impacto na adaptabilidade (sensu 'fitness') da população são as que têm menor variabilidade. Uma vez que as taxas com menor elasticidade têm maior variabilidade, é possível que a contribuição para a variabilidade da taxa global de crescimento, λ , esteja mais repartida por todas as taxas vitais do que uma simples análise de elasticidades poderia sugerir.

Há muitas circunstâncias em que a selecção das taxas vitais sobre as quais devem ser focados os esforços de gestão, têm de ter em atenção factores diversos que ultrapassam a análise de elasticidades. Considere-se, por exemplo, as espécies de grande longevidade, como as árvores tropicais. A partir de certa idade, a sobrevivência destes organismos é elevadíssima, próxima de 1, quando se considera a unidade de tempo em que o ecologista opera (em geral 1 ano, 5 anos, ou mesmo 10 anos). A reprodução com sucesso destes organismos, contudo, é um acontecimento raro e, por isso, em geral, a elasticidade está quase toda concentrada nos auto-loops da fase adulta. Esta elasticidade, porém, não é muito informativa para fins de conservação destas populações, porque não é possível melhorar significativamente a sobrevivência dos estádios adultos. Será preferível concentrar esforços nas taxas de reprodução e no crescimento, de menor elasticidade e maior variabilidade. Um efeito semelhante, ainda que não tão extremo, pode também surgir em vertebrados de grande longevidade em que os estádios adultos tenham grande contribuição para a elasticidade. É importante notar que, nestes casos, sem grande margem de manobra para melhorar a sobrevivência dos adultos, existe contudo ampla margem para a sobrevivência dos adultos ser drasticamente diminuída por causas adversas à população. A elevada elasticidade destes parâmetros torna-a vulnerável, por exemplo, à exploração comercial da fase adulta.

Literatura Citada

Anton, H. 1999. 6th Ed. *Calculus*. John Wiley & Sons, NY.

Caswell, H. 2001 (2nd ed). *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer.

Ebert, T.A. 1999. *Plant and Animal Populations. Methods in Demography*. Academic Press, San Diego, Calif.

Kroon, H. J Groenendael, J Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**(3):607-618.

Mesterton-Gibbons M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: A postscript to de Kroon et al. *Ecology* **74**: 2467-2468.

Pfister, CA. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences US* **95**:213-218.

Pianka ER. 1978. 2nd Ed. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, NY.

Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Pub., NY.

Wisdom, MJ, LS Mills, and D Doak. 2000. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* **81**(3):628-641.

Yodzis P. 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row Publ., NY.