

Módulo 14

Population Viability Analysis (PVA)

14.1 Os fenómenos aleatórios e o caminho para a extinção

Muitas populações selvagens, outrora abundantes e ocupando vastas áreas geográficas, encontram-se actualmente reduzidas a uma ou mais pequenas populações, relativamente isoladas e, eventualmente, em risco de extinção. As principais razões para esta situação são em geral de natureza determinística. Exemplos são a exploração continuada de populações para fins comerciais; a destruição directa do seu habitat natural por acções humanas associadas à construção de imóveis, agricultura, deflorestação, exploração de minérios etc.; a introdução de espécies exóticas competidoras, predadoras ou parasitas; a introdução gradual de poluentes e substâncias tóxicas na cadeia alimentar ou, mais recentemente, a acção indirecta do homem através de alterações climáticas globais. A maior parte destas causas determinísticas podem ser identificadas sem ambiguidade, mas são em geral difíceis de interromper. Mesmo quando travadas, as suas consequências podem não ser revertíveis. Quando uma população biológica é reduzida a um número relativamente pequeno de indivíduos, mesmo após remoção das causas que levaram a essa situação, a população torna-se vulnerável a outras forças que podem conduzi-la à extinção.

Em pequenas populações, os factores de natureza aleatória são particularmente importantes. A maior parte das derradeiras extinções de populações deveu-se a razões de natureza aleatória e não necessariamente à continuação das causas que as conduziram a essa situação. Os factores aleatórios não têm em geral impacto sobre grandes populações – a mortalidade excessiva de indivíduos numa parte da sua distribuição geográfica, por exemplo, é compensada por valores normais de mortalidade noutras partes da distribuição e por mortalidades pontualmente diminutas noutras partes. Globalmente, a população não se ressent da “má sorte” local. O mesmo não sucede com populações pequenas, geograficamente isoladas. Mais tarde ou mais cedo, uma catástrofe natural pode ocorrer e liquidar a população de forma irreversível.

O processo de extinção de uma população outrora grande, em geral, pode ser visto desta forma esquemática. Primeiro, causas determinísticas extrínsecas à população, actuando de forma continuada, subdividem-na e reduzem-na a um pequeno número de populações mais ou menos isoladas. Segundo, estas pequenas populações ficam sujeitas a grandes flutuações, devidas a causas essencialmente intrínsecas e aleatórias. Ocorrem extinções locais sucessivas e, gradualmente, toda a população colapsa.

Na natureza, a maior parte dos factores que influenciam a população têm, simultaneamente, características determinísticas e estocásticas (= aleatórias). Por exemplo, um nível elevado de caça furtiva pode ser tratado como um processo determinístico que mata todos os anos um número fixo de indivíduos. Contudo, também pode ser tratado como um processo aleatório, atribuindo-se a cada indivíduo uma certa probabilidade de ser morto, mas permitindo-se que o número exacto de animais mortos varie todos os anos. Se a população fôr muito grande e a proporção de animais mortos também, estas duas formas de encarar o processo devem originar resultados idênticos – a componente determinística do processo domina. Contudo, se a população é pequena ou o número de animais mortos muito pequeno, o número de animais realmente mortos (num modelo ou na natureza) pode variar muito, sendo o processo dominado pela componente aleatória.

Valerá a pena notar que a maior parte dos passos do ciclo de vida de uma espécie podem ser equiparados a processos de amostragem aleatória. Por exemplo, o número de recém-nascidos presentes numa ninhada, o número destes recém-nascidos que sobrevive ao primeiro ano de vida, a detecção de condições de alimentação e refúgio adequadas, as condições climáticas que os sobreviventes encontram na altura de se reproduzirem, o encontro com um parceiro para acasalar, etc., tudo isto tem natureza aleatória quando considerado a nível individual. Numa grande população, podemos atribuir probabilidades médias a estes parâmetros populacionais, mas estes valores médios têm associada variabilidade natural e, esta variabilidade, faz sentir o seu efeito tanto mais quanto mais pequena fôr a população. As oscilações de abundância a que uma população pequena está sujeita, causadas pela variabilidade intrínseca a cada fase do ciclo de vida, fazem com que mais tarde ou mais cedo a abundância da população seja trazida para zero.

14.2 Análise de Viabilidade Populacional (PVA)

A análise de viabilidade populacional (PVA, do original anglo-saxónico “Population Viability Analysis”) consiste na identificação dos factores que influenciam o destino da população, determinísticos e aleatórios, e na sua utilização para quantificar a probabilidade de extinção num período de tempo previamente definido. Este é o sentido mais habitual dado ao termo PVA, mas não é o único e está intimamente associado a outros termos semelhantes, nascidos nas décadas de 1980 e 1990 (ver caixa ao fundo desta secção).

Shaffer (1981), um dos pioneiros em bioconservação, sugeriu várias formas para efectuar uma PVA. Provavelmente o mais rigoroso e credível, seria seguir o destino de várias populações da espécie em causa, com uma gama de tamanhos diferentes, no habitat em causa durante vários anos. Seria possível avaliar quais as condições mínimas necessárias para garantir a persistência da população. Existem alguns estudos destes, mas raramente isto é exequível e, quando se trata de populações à beira da extinção, precisamente as que mais requerem estudos de PVA, são praticamente impossíveis.

Uma segunda via consiste em desenvolver modelos matemáticos analíticos que, uma vez estimados os valores dos seus parâmetros, permitam o cálculo da probabilidade de extinção. Existem vários exemplos de modelos analíticos em Ecologia – os mais conhecidos são o modelo de crescimento exponencial e a equação logística. Na sua maioria são modelos simples e com poucos

parâmetros (r , K , etc.). Existem esforços no sentido de desenvolver modelos mais realistas, porém, a nossa ignorância acerca da ecologia da população em causa não permite em geral a construção de modelos suficientemente fiáveis para que possamos confiar nas estimativas da probabilidade de extinção que deles derivam. A própria complexidade matemática é um problema. Um modelo fiável teria de incorporar os quatro grandes factores que influem na probabilidade de extinção – a demografia, o comportamento, a genética da população e o ambiente (biótico e abiótico). Não existem modelos analíticos que incorporem os quatro e, mesmo que fossem construídos, a sua complexidade matemática seria tão grande que, provavelmente, não teriam solução analítica, pelo que teriam de ser tratados recorrendo a meios computacionais.

Uma terceira possibilidade para efectuar PVA consiste no recurso a modelos simulativos implementados computacionalmente. Estes consistem em “algoritmos”, i.e. conjuntos de regras que são efectuadas sequencialmente pelo computador, em instantes de tempo sucessivos e discretos, não existindo qualquer preocupação de tratamento matemático formal do modelo. Ao contrário dos modelos analíticos simples, os modelos simulativos são em geral altamente específicos de uma dada população. Isto tem vantagens e inconvenientes. Por um lado, permitem acomodar explicitamente muitos pormenores específicos duma população (ou duma meta-população) num habitat particular. A grande velocidade de processamento dos computadores actuais, permitem que estes modelos incorporem informações acerca dos numerosos factores que influem na dinâmica da população, incluindo, inclusivé, fenómenos comportamentais que afectam, por exemplo, a migração e a reprodução. Por outro lado, as conclusões que deles derivam não são generalizáveis, nem mesmo a outras populações da mesma espécie em habitats diferentes. Não é possível retirar regras gerais de dinâmica de populações selvagens a partir das conclusões de uma população particular.

Esta terceira via é actualmente a mais generalizada e útil. Tanto quanto é do meu conhecimento, Starfield and Bleloch (1986) escreveram o primeiro livro pedagógico, pioneiro na aplicação desta via e, actualmente, a principal referência bibliográfica sobre a mesma é ainda o livro com mais de 10 anos de Burgman *et al* (1993). Entre os modelos simulativos, existe um tipo particular que será o adoptado neste módulo – os chamados modelos baseados no indivíduo (do original anglo-saxónico “individual-based models”). Nestes modelos segue-se, unidade de tempo a unidade de tempo, o destino de cada um dos indivíduos da população. Com base em probabilidades médias estabelecidas pelo investigador, decide-se em cada unidade de tempo, um a um, se cada indivíduo sobrevive, se se reproduz, quantos filhos tem, se migra, etc. Para uma panorâmica das origens e variedade destes modelos, o estudante deve consultar DeAngelis and Gross (1992). No Módulo intitulado “Variabilidade” da disciplina de Dinâmica Populacional, nomeadamente na simulação feita em folha de Excel nas aulas práticas, os estudantes tiveram um primeiro contacto com este tipo de modelos. Utilizaram-se probabilidades pré-estabelecidas de sobreviver e de ter descendentes num intervalo de tempo (t , $t+1$), para calcular o destino dos indivíduos, um a um, e construir uma curva de risco para a população.

A PVA está intimamente relacionada com um termo que, historicamente, a antecedeu – a “minimum viable population” (MVP), introduzida por Shaffer (1981). A MVP é uma estimativa do número mínimo de indivíduos necessário para assegurar a persistência da população. Uma vez que a abundância da população é apenas uma das características que determinam o futuro da mesma, a PVA pode ser considerada uma generalização deste conceito, já que pretende integrar todos os factores influentes na probabilidade de persistência da população. Originalmente, Shaffer definiu a MVP como sendo a abundância mínima da população que tem 99% de probabilidade de persistência durante 1000 anos. Uma definição alternativa, é considerar a MVP como a abundância abaixo da qual o destino da população passa a ser determinado predominantemente pelos factores aleatórios que regem os processos demográficos e ambientais. Nesse sentido, a PVA pode ser considerada como qualquer metodologia conducente à determinação da MVP.

Na década de 1980, o termo MVP foi erradamente interpretado como referindo-se a um número de indivíduos bem definido, abaixo do qual a extinção era certa e acima do qual a persistência estava garantida. O processo de extinção, contudo, é essencialmente aleatório e, por isso, na segunda metade da década de 1980 e início da de 1990, vários biólogos (Starfield and Bleloch 1986, Soulé 1987, Simberloff 1988, Gilpin 1989, Shaffer 1990, Burgman *et al* 1993) colocaram ênfase no desenvolvimento de métodos para estimar a probabilidade de extinção em períodos de tempo pré-definidos sob um cenário demográfico e ambiental pré-especificado. Este conjunto de métodos teve vários nomes que podem-se considerar sinónimos e, curiosamente, todos com a sigla PVA: Population Vulnerability Analysis, Population Viability Assessment e, o mais popular, Population Viability Analysis. Na década de 1990, a PVA foi cada vez mais integrada em estratégias gerais de conservação e gestão de populações, ao incorporar nas projecções do futuro da população cenários de manipulação humana – adição de indivíduos à população, remoção de indivíduos, protecção conferida a certas fases do ciclo de vida, etc.

14.3 Modelação e PVA

Sendo uma metodologia para quantificar probabilidades, a PVA tem necessariamente de se basear num modelo explícito do processo de extinção. Em geral, o modelo subjacente à PVA considera duas categorias de factores: determinísticos e estocásticos. Os determinísticos representam forças agindo persistentemente no mesmo sentido (o valor da taxa de incremento, a exploração comercial, a fragmentação do habitat, a degradação ambiental por poluição, etc.) e tendem a determinar o destino da população a longo prazo, podendo conduzi-la a valores de abundância perigosamente baixos. Perigosamente porque, nessa altura, a dinâmica da população pode ser dominada pelos factores aleatórios. Mesmo que as causas determinísticas de declínio sejam interrompidas, os factores aleatórios podem ainda assim extinguir uma população pequena.

A representação do crescimento da população por meio duma única taxa de incremento, ou duma variação percentual por unidade de tempo, é extremamente útil, pela sua simplicidade e

capacidade de sintetizar num único número as consequências dum conjunto complexo de factores que influem no crescimento. O mesmo se passa quando se pretende ter também em atenção fenómenos de regulação dependente da densidade e se utiliza a equação logística, ou outra considerada apropriada para representar o crescimento. Este tipo de modelos, porém, negligencia as flutuações no número de indivíduos causadas por eventos aleatórios ao longo do ciclo de vida. São modelos que capturam a informação essencial respeitante ao crescimento *médio* da população e permitem projectar o seu futuro.

Quando se lida com grandes populações, negligenciar as flutuações causadas pela natureza aleatória dos fenómenos demográficos, não só não tem importância como é até recomendável. Numa população com dezenas de milhar de indivíduos, uma descrição detalhada do percurso de cada indivíduo ao longo do tempo, não só se arrisca a paralisar a unidade de processamento do nosso computador, como pode obscurecer o padrão geral de crescimento da população. Estaríamos a estudar árvores, sem nunca perceber a dinâmica da floresta. Mas com populações pequenas a situação é totalmente diferente.

Para avaliar a vulnerabilidade duma população à extinção, não é suficiente utilizar uma simples taxa de incremento ou um modelo ecológico determinístico de crescimento populacional. As flutuações do efectivo populacional omitidas em tais modelos podem, só por si, extinguir a população e, por isso, são elas próprias o principal motivo de preocupação. Para compreender e prever a vulnerabilidade da população à extinção, é necessário um modelo que incorpore os factores aleatórios causadores de flutuações imprevisíveis, para além dos que determinam as tendências gerais da população a longo prazo. São muitos os factores de aleatoriedade – o processo de nascimento e morte, quando considerado a nível individual, a natureza aleatória da determinação do sexo e dos acontecimentos relacionados com a reprodução, as variações ambientais, as alterações no património genético (deriva genética, consanguinidade), os acontecimentos catastróficos (doenças, cheias, secas, fogos), etc.

Uma solução possível para lidar com tantos factores de natureza aleatória é fornecida pelos chamados modelos baseados no indivíduo. Estes modelos seguem, passo a passo, o destino de cada um dos indivíduos da população e, com base em probabilidades médias determinadas pelo investigador, em cada unidade de tempo decidem se sobrevivem, se se reproduzem, se migram, etc. Um dos modelos mais popularizados deste tipo é o *Vortex* e será o adoptado neste módulo. O *Vortex* (versão 9.31, Jan/2004) e respectivo manual (versão 9.21) podem ser obtidos gratuitamente em <http://www.vortex9.org/vortex.html>

14.4 VORTEX

O *Vortex* cria uma representação de cada indivíduo em memória e segue o seu destino em cada unidade de tempo enquanto este é vivo. O programa mantém informação sobre o sexo, idade e os pais de cada indivíduo. Em cada unidade de tempo, o programa determina se acontece algum evento demográfico ao indivíduo (sobrevive ? acasala ? quantos descendentes tem e qual o seu sexo ? migra ? é capturado ? se o indivíduo sobrevive, o programa envelhece-o 1 unidade de tempo). O programa admite grande quantidade de informação específica da população em causa, no habitat em causa. Idealmente, toda esta informação devia ser estimada a partir de dados empíricos reais, mas

alguma pode ser adoptada apenas pela sua plausibilidade e outra pode não ser sequer usada. Dada a incerteza que habitualmente rodeia todo este tipo de informação, o estudo de qualquer população com o Vortex (aliás, com qualquer programa de simulação) requer, em geral, extensivos estudos de sensibilidade dos resultados às variações nas informações introduzidas no modelo. Em seguida revejo parte da metodologia usada pelo Vortex e, depois, a sequência de operações realizadas.

Estocasticidade demográfica

O Vortex determina a ocorrência de acontecimentos probabilísticos, como a reprodução, tamanho da ninhada, determinação do sexo e a morte, usando um gerador de números pseudo-aleatórios (npa's) de forma idêntica ao que foi feito no módulo "Variabilidade" da disciplina de Dinâmica Populacional. Para cada um destes acontecimentos, é gerado um npa a partir duma distribuição pré-especificada (uniforme, normal e poisson são as mais usadas) e, se este número for inferior à probabilidade especificada pelo utilizador, determina-se que o acontecimento ocorreu, simulando-se desta forma um processo binomial.

Quando é necessário gerar observações de uma binomial com média p e desvio-padrão s , primeiro determina-se o número de observações, N , que produziria o valor de s mais próximo do valor de s requerido, de acordo com a expressão,

$$N = \frac{p(1-p)}{s^2}$$

geram-se então N npa's a partir duma distribuição uniforme (0, 1) a fim de obter o resultado pretendido. Se o valor de N for superior a 25, utiliza-se a distribuição normal, a qual constitui uma boa aproximação à binomial para N grande. O Vortex possui um algoritmo para gerar npa's com distribuição normal.

Variação ambiental e catástrofes

O Vortex aceita que as taxas de natalidade e mortalidade e o K (carrying capacity) estejam sujeitos a variabilidade ambiental. Estes parâmetros tomam um valor médio especificado pelo utilizador e um desvio-padrão (devido a variação ambiental) também especificado. As variações anuais nas probabilidades de reprodução e mortalidade são modeladas com a distribuição binomial. A variação ambiental em K é modelada com a distribuição normal: em cada unidade de tempo, gera-se um valor para K , válido para essa unidade, usando uma distribuição normal com média e desvio-padrão especificado pelo utilizador.

O Vortex também aceita que a população possa estar sujeita a vários tipos de catástrofes, com probabilidade especificada pelo utilizador. Ocorre uma catástrofe numa dada unidade de tempo, se um npa gerado (a partir de uma uniforme entre 0 e 1) for inferior à probabilidade especificada para a catástrofe ocorrer. Quando ocorre uma catástrofe, as probabilidades de sobrevivência e de reprodução são multiplicadas por um factor "de severidade" especificado pelo utilizador (um número entre 0 e 1).

Regulação dependente da densidade populacional

O Vortex aceita (opcionalmente) que a reprodução seja uma função da densidade da população. Duas situações são possíveis: (1) pode-se tornar a percentagem de fêmeas disponíveis para

reprodução progressivamente menor quando a densidade populacional é muito alta e (2) pode-se introduzir um efeito de Allee. O efeito de Allee é a diminuição da probabilidade de ocorrerem acasalamentos e reprodução em densidades populacionais muito baixas, devido à baixa probabilidade de encontro entre os sexos, fenómenos comportamentais ou outras razões.

A mortalidade no Vortex é tomada como uma função dependente da densidade, uma vez introduzido um valor para K (carrying capacity). Quando a população excede K, é imposta uma mortalidade adicional a todas as idades, de forma a trazer a população de volta a K – qualquer indivíduo pode morrer com igual probabilidade devido a este processo de truncagem. O Vortex, portanto, interpreta o K como um *limite máximo* de densidade populacional que não deve ser ultrapassado e não como um valor *médio* em torno do qual a densidade populacional oscila.

A sequência de operações efectuadas pelo programa, no que respeita apenas a aspectos não relacionados com a componente de Genética Populacional, i.e., apenas a aspectos demográficos, comportamentais e ambientais, pode ser sumariada da seguinte maneira:

Sequência de operações do Vortex

1. O utilizador é interrogado acerca do nome do projecto que quer criar, do número de unidades de tempo (vou assumir que são anos) durante as quais será feita a simulação, número de réplicas que deseja efectuar, qual o critério para considerar a população extinta (N abaixo de um valor crítico ou o desaparecimento dos indivíduos de um dos sexos) e mais um grande número de parâmetros populacionais relacionados com mortalidade, natalidade, sistema de reprodução, sex-ratio, dependência da densidade, migração, comportamento, variabilidade ambiental (EV, de 'environmental variability') e actividades humanas que afectam directamente a população. A EV é introduzida na forma de um desvio-padrão associado a alguns dos parâmetros introduzidos (mortalidades por idade e K).
2. É calculada a taxa de crescimento determinística (r) a partir das taxas de natalidade e mortalidade, usando as técnicas usuais em análise da Life Table (LT). É calculado também o tempo de geração e a distribuição etária estável (DEE). Recorde-se que estas técnicas da LT assumem taxas de mortalidade e reprodução constantes, ausência de um K limitante, ausência de limitações comportamentais à reprodução (como necessidade de haver haréns, ou outras semelhantes) e população em DEE. O efeito de eventuais catástrofes (introduzidas pelo utilizador no ponto 1 acima) é tido em atenção calculando taxas de mortalidade e natalidade que são médias ponderadas dos valores em anos sem e com catástrofes – a ponderação é feita com a probabilidade da catástrofe não-ocorrer e ocorrer.
3. Adota-se uma população inicial para começar as simulações. No ponto 1, o utilizador informou o Vortex se quer iniciar com a população em DEE (e um N inicial pré-definido) ou se pretende iniciar com uma estrutura etária específica. As probabilidades das fêmeas produzirem ninhadas de cada tamanho possível são então ajustadas, de forma a ter em atenção possíveis efeitos de dependência da densidade especificados pelo utilizador no ponto 1.

4. As taxas de natalidade, mortalidade e o K para o primeiro ano, são ajustadas de forma a ter em atenção a EV. Assume-se que esta tem distribuição binomial, no que respeita às taxas de natalidade e mortalidade, e que tem distribuição normal, no que respeita ao K, com médias e desvio-padrões fornecidos pelo utilizador no ponto 1. No início do ano, é gerado um npa (número pseudo-aleatório) a partir da distribuição binomial especificada, a fim de determinar qual a percentagem de fêmeas que estão disponíveis para reprodução. A distribuição dos tamanho de ninhada entre as fêmeas reprodutoras é mantida constante (e foi fornecida pelo utilizador). É gerado outro npa para gerar EV nas taxas de mortalidade. Se o utilizador informou (no ponto 1) que a EV das taxas de mortalidade e de natalidade estão correlacionadas, o npa usado para especificar as taxas de mortalidade desse ano é escolhido de forma a pertencer ao mesmo percentil da sua distribuição binomial que o npa usado para especificar a taxa de natalidade. Caso contrário, é gerado um novo npa para especificar quanto é que as taxas de mortalidade se desviam da sua média.

A carrying capacity (K), em cada ano, é determinada aumentando ou diminuindo uma certa quantidade, especificada pelo utilizador, ao K do primeiro ano (no ponto 1, é perguntado ao utilizador se prevê que o K vai ter tendência ascendente ou decrescente nos anos futuros). A EV é em seguida imposta ao K, gerando um npa retirado de uma distribuição normal com média e desvio especificados pelo utilizador.

5. É gerado um npa (de uma uniforme 0-1) para decidir se nesse ano ocorre uma catástrofe. Em caso afirmativo, as taxas de natalidade e mortalidade de cada idade são ajustadas de forma a ter isso em atenção.

6. São seleccionados os machos que se reproduzem nesse ano (no ponto 1 o utilizador especificou qual a proporção de machos reprodutores em cada ano). Para cada macho, gera-se um npa, se este tiver um valor inferior à proporção especificada, o macho é colocado no conjunto de reprodutores. Os machos reprodutores são seleccionados todos os anos e qualquer macho em idade pós-primeira maturação pode ser reprodutor.

7. Para cada fêmea (em idade reprodutora) que tenha sido seleccionada para reprodução nesse ano, é aleatoriamente retirado um macho de entre os reprodutores desse ano.

- Se o utilizador especificou (no ponto 1) que o sistema reprodutor é monógomo, então cada macho só pode ser emparelhado com uma única fêmea. Os machos constituem limitação à reprodução se forem insuficientes para emparelhar com todas as fêmeas disponíveis para reprodução esse ano.

- Se o sistema reprodutor é a poligamia, um macho pode ser seleccionado para reproduzir várias fêmeas num mesmo ano.

O tamanho da ninhada produzido por cada par que se forma, é determinado comparando as probabilidades de cada tamanho particular (incluindo 0) com um npa. A descendência é criada e o sexo de cada recém-nascido é determinado gerando um npa e comparando o seu valor com o sex-ratio introduzido pelo utilizador (no ponto 1).

8. A sobrevivência de cada indivíduo é determinada comparando um npa com a probabilidade de sobrevivência (= 1-probabilidade de morte) própria da sua idade e sexo, que foi introduzida pelo

utilizador. Os animais mortos são removidos da memória do computador, libertando espaço para gerações futuras.

9. No fim do ano, a idade de todos os indivíduos vivos é incrementada 1 unidade.

10. Se existe mais de uma população a ser modelada (o Vortex admite até 50 sub-populações em simultâneo) provoca-se deslocamento aleatório de indivíduos entre sub-populações, de acordo com as probabilidades especificadas pelo utilizador.

11. Se o utilizador informou que a população é explorada nesse ano (no ponto 1), os indivíduos a remover por idade e sexo, são seleccionados aleatoriamente. Se o número a remover para qualquer idade/sexo não estiver presente, o Vortex prossegue mas informa que as capturas nesse ano foram incompletas. Os animais removidos são removidos da memória.

12. A taxa de incremento da população é calculada como sendo N_{t+1}/N_t .

13. Se N excede K num determinado ano, é imposta mortalidade adicional em todas as idades e sexos. A probabilidade de qualquer animal morrer durante este processo de truncagem é dada por $(N-K)/N$, de forma que a população esperada após a truncagem é igual a K .

14. É efectuado um pequeno relatório do que se passou nesse ano e este é registado em memória. O processo recomeça então a partir do ponto 4 acima para o ano seguinte.

15. Se se tratar do último ano de simulações, é efectuado um relatório final de toda a “corrida” (= iteração, réplica) e reinicia-se uma iteração nova a partir também do ponto 4.

16. No último ano da última réplica, o Vortex faz um relatório final com o valor médio de N ao longo dos anos, taxa de crescimento média, a probabilidade de extinção (número de réplicas em que a população se extinguiu a dividir pelo número total de réplicas) e outras estatísticas de carácter geral.

Literatura Citada

Burgman, MA, S Ferson, and HR Akçakaya. 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman and Hall, NY, NY, USA.

DeAngelis, DL, and LJ Gross. 1992. *Individual-Based Models and Approaches in Ecology*. Chapman and Hall, NY, NY, USA.

Shaffer, ML. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* **31**:131-134.

Soulé, M. (Ed.) 1986. *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer.

Starfield, AM and AL Bleloch. 1986. *Building Models for Conservation and Wildlife Management*. MacMillan Publishing Comp. NY, NY, USA.