

UNIVERSIDADE DO ALGARVE
FACULDADE DE CIÊNCIAS DO MAR E DO AMBIENTE

Controles demográficos da estrutura populacional de algas de ciclo de vida bifásico: caso de estudo de *Gelidium sesquipedale*

(dissertação para a obtenção do grau de mestre em Estudos Marinhos e Costeiros)

Vasco Manuel Nobre de Carvalho da Silva Vieira

FARO
2004



NOME: Vasco Manuel Nobre de Carvalho da Silva Vieira

DEPARTAMENTO: ALGAE- Marine Plant Ecology Research Group

ORIENTADOR: Prof. Dr. Rui Orlando Pimenta Santos

DATA: 1 de Outubro de 2004

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO:

Controles demográficos da estrutura populacional de algas de ciclo de vida bifásico: caso de estudo de *Gelidium sesquipedale*

JÚRI:

Prof. Dr. Karim Erzini

Prof. Dr. Manuel Carmo Gomes

Prof. Dr. Rui Santos

3473 1,

* UNIVERSIDADE DO ALGARVE
SERVIÇO DE DOCUMENTAÇÃO

14/12/04 60043

582.26

VIE* Cap

1

RESUMO

Gelidium sesquipedale é uma alga vermelha com um ciclo de vida bifásico haplo-diplóide. Esta alga, tal como muitas outras do mesmo tipo, têm demonstrado possuir um rácio de abundâncias desigual, estável ou instável, entre as gerações isomórficas gametófita e tetrasporófita: o rácio G:T. A teoria eco-morfológica diz que, sendo as gerações isomórficas, estas deviam ter as taxas vitais iguais e consequentemente, as mesmas respostas demográficas e abundâncias. Na realidade, tal não acontece, tendo muito sido dito e escrito acerca deste assunto, ao longo das últimas décadas.

No presente estudo foi desenvolvido um modelo matricial populacional de um ciclo de vida bifásico, a partir do qual foram determinadas a solução analítica do rácio G:T, juntamente com as soluções analíticas das sensibilidades e elasticidades deste aos vários parâmetros componentes do modelo. Baseado nestas, a existência de um rácio G:T pode ser atribuída a três causas principais: transições que representam um fluxo para a frente, dentro de cada geração (crescimento); transições que representam um fluxo para trás (refluxo), dentro de cada geração (permanência, quebra e crescimento clonal); e transições que representam um fluxo entre gerações (fecundidades).

A aplicação das soluções analíticas ao caso do *Gelidium sesquipedale*, juntamente com uma busca extensiva ao longo do espectro das possíveis combinações de parâmetros, demonstrou ser a existência de refluxos, sempre a causa das elasticidades bastante elevadas do rácio G:T a todas as transições dentro de cada geração. O mesmo não é verdade para as transições entre gerações, às quais as elasticidades são sempre baixas. Os valores extremamente elevados obtidos para certas elasticidades, não são compatíveis com a ocorrência simultânea de diferenças entre gametófitos e tetrasporófitos para o respectivo tipo de transições e a manutenção de um rácio G:T estável.

Palavras-chave: Ciclo de vida; bifásico; gametófitos, tetrasporófitos; rácio G:T

“Population dynamics of biphasic life-cycles:
Gelidium sesquipedale’s case study”

ABSTRACT

Gelidium sesquipedale is a red algae with a haplo-diploid biphasic life-cycle. This algae and many other of this kind, have shown to have either a stable or unstable ratio of unequal abundances among isomorphic gametophyte and tetrasporophyte generations: the G:T ratio. Eco-morphological theory says that being both generations isomorphic, they should have equal vital rates and thus the same demographic responses and abundances. In practice that doesn’t happen and thru ought the last decades much as been said and written about this subject.

In this study, a matrix population model of a biphasic life-cycle was done. The analytical solution of the G:T ratio was derived, together with the analytical solutions to the sensibilities and elasticities of the G:T ratio to the several parameters composing the model. Following this, the existence of a G:T ratio could be grouped in three main causes: transitions representing forward fluxes within the same generations (growth); transitions representing backward fluxes (refluxes) within the same generations (stasis, breakage and clonal growth); and transitions representing fluxes between generations (fecundity).

Applying the analytical solutions to the *Gelidium sesquipedale* case, together with an extensive search along the spectre of possible combinations of parameters, demonstrated the existence of refluxes to be always the cause of outstandingly high elasticities of the G:T ratio to all transitions within the same generation. The same isn’t true to transitions between generations, to which elasticities are always low. The extremely high values of elasticities found, aren’t compatible with the simultaneous occurrence of differences between gametophytes and tetrasporophytes for the respective kind of transitions, and a stable G:T ratio.

Key-words: Life-cycle; biphasic; gametophyte; tetrasporophyte, G:T ratio.

ÍNDICE

	página
INTRODUÇÃO	1
MÉTODOS	6
O modelo	6
Restrições à aplicação da solução analítica do rácio G:T	10
Soluções analíticas das sensibilidades e elasticidades	11
Parâmetros secundários	13
Dados originais	14
Análise dos dados originais	14
Modelos de conexão	14
Validação dos modelos de conexão	15
Transposição para o modelo actual	15
Fecundidades	16
Sobrevivências dos esporos	17
Crescimento	17
Permanência	18
Quebra	19
Crescimento clonal	19
Determinação do comportamento das elasticidades	20
RESULTADOS	22
Solução analítica do rácio G:T	22
Soluções analíticas das sensibilidades e elasticidades	24
Caso de estudo de <i>Gelidium sesquipedale</i>	27
Média e variação dos parâmetros	27
Determinação do rácio G:T	28
Determinação das elasticidades	29
Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a fertilidade e crescimento clonal	31
Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com o crescimento, permanência e quebra	33

<i>DISCUSSÃO</i>	35
<i>Conclusão</i>	40
<i>BIBLIOGRAFIA</i>	42
<i>ANEXO I</i>	46
<i>Bases para o desenvolvimento da solução analítica do rácio G:T</i>	46
<i>Dedução da solução analítica do rácio G:T</i>	51
<i>Dedução do significado da expressão relativa a cada classe de tamanho</i>	61
<i>ANEXO II</i>	63
<i>Dedução da solução analítica das sensibilidades e elasticidades do rácio G:T</i>	63
<i>ANEXO III</i>	85
<i>Dados originais</i>	85
<i>Análise dos dados originais</i>	85
<i>Fecundidades</i>	87
<i>Sobrevivências dos esporos</i>	88
<i>Crescimento</i>	88
<i>Permanência</i>	89
<i>Quebra</i>	90
<i>Crescimento clonal</i>	92
<i>Validação dos modelos de conexão</i>	92
<i>Modelos de conexão</i>	93
<i>Fecundidades</i>	93
<i>Crescimento</i>	95
<i>Permanência</i>	96
<i>Quebra</i>	96
<i>Transposição para o modelo actual</i>	98
<i>Fecundidades</i>	99
<i>Fecundidade gametófito</i>	99
<i>Fecundidade tetraesporófito</i>	100
<i>Crescimento</i>	101

<i>Permanência</i>	102
<i>Quebra</i>	103
<i>ANEXO IV</i>	105
<i>Efeito da variação das fecundidades relativas</i>	105
<i>Efeito da variação das sobrevivências dos esporos</i>	107
<i>Efeito da variação do crescimento</i>	110
<i>Efeito da variação da permanência</i>	113
<i>Efeito da variação da quebra</i>	116
<i>Efeito da variação do crescimento clonal</i>	119

INTRODUÇÃO

Gelidium sesquipedale é uma alga vermelha clonal ocorrente no Atlântico Nordeste e abundante na costa rochosa subtidal, onde é tipicamente encontrada em densos agregados de frondes emaranhadas, dos quais é impossível separar indivíduos diferentes. Esta espécie tem uma construção do tipo clonal, em que se desenvolvem frondes erectas a partir de um sistema de eixos prostrados pequenos e ramificados. Os eixos aderem ao substrato por meio de rizóides. Cada sistema de eixos prostrados (Genet) é um indivíduo, sendo como tal geneticamente iguais todas as frondes erectas (Ramets) que se desenvolvem a partir do mesmo sistema de eixos (Santos, 1991; Santos, 1994).

Por ser uma alga agarófita, é explorada comercialmente ao longo das costas de Portugal, Espanha e Marrocos. A apanha pode ser feita em mergulho, arrancando as frondes adultas inteiras; com aparelhos especializados que cortam apenas a parte superior da fronde; ou por recolha nas praias de *Gelidium* arrancado pelas tempestades (Santos & Duarte, 1996). Das frondes adultas é então extraído o agar, que é utilizado na indústria alimentar, na indústria cosmética e como meio de cultura bacteriológico (Gorostiaga, 1994, Santos, 1993 e 1994; Santos & Duarte, 1996). Sendo o *Gelidium sesquipedale* um recurso económico, torna-se essencial aprofundar o conhecimento acerca da sua ecologia, de forma a assegurar uma gestão cuidadosa da sua exploração, com o objectivo de garantir não só a sua sustentabilidade como também a sua optimização. Dos poucos trabalhos efectuados acerca da ecologia e exploração desta alga, são de realçar os realizados por Gorostiaga (1994), Santos (1993 e 1994), Santos & Duarte (1996), Santos & Nyman (1998) e Carmona & Santos (não publicado).

Gelidium sesquipedale é uma alga perene com um ciclo de vida trifásico, também conhecido por ciclo de vida tipo-*Polysiphonia* (Fig.1): Uma fase diplóide

(tetrasporófita) produz tetrasporos haplóides que posteriormente se desenvolvem para adultos haplóides (gametófitos) machos ou fêmeas. Os machos produzem espermáceas que fertilizam as fêmeas e nos talos destas cresce uma nova fase diplóide (carposporófitos) epífita das fêmeas haplóides. Esta fase diplóide epífita produz carposporos dipóides que dão origem aos adultos diplóides tetrasporófitos. Tetrasporófitos e gametófitos machos e fêmeas são isomórficos (Santos, 1994; Santos & Duarte, 1996; Santos & Nyman, 1998). A fase carposporófito pode ser considerada parte integrante das fêmeas gametófitas, ficando assim o ciclo de vida reduzido a um ciclo bifásico. Este ciclo de vida é comum nas algas marinhas e típico nas *Rhodophyta*. As frondes adultas só são diferenciáveis mediante a presença de estruturas reprodutivas observadas ao microscópio, ou mediante a utilização de técnicas laboratoriais específicas que normalmente passam pela coloração dos tecidos.

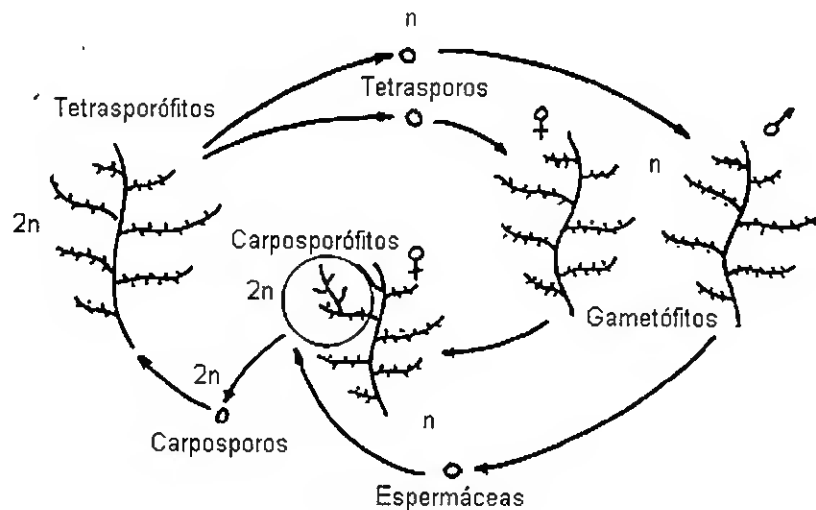


Figura 1 – Ciclo de vida de *Gelidium sesquipedale*.

Quer a geração tetrasporófito quer a geração gametófito podem contribuir reprodutivamente para si próprias por meio de reprodução assexuada, por crescimento clonal de novos indivíduos a partir do sistema de eixos prostrados. Cada fronde adulta

pode quebrar parcialmente (em qualquer ponto da fronde) ou totalmente, soltando-se do sistema de eixos prostrados, o que pode representar a morte da fronde (Ramet) mas não do indivíduo (Genet). As frondes soltas têm a capacidade de se fixar ao substrato por emissão de rizóides desenvolvidos a partir das rizinas, células estruturais do talo, típicas das Gelidiales (Salinas, 1991).

Durante a investigação que tem sido feita acerca da ecologia desta espécie, verificou-se que as abundâncias das gerações gametófito e tetrasporófito ocorrem num rácio aproximadamente igual a 1/4. Esta não é, no entanto, a única espécie em que ocorre este tipo de fenómeno. Também noutras algas vermelhas com um ciclo de vida com alternância de gerações têm sistematicamente sido encontradas evidências de desigualdades nas abundâncias entre gametófitos e tetrasporófitos. O quociente entre as abundâncias das duas gerações passou assim a ser conhecido pela denominação de “Rácio G:T”, sendo este normalmente superior a 1 (dominância dos gametófitos) e poucos os casos em que é inferior a 1 (dominância dos tetrasporófitos).

Nos membros da família das Gigartinaceae, incluindo os géneros *Chondracanthus*, *Chondrus*, *Gracilaria*, *Iridaea* e *Mazzaella*, é comum uma dominância numérica dos gametófitos (May, 1986; DeWreede & Green, 1990; Bolton & Joska, 1993; Dyck & DeWreede, 1995; González & Meneses, 1996; Scrosati, 1998; Engel *et al*, 2001; Scrosati & Mudge, 2004a; Scrosati & Mudge, 2004b). Em várias espécies desta família, o rácio G:T e a dominância de determinada geração podem variar numa escala temporal ou geográfica, conforme as condições ambientais, nomeadamente a elevação no intertidal, o hidrodinamismo, etc. Noutras espécies as evidências são para a estabilidade do rácio G:T (Engel *et al*, 2001; Dyck *et al*, 1985; Mudge & Scrosati, 2003; Phillips, 1994; Scrosati & Mudge, 2004a; Scrosati & Mudge, 2004b).

Na família Gelidiaceae, ao qual pertence o *Gelidium sesquipedale*, as evidências são para a dominância dos tetrasporófitos (Maggs & Rico, 1991; Santelices, 1988; Santos, 1991; Santos & Duarte, 1996; Serviére-Zaragoza & Scrosati, 2002; Sosa *et al*, 1993) e o carácter relativamente constante do rácio G:T.

Em muitos estudos a razão da existência de um determinado rácio G:T foi atribuída a diferenças entre as taxas vitais de gametófitos e tetrasporófitos, nomeadamente a diferenças entre probabilidades de sobrevivência (atribuídas principalmente a diferenças à resistência ao hidrodinamismo, à dissecação e à predação), a diferenças no crescimento e a diferenças na fertilidade (Gonzalez & Meneses, 1996; Lindberg & Aberg, 1996; Luxoro & Santelices, 1989; May, 1986; Piriz, 1996; Scrosati *et al*, 1994; Zamorano & Westermeier, 1996). No entanto, nunca a relação causa-efeito foi efectivamente provada, nem revelados os mecanismos populacionais pelos quais ela opera. Assim, a atribuição das causas de um rácio G:T tem sido meramente especulativa. Mais ainda é de questionar a atribuição de um rácio G:T à existência de diferenças entre taxas vitais correspondentes entre gerações, quando, de facto, as frondes adultas gametófitas e tetrasporófitas são isomórficas. Tal é o caso da maioria das Gelidiaceae (Santos, 1994; Santos & Duarte, 1996; Serviére-Zaragoza & Scrosati, 2002; Sosa *et al*, 1993) e das Gigartinaceae (Engel *et al*, 2001; Mudge & Scrosati, 2003; Scrosati & DeWreede, 1999; Scrosati & Mudge, 2004a; Scrosati & Mudge, 2004b). Sendo um dos paradigmas da ecologia o facto de que isomorfismo deve implicar igual comportamento ecológico, é algo difícil de aceitar que nestas algas, quando ocorra isomorfismo entre gametófitos e tetrasporófitos, estas respondam diferenciadamente aos mesmos estímulos ambientais para os quais determinada(s) característica(s) isomórfica(s) está(estão) adaptada(s). Se as frondes adultas são na sua generalidade isomórficas, já as taxas vitais relacionadas com a

fertilidade (fecundidade e sobrevivências esporófitas) podem e normalmente são bastante diferentes (Engel *et al*, 2001; Hughes & Otto, 1999; Santos & Nyman, 1998; Serviére-Zaragoza & Scrosati, 2002; Scrosati & De Wreede, 1999), podendo residir aí a justificação da existência de um rácio G:T.

Foi o objectivo desta tese a investigação dos mecanismos pelos quais as taxas vitais, sua variação e interações afectam o rácio G:T, em particular no caso do *Gelidium sesquipedale*. Para a realização deste objectivo procedeu-se em primeiro lugar à dedução da solução analítica do rácio G:T, de um modelo populacional matricial de uma alga com ciclo de vida bifásico. De seguida deduziu-se a solução analítica das sensibilidades e elasticidades do rácio G:T às várias taxas vitais. As soluções analíticas permitem não só obter os resultados previstos pelo modelo para qualquer combinação específica de parâmetros, como também facultam uma compreensão dos processos (mecanismos populacionais intrínsecos) que levam à obtenção desses resultados. Depois, estas foram aplicadas ao caso específico de *Gelidium sesquipedale*, recorrendo aos dados previamente obtidos por Santos (1994) e Santos & Duarte (1996). Para que não se tornasse demasiado complexo, foi necessário proceder à redução do número de variáveis com que se trabalhou. Tal foi conseguido com a criação de variáveis secundárias, as quais estão relacionadas com as variáveis originais através dos sub-modelos de conexão desenvolvidos.

MÉTODOS

O modelo

Para determinar a solução analítica do rácio G:T para uma alga clonal perene, é necessário antes de mais desenvolver um modelo conceptual do respectivo ciclo de vida bifásico (Fig.2) que inclua as duas gerações: Gametófito e Tetrasporófito. A fase diplóide epífita das frondes fêmeas haplóides não foi explicitamente incluída no modelo, sendo a sua dinâmica negligenciada. Como tal, assume-se que existem sempre na população machos suficientes para fertilizar todas as fêmeas e que, estando a fase carposporófito contida nas fêmeas gametófitas (em termos estruturais do modelo), então a fertilidade carposporófito passa a representar a fertilidade gametófito. Cada geração está sub-dividida em 4 variáveis de estado: são estas os tetrasporos (Tet.), a 1ª, 2ª e 3ª classes de tamanho da geração gametófito (1, 2 e 3), os carposporos (Carp.) e a 1ª, 2ª e 3ª classes de tamanho da geração tetrasporófito (4, 5 e 6).

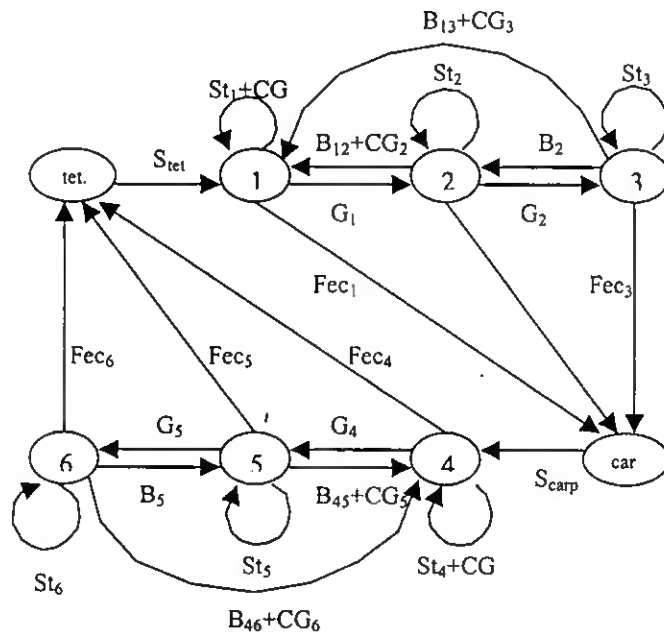


Figura 2 – Gráfico do ciclo de vida de *Gelidium sesquipedale* com as transições: Fecundidade (Fec), Sobrevivência dos Carposporos (S_{Carp}) e dos Tetrasporos (S_{Tet}), Crescimento (G), Permanência (St), Quebra (B) e Crescimento clonal (CG).

Cada elo entre duas variáveis de estado diferentes ou entre a mesma variável de estado, representa uma transição. Nos casos das transições referentes ao crescimento para uma classe de tamanho superior (G de "Growth"), permanência na mesma classe de tamanho (St de "Stasis"), quebra para uma classe de tamanho inferior (B de "Breakage") ou sobrevivência (S), as transições são quantificadas por uma probabilidade de transição, variando necessariamente entre 0 e 1. Nos casos das transições referentes à fecundidade (Fec) ou Reprodução assexuada (CG de "Clonal Growth") as transições são quantificadas por uma taxa de produção que pode teoricamente variar entre 0 e $+\infty$. A mortalidade (M) não aparece directamente no modelo; ela é igual a $1-S$ e $S=G+St+B$.

Sendo este modelo puramente teórico, pode ser considerado segundo diferentes intervalos de projecção. Estes deverão ser pluri-anuais, anuais, pluri-mensais ou mensais. Nestes casos a transição permanência nas classes carposporos e tetrasporos não existe, pois no meio marinho não se dá o efeito de "banco de sementes" para as algas ou plantas marinhas, devido à mobilidade do substrato: Ao fim de um intervalo de projecção, os esporos que não se fixaram foram transportados para fora da área da população, pelas correntes marinhas.

É de notar que o parâmetro permanência não é uma verdadeira taxa vital: nenhum indivíduo opta por permanecer na mesma variável de estado; a permanência é verdadeiramente a ausência das outras taxas vitais, ocorrendo quando o indivíduo em causa não cresce para outra classe de tamanho, não quebra para outra classe de tamanho e não morre. Dito isto, pode parecer errada à primeira vista a utilização do parâmetro permanência. No entanto, do ponto de vista puramente matemático, na estrutura do modelo as várias permanências representam de facto parâmetros independentes referentes a diferentes entradas a_{ij} da matriz. Como tal faz todo o sentido a análise do

seu papel neste modelo predictivo do rácio G:T. Foi esta a opção seguida neste estudo. É contudo óbvio que a variação totalmente independente, não só da permanência como dos vários outros parâmetros, faz pouco sentido de um ponto de vista biológico: todos eles, de uma forma ou de outra, com maior ou menor intensidade, têm algum tipo de correlação entre si. No caso específico da permanência, esta é apenas uma questão formal de convenção adoptada para simplificar o cálculo e as expressão algébricas das soluções analíticas deduzidas, pois em qualquer momento, sempre que apareça um parâmetro "St", este pode ser substituído directamente por $St=S-G-B$ ou $St=I-G-B-M$.

Qualquer ciclo de vida pode ser também escrito na forma de modelos de matriz, os quais, embora pouco aplicados às algas, sendo dos poucos exemplos: Aberg (1992a), Aberg (1992b), Ang & DeWreede (1990), Ang & DeWreede (1993) e para ciclos de vida bifásicos: Engel *et al* (2001), Nyman *et al* (1990), Santos (1993), Santos & Nyman (1998) e Scrosati & De Wreede (1999)), são já vastamente aplicados a outros grupos taxonómicos. A matriz populacional do presente ciclo de vida encontra-se representada na Fig.3. A estrutura da população é representada pelo vector-coluna "v" de dimensão 8 e a matriz demográfica pela matriz quadrada "A" de dimensão $A_{(8,8)}$. Cada entrada a_{ij} da matriz representa uma transição da variável de estado referente à coluna j para a variável de estado referente à linha i.

$$\begin{bmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & Fec_4 & Fec_5 & Fec_6 \\
 S_{tet} & St_1 + CG_1 & B_{12} + CG_2 & B_{13} + CG_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & G_1 & St_2 & B_{23} & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & G_2 & St_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & Fec_1 & Fec_2 & Fec_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & S_{carp} & St_4 + CG_4 & B_{45} + CG_5 & B_{46} + CG_6 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_4 & St_5 & B_{56} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & St_6
 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} Tet. \\ 1 \\ 2 \\ 3 \\ Carp. \\ 4 \\ 5 \\ 6 \end{bmatrix}$$

Figura 3 – Matriz do ciclo de vida de *Gelidium sesquipedale* com as transições: fecundidade (Fec), sobrevivência dos carposporos (S.Carp) e dos tetraesporos (S.Tet), crescimento (G), permanência (St), quebra (B) e crescimento clonal (CG). Gametófitos: "tet.", "1", "2" e "3". Tetrasporófitos: "carp.", "4", "5" e "6".

Fazem ainda parte fundamental do modelo os três seguintes postulados:

Em cada intervalo de tempo podem apenas ocorrer as transições representadas no modelo e não qualquer sequência destas: ocorre apenas e exactamente uma multiplicação do vector populacional pela matriz demográfica. O modelo é um processo Markoviano de 1ª ordem: a situação de qualquer indivíduo no tempo t é apenas determinada pela sua situação no tempo $t-1$ e nunca pela sua situação em qualquer tempo anterior. O modelo é determinístico: uma vez determinados os valores das transições, estas permanecem constantes ao longo do tempo

O rácio G:T é o quociente entre o somatório das abundâncias das frondes adultas gametófitas e o somatório das abundâncias das frondes adultas tetraesporófitas. Se o modelo matricial populacional permite estimar a abundância de qualquer variável de estado em qualquer tempo t , também permite então calcular o resultado de qualquer algoritmo que seja constituído apenas por essas mesmas variáveis de estado:

$$R\acute{a}c\acute{i}o\ G:T = \frac{"1"+"2"+"3"}{"4"+"5"+"6"} \quad (1)$$

O efeito no rácio G:T de cada parâmetro e sua variação, ou da variação de vários parâmetros em simultâneo, pode ser simulado numericamente. Embora já tenha sido efectuado com resultados bastante satisfatórios (ver Engel *et al*, 2001) este tipo de metodologia é sem dúvida muito limitada, pois não só cada resultado obtido fica restringido apenas à combinação de parâmetros testada, como também não nos permite nenhum vislumbrar sobre o que realmente se passa no sistema modelado. Já a dedução da solução analítica do sistema (o rácio G:T em função do ciclo de vida bifásico) permite não só obter o resultado previsto pelo modelo para qualquer combinação específica de parâmetros, como também facultar uma compreensão dos processos (mecanismos populacionais intrínsecos) que levam à obtenção desses resultados. Por

isso foi optado por proceder à dedução da solução analítica do rácio G:T, a qual se encontra detalhada no Anexo I.

Embora a demonstração da solução analítica do crescimento populacional (também no Anexo I) não seja do âmbito desta tese, é essencial o seu conhecimento bem como das suas principais características, pois são a base da solução analítica da dedução do rácio G:T. Para o leitor pouco familiarizado com os modelos populacionais matriciais, Akçakaya (1997) proporciona uma boa introdução ao tema. Para o leitor interessado em aprofundar o conhecimento em modelos matriciais, análise do ciclo de vida e solução analítica do crescimento populacional, Caswell (2001) e Tuljapurkar & Caswell (1997) são provavelmente a melhor opção. Neste caso, é também recomendável uma boa revisão da álgebra linear, cálculo matricial e corpo dos números complexos. É precisamente nos dois livros acima referidos que se encontram compendiadas as bases biomatemáticas utilizadas no presente estudo na dedução da solução analítica do rácio G:T.

Restrições à aplicação da solução analítica do rácio G:T

A aplicação da presente solução analítica do rácio G:T a populações naturais está sujeita a diversas restrições: por esta ter por base a estrutura populacional estável, é somente válida nesta situação e não na fase transiente antecedente. Além disso, a presente solução ainda não foi validada para o teorema ergódico fraco nem para o teorema estocástico ergódico fraco, razões pelas quais não está ainda determinada a validade da presente solução para populações em ambientes periódicos e/ou estocásticos

Soluções analíticas das sensibilidades e elasticidades

Uma vez deduzida a solução analítica do rácio G:T, torna-se necessário saber como este responde a variações nos vários parâmetros que o afectam. Esta questão pode ser respondida em termos absolutos pelo cálculo das sensibilidades e em termos relativos pelo cálculo das elasticidades, conforme commumente definidas e bem explanadas por Caswell (2001).

A sensibilidade do modelo a determinado parâmetro representa a variação em absoluto da resposta do modelo, ponderada pela variação em absoluto do parâmetro (P_i). A utilização deste índice é preferível quando nos deparamos com situações de se verificar a homogeneidade da variação.

Sensibilidade:

$$\Delta \text{rácio } G/T / \Delta P_i$$

(2.a)

Elasticidade:

$$\frac{\Delta \text{rácio } G/T / \text{rácio } G/T}{\Delta P_i / P_i} = \frac{\Delta \text{rácio } G/T \times P_i}{\Delta P_i \times \text{rácio } G/T}$$

(2.b)

A elasticidade do modelo a determinado parâmetro representa a variação relativa da resposta do modelo, ponderada pela variação relativa do parâmetro. A utilização deste índice é preferível quando nos deparamos com situações de se verificar uma proporcionalidade da variação à média.

Sensibilidade:

$$\partial \text{rácio } G:T / \partial P_i$$

(2.c)

Elasticidade:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T \times P_i}{\partial P_i \times \text{rácio } G:T}$$

(2.d)

As sensibilidades podem ser estimadas numericamente pelas equações 2.a e 2.b ou deduzidas analiticamente calculando as derivadas parciais do rácio G:T a cada um dos parâmetros (equações 2.c e 2.d).

Uma das vantagens das derivadas parciais é a possibilidade de estimar as sensibilidades e elasticidades quando a variação dos parâmetros é infinitesimal. Neste modelo, as sensibilidades e elasticidades do modelo a cada parâmetro não são fixas: para cada parâmetro variam não só conforme o valor desse parâmetro, mas também conforme o valor de vários outros parâmetros; pode dizer-se que existe uma interdependência entre os parâmetros que afecta as suas sensibilidades e elasticidades. A principal vantagem da dedução analítica das sensibilidades e elasticidades pelo cálculo das derivadas parciais é justamente a obtenção das equações que regem essa interdependência e consequentemente a compreensão dos mecanismos pelos quais ela opera.

Por estas razões, nesta tese foram deduzidas analiticamente as sensibilidades e elasticidades do modelo aos vários parâmetros. É muito importante esclarecer que foi considerado negligenciável o efeito indirecto da variação do rácio G:T devida à variação de λ provocada pela variação de determinado parâmetro, quando a variação desse parâmetro é infinitesimal:

$$\frac{\partial^2 \text{rácio}G:T}{\partial \lambda \partial P_i} \cong 0 \quad (3)$$

Esta opção foi tomada para facilitar a análise dos resultados obtidos e suportada pelo facto de ser muito baixa a sensibilidade “indirecta” do rácio G:T aos vários parâmetros, através do efeito destes últimos em λ . O erro introduzido por esta assumption só se verifica ao nível de várias casas decimais.

A dedução das soluções analíticas da sensibilidade e elasticidade do rácio G:T aos vários parâmetros do modelo encontra-se detalhada no Anexo II.

Parâmetros secundários

A interpretação dos resultados produzidos pela aplicação deste modelo à demografia específica de qualquer alga torna-se bastante complicada quando se lida com 30 parâmetros. Seria certamente preferível poder efectuar uma redução do número de parâmetros a considerar. Reduzir por exemplo: as fecundidades das três classes de tamanho gametófitas, para apenas uma fecundidade gametófitas global; o crescimento das duas menores classes de tamanho tetraesporófitas para apenas um crescimento tetraesporófito global; etc. Para tal foi necessário estabelecer sub-modelos de conexão que definissem como os 30 parâmetros principais se relacionam com os 12 parâmetros secundários com que se pretende trabalhar, nomeadamente: fecundidade, sobrevivência dos esporos, crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal, globais relativos às duas gerações gametófitas e tetraesporófitas. Uma vez que as transições do modelo de *G. sesquipedale* são de um modelo diferente, desenvolvido por Santos & Nyman (1998), a determinação dos modelos de conexão foi efectuada mediante os seguintes passos (detalhados no Anexo III):

1. Obtenção e tratamento dos dados originais.
2. Análise do comportamento dos dados originais.
3. Obtenção dos modelos de conexão dos parâmetros principais aos respectivos parâmetros secundários.
4. Validação dos modelos obtidos.
5. Transposição dos resultados obtidos para o actual modelo.

Dados originais

A informação base foi fornecida por 17 matrizes demográficas mensais obtidas a partir de trabalhos anteriores realizados por Santos (1994 e 1995), relativos à demografia de uma população de *G. sesquipedale* do Cabo Espichel, Sesimbra. Com estas mesmas 17 matrizes, Santos & Nymam (1998) desenvolveram um modelo demográfico matricial desta população. Porque 4 das 17 matrizes são na realidade bi- ou trimestrais, os seus parâmetros tiveram de ser convertidos para a situação mensal.

Análise dos dados originais

Verificou-se o comportamento das várias taxas vitais ao longo do tempo e consoante os vários parâmetros em si contidos. No caso da quebra das frondes, foi considerado um terceiro factor, a magnitude da quebra, isto é para quantas classes de tamanho abaixo determinada fronde quebra em cada mês.

A eventual existência de diferenças significativas entre os parâmetros contidos em cada tipo de taxa vital indica a necessidade de um modelo que reflecta essas diferenças ao relacionar o parâmetro secundário com os respectivos parâmetros principais. A significância das eventuais diferenças foi estimada por testes de permutações (Manly, 1991) de dois factores sem efeitos de interacções. Estes são o correspondente, segundo as metodologias de Monte Carlo, da Análise de Variância paramétrica (ANOVA).

Modelos de conexão

Regra geral, estes foram criados numa perspectiva puramente estatística de tentar obter o melhor ajuste possível aos dados, com um modelo estruturalmente simples, sem que este, na sua estrutura algébrica, tenha necessariamente de tentar

descrever os processos biológicos ocorrentes. Não existe pois a intenção de relacionar a estrutura dos modelos de conexão com os eventuais mecanismos biológicos responsáveis pelo tipo de variação encontrado. No entanto, para ambas as fecundidades, o modelo escolhido (porque apresentou os melhores resultados), efectua precisamente este tipo de relação.

Validação dos modelos de conexão

A validação dos modelos de conexão foi efectuada usando uma técnica de análise fundamentada nas metodologias de Monte Carlo (Manly, 1991). O princípio básico desta técnica foi a avaliação da significância do ajuste dos modelos aos dados obtidos pela amostra original em comparação com o ajuste dos modelos aos dados obtidos, simulando uma redistribuição aleatória das unidades amostrais. Um ajuste significativo demonstra que o modelo em causa se adapta bem ao mecanismo que gerou a amostra original. Um ajuste não significativo demonstra que o modelo não se adapta melhor ao mecanismo que gerou a amostra original do que a um qualquer mecanismo que gere a amostra aleatoriamente.

Ao referir o ajuste dos modelos de conexão, na realidade estou a referir sempre o ajuste dos modelos com os seus coeficientes estimados. Modelo e respectivos coeficientes são indissociáveis: o modelo sem os coeficientes não estima nada e os coeficientes sem um modelo ao qual pertencam são apenas números sem significado.

Transposição para o modelo actual

O modelo actual é estruturalmente diferente do anteriormente desenvolvido por Santos (1993) e Santos & Nyman (1998): seria demasiado complexo proceder à dedução da solução analítica a partir deste. Também as 5 classes de tamanho usadas por

Santos e Nyman (1998) tornam-se redundantes para os objectivos deste trabalho. Foi então necessário aplicar um algoritmo que transformasse para o modelo actual os modelos de conexão obtidos a partir do anterior, preservando no entanto as suas características fundamentais.

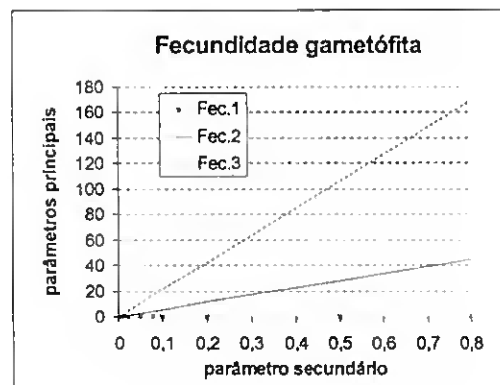
Fecundidades

Os parâmetros principais referentes às fecundidades (gametófitas ou tetraesporófitas) absolutas são o produto da fecundidade (gametófitas ou tetraesporófitas) relativa (parâmetros secundários) pelo tamanho médio de cada classe elevado ao coeficiente de alometria (equação 4, Fig. 4 e equação 5, Fig 5). A primeira classe de tamanho de cada geração não se reproduz, por isso a sua fecundidade é igual a 0.

A fecundidade relativa representa o número de esporos produzidos por unidade de tamanho da fronde. Porque foi considerado como sendo o tamanho da fronde, a sua altura em centímetros e o crescimento das frondes não é proporcional nas 3 dimensões do espaço, foi necessário introduzir um coeficiente de alometria.

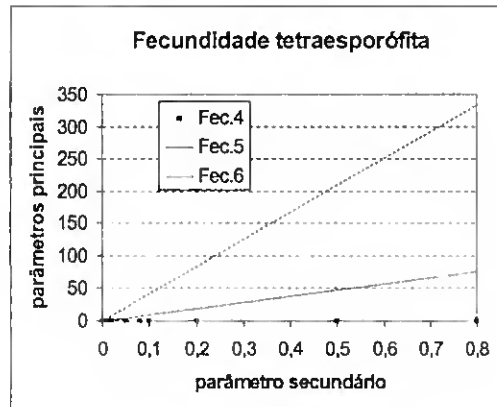
$$\begin{cases} Fec_1 = 0 \\ Fec_2 = Fec.Gam.Rel \times 9,25^{1,81} \\ Fec_3 = \times Fec.Gam.Rel \times 19,25^{1,81} \end{cases} \quad (4)$$

Figura 4 – Variação das fecundidades das classes de tamanho 1, 2 e 3 consoante a variação da variável de secundária. Fecundidade gametófitas relativa média = 0,26.



$$\begin{cases} Fec_4 = 0 \\ Fec_5 = Fec.Tet.Rel \times 9,25^{2,041} \\ Fec_6 = \times Fec.Tet.Rel \times 19,25^{2,041} \end{cases} \quad (5)$$

Figura 5 – Variação das fecundidades das classes de tamanho 4, 5 e 6 consoante a variação da variável de nível secundária. Fecundidade tetraesporófitas relativa média = 0,3.



Sobrevivências dos esporos

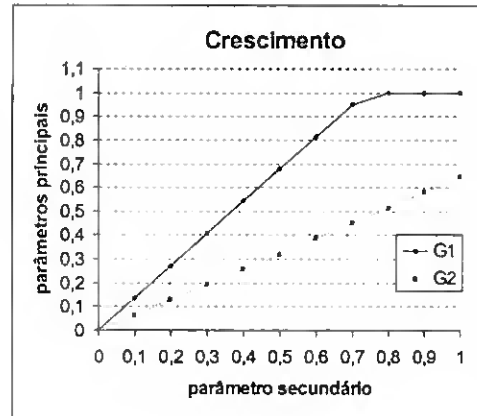
No presente estudo foram dadas às sobrevivências esporófitas a possibilidade de variarem livremente entre 0 e 1. Como em cada geração só existe um parâmetro principal relativo à sobrevivência dos esporos, neste caso não há necessidade de modelos de conexão.

Crescimento

O modelo que estabelece a correspondência entre o parâmetro secundário crescimento (G) e os parâmetros principais G_1 (ou G_4) e G_2 (ou G_5) encontra-se representado na equação 6 e Fig.6. É válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas. A probabilidade de crescimento de cada classe de tamanho é dada pela probabilidade de crescimento média da população adicionada ao coeficiente relativo de variação da respectiva classe.

$$\begin{cases} G_1 \text{ (ou } G_4) = \min(1; G + 0,356 \times G) \\ G_2 \text{ (ou } G_5) = \max(0; G - 0,356 \times G) \end{cases} \quad (6)$$

Figura 6 – Modelo de conexão do parâmetro secundário “crescimento” e os parâmetros principais relativos ao crescimento das várias classes de tamanho.

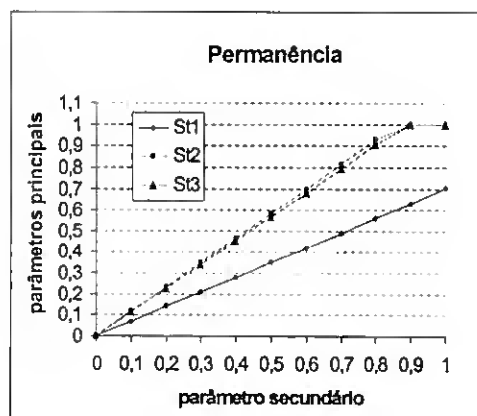


Permanência

O modelo que estabelece a correspondência entre o parâmetro secundário permanência (St) e os parâmetros principais St₁ (ou St₄) e St₂ (ou St₅) encontra-se representado na equação 7 e Fig.7. É válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas: A probabilidade de permanência em cada classe de tamanho é dada pela probabilidade de permanência média da população adicionada ao coeficiente relativo de variação da respectiva classe.

$$\begin{cases} St_1 \text{ (ou } St_4) = \max(0; St - 0,3 \times St) \\ St_2 \text{ (ou } St_5) = \min(1; St + 0,164 \times St) \\ St_3 \text{ (ou } St_6) = \min(1; St + 0,136 \times St) \end{cases} \quad (7)$$

Figura 7 – Modelo de conexão entre o parâmetro secundário “permanência” e os parâmetros principais relativos à permanência nas várias classes de tamanho.

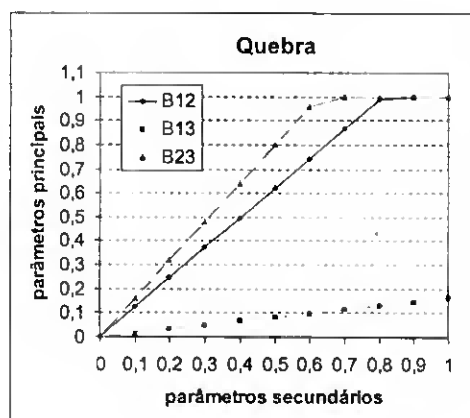


Quebra

O modelo que estabelece a correspondência entre o parâmetro secundário quebra (B) e os parâmetros principais B_{12} , (ou B_{45}), B_{13} (ou B_{46}) e B_{23} (ou B_{56}) encontra-se representado na equação 8 e na Fig.8. É válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas. A probabilidade de quebra de cada classe de tamanho é dada pela probabilidade de quebra média da população adicionada ao coeficiente relativo de variação da respectiva classe.

$$\begin{cases} B_{12} \text{ (ou } B_{45}) = \min(1; B + 0,238 \times B) \\ B_{13} \text{ (ou } B_{46}) = \max(0; B - 0,836 \times B) \\ B_{23} \text{ (ou } B_{56}) = \min(1; B + 0,598 \times B) \end{cases} \quad (8)$$

Figura 8 – Modelo de conexão entre o parâmetro secundário “quebra” e os parâmetros principais relativos à quebra das várias classes de tamanho.



Crescimento clonal

Não existem dados sobre a variação do crescimento clonal entre as várias classes de tamanho de ambas as gerações, nem indícios de que este possa variar com o tamanho das frondes. Como tal, todos os parâmetros principais referentes ao crescimento clonal de uma geração são iguais ao parâmetro secundário referente ao crescimento clonal dessa mesma geração. Ou seja:

$$CG_1 = CG_2 = CG_3 = CG_{\text{gametófito}}$$

$$CG_4 = CG_5 = CG_6 = CG_{\text{tetraesporófito}}$$

Determinação do comportamento das elasticidades

Devido aos resultados obtidos da aplicação das soluções analíticas do rácio G:T e das suas elasticidades aos parâmetros do modelo de *Gelidium sesquipedale*, foi necessário verificar a abrangência destes resultados no hiper-espço de parâmetros.

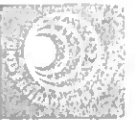
Seria no entanto praticamente impossível analisar e representar graficamente o efeito nas elasticidades de todas as combinações possíveis de parâmetros. A opção tomada foi de, partindo da localização actual no hiper-espço de parâmetros, analisar a variação de todas as elasticidades conforme a variação de apenas um parâmetro secundário de cada vez. Este processo é equivalente a estimar a segunda derivada parcial do rácio G:T, derivada em ordem ao parâmetro secundário P_j depois de derivada em ordem ao parâmetro principal P_i .

Na realidade, para os parâmetros relativos à sobrevivência das frondes adultas e crescimento clonal, por estes serem considerados iguais em comportamento para ambas as gerações, não foram variados um de cada vez mas sim cada par de parâmetros secundários correspondentes em cada geração. Assim foram variados ambos os crescimentos, permanências, quebras e crescimentos clonais, gametófitos e tetraesporófitos, em simultâneo e em iguais proporções. É de realçar que para os parâmetros relacionados com a sobrevivência, embora tenham sido variados entre 0 e 1, a partir de determinado valor dentro desta gama, deixam de ter significado biológico devido à probabilidade de sobrevivência ultrapassar o valor de 1.

Embora as fecundidades da 1ª classe de tamanho de cada geração (Fec_1 e Fec_4) sejam iguais a 0, nesta análise (e apenas nela) não foram assim consideradas, tendo-lhes sido aplicado o mesmo algoritmo usado nos modelos de conexão, para as outras classes de tamanho. Para tal basta saber que a altura média das frondes da 1ª classe de tamanho é 7,5 cm. A razão desta adulteração é a verificação do comportamento das elasticidades

do rácio G:T às fecundidades destas duas classes de tamanho, o que não seria possível se elas assumissem o valor constante de 0. No entanto o leitor deve manter a noção de que na verdade, quer os valores destas fecundidades quer as elasticidades do modelo a si, são iguais a 0.

Porque o efeito nas elasticidades da variação de cada parâmetro secundário é verificado para toda a sua amplitude de valores possíveis, a variação de λ associada é significativa. Como tal, para cada valor de cada parâmetro secundário foi recalculado o valor actual de λ . Este processo foi automatizado mediante a utilização de uma macro criada prepositadamente para o efeito, em Visual Basic e que conjuga os ambientes de trabalho Excel e Matlab através do interface Exlink.



RESULTADOS

Solução analítica do rácio G:T

A solução analítica do rácio G:T (equação 9) surge da aplicação das metodologias propostas no capítulo “Métodos”, conforme demonstrado no Anexo I. Esta, embora possa inicialmente parecer complicada, é no entanto facilmente analisada e decomposta nos seus vários elementos. Começa-se por observar que o rácio G:T é o produto de 3 quocientes.

$$\begin{aligned}
 \text{Rácio } GT = & \\
 &= \frac{(1-S_{t_3}\lambda^{-1}).(1-S_{t_2}\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2}+G_1.\lambda^{-1}.(1-S_{t_3}\lambda^{-1}+G_2.\lambda^{-1})}{(1-S_{t_6}\lambda^{-1}).(1-S_{t_5}\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2}+G_4.\lambda^{-1}.(1-S_{t_6}\lambda^{-1}+G_5.\lambda^{-1})} \times \\
 &\times \sqrt{\frac{Fe_{Q_3}.S_{ter}.\lambda^{-1}[(1-S_{t_6}\lambda^{-1}).(1-S_{t_5}\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2}]+G_4.\lambda^{-1}.[Fe_{Q_3}.S_{ter}.\lambda^{-1}.(1-S_{t_6}\lambda^{-1})+Fe_{Q_3}.S_{ter}.G_5.\lambda^{-2}]}{Fe_{Q_2}.S_{carp}.\lambda^{-1}[(1-S_{t_3}\lambda^{-1}).(1-S_{t_2}\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2}]+G_1.\lambda^{-1}.[Fe_{Q_2}.S_{carp}.\lambda^{-1}.(1-S_{t_3}\lambda^{-1})+Fe_{Q_2}.S_{carp}.G_2.\lambda^{-2}]}} \times \\
 &\times \sqrt{\frac{[(1-S_{t_6}\lambda^{-1}).(1-S_{t_5}\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2}][1-(S_{t_4}+CG_4)\lambda^{-1}]-G_4.\lambda^{-1}[(B_{45}+CG_5).(1-S_{t_6}\lambda^{-1})+(B_{46}+CG_6).G_5.\lambda^{-2}]}{[(1-S_{t_3}\lambda^{-1}).(1-S_{t_2}\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2}][1-(S_{t_1}+CG_1)\lambda^{-1}]-G_1.\lambda^{-1}[(B_{12}+CG_2).(1-S_{t_3}\lambda^{-1})+(B_{13}+CG_3).G_2.\lambda^{-2}]}]}
 \end{aligned} \tag{9}$$

Nos 3 quocientes surgem sempre as seguintes expressões, as quais representam a probabilidade de atingir determinada classe de tamanho na ausência de transições que representem refluxo (A dedução de cada uma destas expressões como relativa à respectiva variável de estado, encontra-se descrita no Anexo I):

A expressão $(1-S_{t_3}\lambda^{-1}).(1-S_{t_2}\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2}$, representa a 1ª classe de tamanho gametófita (variável de estado “1”), sendo $(1-S_{t_6}\lambda^{-1}).(1-S_{t_5}\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2}$ a sua equivalente para a 1ª classe de tamanho tetraesporófita (variável de estado “4”).

A expressão $G_1.(1-S_{t_3}\lambda^{-1}).\lambda^{-1}$, a qual representa a 2ª classe de tamanho gametófita (variável de estado “2”), sendo $G_4.(1-S_{t_6}\lambda^{-1}).\lambda^{-1}$ a sua equivalente para a 2ª classe de tamanho tetraesporófita (variável de estado “5”).

A expressão $G_1.G_2.\lambda^2$, representa a 3ª classe de tamanho gametófita (variável de estado "5"), sendo $G_4.G_5.\lambda^2$ a sua equivalente para a 3ª classe de tamanho tetraesporófita (variável de estado "6").

Tendo sido determinado o significado das expressões acima referidas, torna-se então possível deduzir o significado de cada um dos três quocientes:

No primeiro quociente (Q_1), numerador (N_1) e denominador (D_1) estimam respectivamente para os gametófitos e os tetraesporófitos, o contributo exclusivo do fluxo para a frente (crescimento) dentro da respectiva fase para a abundância relativa das várias classes de tamanho dessa mesma fase. Ao contrário do que acontece com o crescimento, o aumento de parâmetros contrários aos fluxos para a frente (refluxos: permanência e quebra) diminuem estas probabilidades. Q_1 estima assim a importância dos fluxos para a frente no rácio entre as abundâncias das duas gerações. Os gametófitos encontram-se no numerador e os tetraesporófitos no denominador pois cada geração contribui para si própria através deste tipo de fluxo.

No segundo quociente (Q_2), N_2 e D_2 estimam o somatório das probabilidades de um indivíduo tetraesporófito ou gametófito sofrer um fluxo para a frente até determinada classe de tamanho e uma vez aí, reproduzir. Deste modo numerador e denominador estimam respectivamente o contributo reprodutivo sexuado dos tetraesporófitos para a abundância gametófita e dos gametófitos para a abundância tetraesporófita. Q_2 estima assim o contributo do valor reprodutivo das frondes adultas para o rácio entre as abundâncias das duas gerações. Esta inversão dos parâmetros, com os gametófitos no denominador e os tetraesporófitos no numerador deve-se ao facto de através da reprodução sexuada cada geração contribuir para a abundância da geração oposta.

No terceiro quociente (Q_3), encontram-se os produtos entre cada expressão relativa a determinada variável de estado e o somatório dos reflexos com origem nessa variável de estado e término na 1ª classe de tamanho. Então N_3 e D_3 estimam o somatório das probabilidades de um indivíduo tetrasporófito ou gametófito entrar numa trajectória cíclica e desta forma aumentar o tempo de residência na sua geração. Obviamente estas trajectórias cíclicas só são possíveis devido às transições de refluxo. Estes somatórios são subtraídos a w_1 (ou w_4) na ausência de reflexos, razão pela qual se dá a inversão da localização dos parâmetros, com os tetrasporófitos no numerador e os gametófitos no denominador (quando na realidade, através dos reflexos, cada geração contribui para a sua própria abundância): desta forma o aumento em cada parâmetro referente a um refluxo vem na prática diminuir a expressão em que se insere (numerador ou denominador), mas como estes estão invertidos relativamente ao seu posicionamento esperado, este quociente mantém-se directamente proporcional a variações no refluxo gametófito e inversamente proporcional a variações no refluxo tetrasporófito. Q_3 estima assim o contributo do refluxo (crescimento clonal, quebra e permanência) das frondes adultas para o rácio entre as abundâncias das duas gerações.

Soluções analíticas das sensibilidades e elasticidades

As sensibilidades e elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros do modelo do ciclo de vida são funções desses próprios parâmetros, excepto para as elasticidades a S_{carp} e S_{tel} que assumem o valor constante de $\frac{1}{2}$ (ver Anexo II). Todo o processo dedutivo bem como as expressões finais encontram-se descritas no Anexo II. Estas últimas não foram transcritas para a presente secção por formarem uma lista demasiado extensa.

Não nos esqueçamos que por λ aparecer em todos os três quocientes e ser afectado por todos os parâmetros, qualquer um dos três quocientes é sempre sensível e elástico a qualquer parâmetro, nem que seja apenas de forma “indirecta” devido à presença de λ . Simplesmente estas sensibilidades e elasticidades “indirectas” foram consideradas negligenciáveis (ver Métodos: Soluções analíticas das sensibilidades e elasticidades; página 11).

Todas as equações das sensibilidades e elasticidades do rácio G:T a cada parâmetro são constituídas pelo somatório de uma, duas ou três parcelas (Fig.9). Cada parcela representa a sensibilidade ou elasticidade do 1º, 2º, ou 3º quociente ao parâmetro em causa.

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_1} \times \frac{St_1}{\text{rácio } G:T} = \frac{St_1}{2D_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot [(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2}] \quad (a)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_1} \times \frac{G_1}{\text{rácio } G:T} = & \frac{G_1}{N_1} \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) - \\ & - \frac{G_1}{2D_2} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_2 \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1}] + \\ & + \frac{G_1}{2D_3} \cdot [(B_{12} + CG_2)(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{13} + CG_3) \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3}] \end{aligned} \quad (b)$$

Figura 9 – Exemplos de elasticidades do rácio G:T. (a): elasticidade a St_1 ; equação 102 no Anexo II. (b): elasticidade a G_1 ; equação 79 no Anexo II.

A associação entre a parcela e o quociente a que ela corresponde pode ser vista directamente no índice do numerador (N_i) ou do denominador (D_i), correspondente ao Quociente (Q_i), que surge no início de cada parcela. Assim, na Fig.9, em (b) a primeira parcela estima a elasticidade a G_1 do contributo para o rácio G:T do fluxo de indivíduos para as classes de tamanho superiores (Q_1); a segunda parcela estima a elasticidade a G_1 do contributo para o rácio G:T do valor reprodutivo de cada classe

de tamanho (Q_2) e a terceira parcela estima a elasticidade a G_1 do contributo para o rácio G:T do refluxo de indivíduos para as classes de tamanho inferiores (Q_3). O somatório das três parcelas estima a elasticidade do rácio G:T ao parâmetro G_1 .

Regra geral as elasticidades de Q_1 , Q_2 e Q_3 aos vários parâmetros são precedidas de um sinal positivo quando o parâmetro em causa no quociente em causa representa um contributo para a geração gametófito e de um sinal negativo quando representa um contributo para a geração tetraesporófito. São normalmente excepção a esta regra os parâmetros que surgem em quocientes não correspondentes aos processos representados por estes mesmos parâmetros. Tal ocorre mais precisamente com St_2 , St_3 , St_5 , St_6 , B_{23} e B_{56} , que apesar de serem todos refluxos, surgem em Q_1 e Q_2 . Porque nestes quocientes, estes parâmetros têm um efeito antagónico ao dos outros parâmetros relativos à mesma geração, nas suas sensibilidades e elasticidades ocorre uma inversão dos sinais da 1ª e 2ª parcelas. Na 3ª parcela já se encontram em consonância com a regra geral porque esta parcela refere-se precisamente às sensibilidades ou elasticidades aos processos de refluxo.

No parágrafo acima foi utilizada a expressão “são normalmente excepção” porque nem sempre assim é: Para St_2 , se $St_3 > \lambda$, a primeira parcela torna-se positiva e a segunda parcela torna-se negativa. Também para os outros parâmetros acima mencionados e não só para estes como também para todos os parâmetros onde em alguma das parcelas ocorra uma operação de subtracção, essa parcela está sujeita a alteração de sinal conforme a combinação dos parâmetros que nela surgem e λ . As sensibilidades e elasticidades do rácio G:T e dos seus três quocientes aos vários parâmetros variam não só em módulo mas também em sinal consoante a localização da população no hiperespaço de parâmetros. Torna-se então uma questão de determinar, dentro do hiperespaço de parâmetros que tenha significado biológico, os

sub-espacos onde ocorram alteraoes de comportamento e o quanto esses sub-espacos sao crediveis ou provaveis.

A observaao das expressoes algeblicas das sensibilidades e elasticidades do modelo e dos sinais das suas parcelas leva-nos a outra conclusao: Para os parametros que surjam em mais do que um quociente, normalmente o seu efeito num dos quocientes e antagonico com o seu efeito nos outros (tambem observavel nas Tabelas 2 e 3). Por exemplo: O aumento do crescimento gametofito (parametros principais ou de nivel inferior) aumenta o primeiro e terceiro quocientes mas diminui o segundo. Mais uma vez o termo “normalmente” esta dependente da combinaao de parametros e da existencia de significado biologico, credibilidade ou probabilidade de ocorrencia para essa combinaao.

Caso de estudo de *Gelidium sesquipedale*

Media e variaao dos parametros

A media e variaao dos parametros principais e secundarios do modelo foi estimada com o intuito de satisfazer dois objectivos: Um, o de localizar no hiperespaco de parametros a populaao de *Gelidium sesquipedale* a data das campanhas de amostragem, pois a resposta do modelo a variaoes nos seus parametros depende da combinaao dos valores medios de cada parametro. Outro o de estabelecer se no presente estudo faz mais sentido comparar as elasticidades ou as sensibilidades do modelo aos parametros (conforme definidas por Caswell, 1987 & 2001), com base no tipo de correlaao entre a media e a variaao.

Porque certos parametros podem teoricamente variar entre 0 e 1 enquanto outros entre 0 e $+\infty$ (ver Metodos; pag.7), o ndice estimador da variaao utilizado foi o somatorio do modulo dos residuos, dividido por $n-1$, em vez do ja tradicional

somatório do quadrado dos resíduos, dividido por n-1. Assim é evitada a sobrevalorização dos residuais superiores a 1 relativamente aos inferiores a 1. Por isso neste caso é falado de variação e não de variância.

Por observação da Fig.10 podemos verificar que a variação é claramente proporcional à média; como tal, a análise do modelo deve ser focada na comparação entre as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros. Tal como para os parâmetros principais do modelo, também para os parâmetros de secundários foram calculadas as suas médias e variações (Tab.1).

Tabela 1- Médias e variações dos parâmetros de nível inferior

	Fec.G	Fec.T	S.carp	S.tet	G	St	B	CG
Media	0,071	0,030	$2,1 \times 10^{-6}$	$4,7 \times 10^{-5}$	0,151	0,575	0,047	0,027
Variação	0,133	0,052	-	-	0,127	0,155	0,064	0,034

Homogeneidade da variação

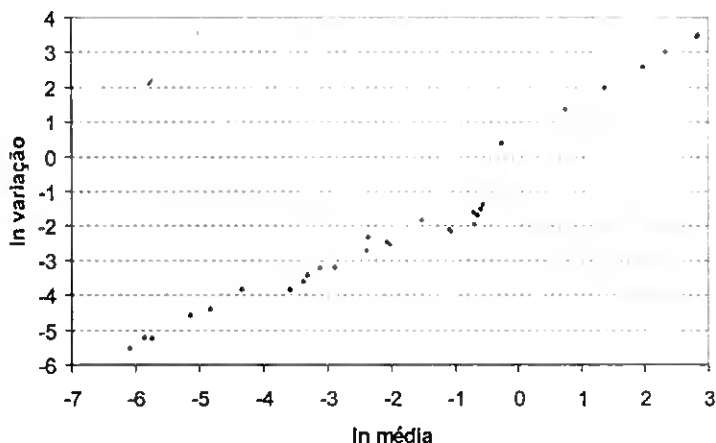


Figura 10 – Relação entre a variação e a média dos parâmetros principais do modelo.

Determinação do rácio G:T

Neste momento torna-se oportuno relembrar que além das frondes adultas serem consideradas isomórficas, também as suas taxas vitais relacionadas com a sobrevivência (crescimento, permanência e quebra) e crescimento clonal foram

assumidas iguais entre gametófitos e tetraesporófitos. Desta forma quer Q_1 quer Q_3 assumem o valor de 1. Apenas nas taxas vitais relacionadas com a fertilidade (fecundidades e sobrevivência dos esporos) foram identificadas diferenças entre os gametófitos e tetraesporófitos (Tab.1). Com os valores estimados para os parâmetros secundários, Q_2 assume o valor de 4,236. Desta forma o rácio G:T assume o valor de $1 \times 4,236 \times 1 = 4,236$, o que é totalmente discordante do facto comprovado da dominância dos tetraesporófitos no campo. Esta discrepância deve ser atribuída a erros na estimação das fertilidades fornecidas pelos dados originais.

Determinação das elasticidades

As elasticidades do rácio G:T, Q_1 , Q_2 e Q_3 aos vários parâmetros do modelo, foram determinadas aplicando os valores estimados dos parâmetros às soluções analíticas das elasticidades. O resultado é apresentado na Tabela 2.

Tabela 2 – Elasticidades do rácio G:T, Q_1 (contributo do fluxo para a frente na abundância de cada geração), Q_2 (contributo da fertilidade na abundância da geração oposta) e Q_3 (contributo do refluxo na abundância de cada geração) aos vários parâmetros do modelo. Espaços em branco: O parâmetro não ocorre no respectivo quociente.

Parâmetro	Fec1	Fec2	Fec3	Fec4	Fec5	Fec6	SCap	STe				
Rácio GT	0	-0,13	-0,37	0	0,12	0,38	-0,5	0,5				
Q_1												
Q_2	0	-0,13	-0,37	0	0,12	0,38	-0,5	0,5				
Q_3												
Parâmetro	G1	G2	G4	G5	S1	S2	S3	S4	S5	S6		
Rácio GT	329	358	-329	-358	370	3476	1747	-370	-3476	-1747		
Q_1	0,85	0,23	-0,85	-0,23		-1,61	-3,78		1,61	3,78		
Q_2	-0,50	-0,37	0,50	0,38		0	0,65		0	-0,58		
Q_3	328	358	-328	-358	370	3478	1750	-370	-3478	-1750		
Parâmetro	B12	B13	B23	B45	B46	B56	CG1	CG2	CG3	CG4	CG5	CG6
Rácio GT	173	17	283	-173	-17	-283	25	80	58	-25	-80	-58
Q_1			-0,13			0,13						
Q_2			0			0						
Q_3	173	17	283	-173	-17	-283	25	80	58	-25	-80	-58

Duas constatações importantes são efectuadas da observação da Tabela 2:

- As elasticidades são muito elevadas quando referentes a Q_3 , para qualquer parâmetro que para ele contribua e comparativamente muito baixas para Q_1 e Q_2 , para qualquer parâmetro que para eles contribuam.

- Sendo que a elasticidade do rácio G:T a qualquer parâmetro é o somatório das elasticidades dos três quocientes a esse parâmetro; as elasticidades do rácio G:T são bastante elevadas apenas devido às elasticidades de Q_3 .

De facto pode ser observado que as elasticidades do rácio G:T são quase iguais às elasticidades de Q_3 , tornando as elasticidades de Q_1 e Q_2 praticamente negligenciáveis. A elasticidade extrema do rácio G:T e a preponderância de Q_3 neste processo foi comprovada pelos resultados da simulação da variação de cada parâmetro secundário em $\pm 10\%$ (Tab.3).

Naturalmente o passo seguinte foi verificar o quanto abrangente é este fenómeno no hiperespaço de parâmetros ou se pelo contrário se trata de algo localizado ou restrito a certas combinações de parâmetros. Para tal foram variados todos os parâmetros secundários dentro da sua gama de valores possíveis e verificado o seu efeito nas elasticidades do rácio G:T, Q_1 , Q_2 e Q_3 aos parâmetros principais (ver Métodos: determinação do comportamento das elasticidades; páginas 20 e 21).

Tabela 3 – Rácio G:T, Q_1 (contributo do fluxo para a frente na abundância de cada geração), Q_2 (contributo da fertilidade na abundância da geração oposta) e Q_3 (contributo do refluxo na abundância de cada geração), em função da variação de cada parâmetro secundário em -10%, 0% e +10%.

	Var. em P(t)	Fec(g)	Fec(t)	S(carp)	S(tet)	G(g)	G(t)	St(g)	St(t)	B(g)	B(t)	CG(g)	CG(t)
Rácio G:T	-0,1	4,465	4,019	4,465	4,019	0,028	642	0,013	1397,9	0,045	395,6	0,13	138,6
	0	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236
	0,1	4,039	4,443	4,039	4,443	565,3	0,032	1453,9	0,012	403,4	0,044	140,5	0,128
Q1	-0,1	1	1	1	1	0,896	1,116	1,171	0,854	1,013	0,987	1	1
	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0,1	1	1	1	1	1,107	0,903	0,854	1,171	0,987	1,013	1	1
Q2	-0,1	4,465	4,019	4,465	4,019	4,638	3,862	4,154	4,31	4,236	4,236	4,236	4,236
	0	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236	4,236
	0,1	4,039	4,443	4,039	4,443	3,897	4,603	4,31	4,155	4,234	4,234	4,235	4,235
Q3	-0,1	1	1	1	1	0,007	149	0,003	379,8	0,011	94,6	0,031	32,7
	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0,1	1	1	1	1	131	0,008	395,1	0,003	96,5	0,01	33,2	0,03

Ao observar e comparar os resultados de tal procedimento, pôde-se constatar que efectivamente a existência de refluxos (Q_3) é sempre o mecanismo responsável pelas elasticidades extremas que o rácio G:T pode atingir. Enquanto as elasticidades de Q_1 e Q_2 são sempre comparativamente constantes e diminutas, variando sensivelmente entre ± 10 , as elasticidades de Q_3 tendem para 0 quando os refluxos tendem para 0 e tendem para $\pm\infty$ quando os refluxos aumentam e o crescimento tende para 0.

Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a fertilidade e crescimento clonal

A variação dos parâmetros secundários crescimento e permanência é directamente proporcional à variação das elasticidades (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros principais relativos à fertilidade e crescimento clonal das classes de tamanho superiores e inversamente proporcional às relativas às classes de tamanho inferiores (Fig.11 e Figs. 34, 38, 39 e 43 no Anexo IV).

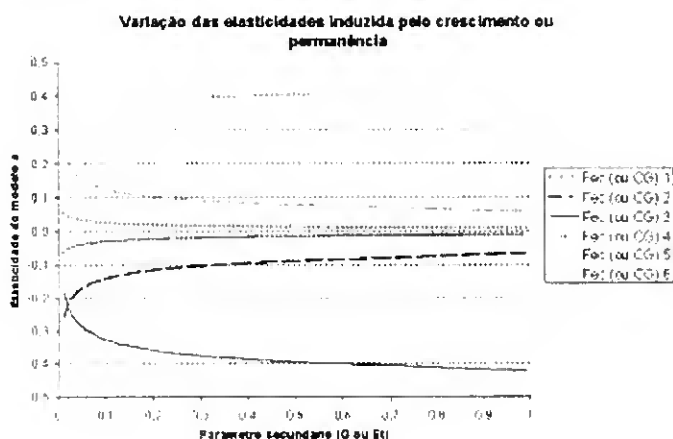


Figura 11 – Padrão típico de correlação entre a variação dos parâmetros secundários crescimento e permanência e a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a fecundidade e crescimento clonal.

A variação dos parâmetros secundários quebra e crescimento clonal é inversamente proporcional à variação das elasticidades (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros principais relativos à fecundidade e crescimento clonal das classes de

tamanho superiores e directamente proporcional às relativas às classes de tamanho inferiores (Fig.12 e Figs. 44, 48, 49 e 53 no Anexo IV). A 2ª classe de tamanho de cada geração comporta-se como uma classe de tamanho inferior quando o valor do parâmetro secundário é baixo e como uma classe de tamanho superior quando o valor do parâmetro secundário é alto.

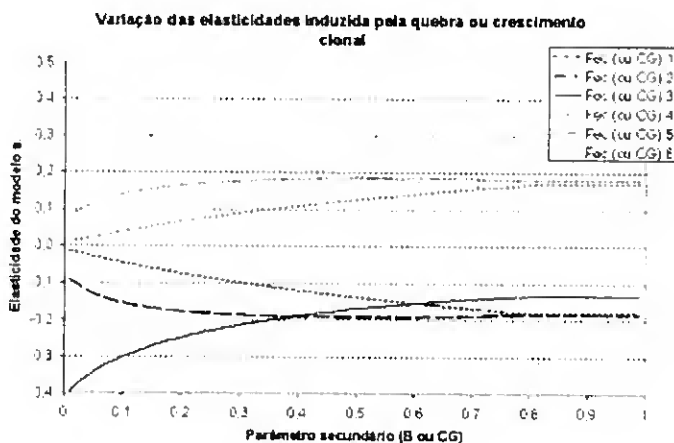


Figura 12 – Padrão típico de correlação entre a variação dos parâmetros secundários quebra e crescimento clonal e a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a fecundidade e crescimento clonal.

Porém, quando o aumento de determinado parâmetro secundário desfavorece a elasticidade ao crescimento clonal de determinada classe de tamanho, essa elasticidade não diminui necessariamente (em módulo), apenas não cresce tanto quanto as elasticidades ao crescimento clonal das classes de tamanho favorecidas.

A variação dos parâmetros secundários fecundidade gametófito relativa, sobrevivência dos carposporos, fecundidade tetraesporófito relativa e sobrevivência dos tetrasporos não afecta a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relativos à fertilidade (Fig.13 e Figs. 24 e 29 no Anexo IV). Já as elasticidades ao crescimento clonal, neste caso, comportam-se como as elasticidades aos parâmetros relacionados com a sobrevivência (parágrafo seguinte, Fig.14 e Figs. 28 e 33 no Anexo IV)

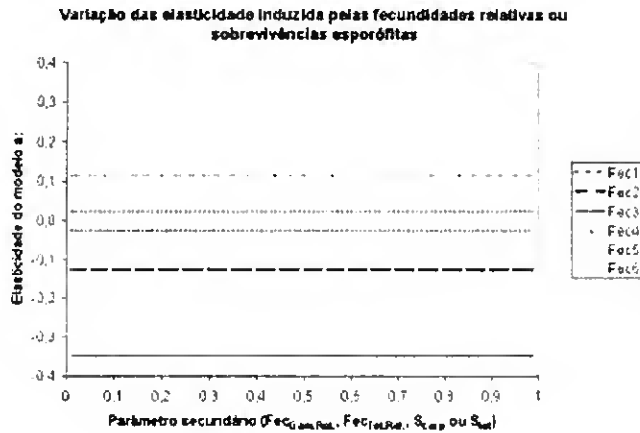


Figura 13 – Padrão típico de correlação entre a variação dos parâmetros secundários relativos à fertilidade e a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a fecundidade.

Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com o crescimento, permanência e quebra:

A variação dos parâmetros secundários fecundidade gametófito relativa, fecundidade tetraesporófito relativa, sobrevivência dos carposporos, sobrevivência dos tetraesporos e crescimento é inversamente proporcional à variação das elasticidades (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros principais relativos à sobrevivência das frondes adultas (crescimento, permanência e quebra). O mesmo se pode dizer da correlação dos parâmetros secundários relativos à fertilidade com as elasticidades aos parâmetros principais relativos ao crescimento clonal (Fig.14 e Figs. 25, 26, 27, 30, 31, 32, 35, 36 e 37 no Anexo IV).

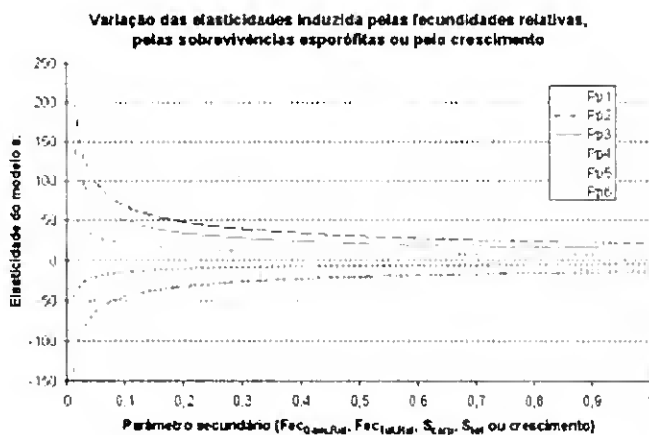


Figura 14 – Padrão típico de correlação entre a variação dos parâmetros secundários relativos às fertilidades e crescimento e a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com o crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal. (Pp1, Pp2,..., Ppi: Parâmetro principal relativo à variável de estado *i*)

A variação dos parâmetros secundários permanência, quebra e crescimento clonal é directamente proporcional à variação das elasticidades (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros principais relativos à sobrevivência das frondes adultas (crescimento, permanência e quebra) (Fig.15 e Figs. 40, 41, 42, 45, 46, 47, 50, 51 e 52 no Anexo IV).

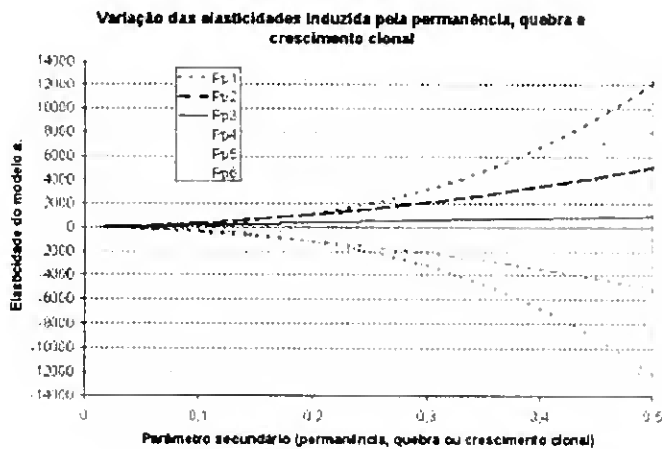


Figura 15 – Padrão típico de correlação entre a variação dos parâmetros secundários relativos à permanência, quebra e crescimento clonal e a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com o crescimento, permanência e quebra . (Pp1, Pp2,..., Ppi: Parâmetro principal relativo à variável de estado *i*)

É de referir que o aumento dos parâmetros secundários quebra e crescimento clonal frequentemente afectam as elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais que representam refluxos com origem na 3ª classe de tamanho, em detrimento dos que representam refluxos da 1ª e 2ª classes de tamanho. Esse efeito pode-se traduzir por um decréscimo efectivo do valor absoluto (módulo) dessa elasticidade e/ou por um decréscimo relativo à magnitude das outras elasticidades (Figs. 47, 48, 51 a 53).

O escalonamento entre as magnitudes do valor absoluto das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a permanência e quebra nas diferentes classes de tamanho é dado pelo escalonamento dos coeficientes dos respectivos modelos de ligação entre parâmetros principais e secundários (Figuras 26, 31, 36, 41 e 46 para a permanência e Figuras 27, 32, 37 e 42 para a quebra).

DISCUSSÃO

O rácio G:T é o resultado de três factores relacionados entre si num processo multiplicativo. São estes factores o contributo do fluxo para a frente (crescimento) das frondes adultas na abundância da própria geração, o contributo da fertilidade das frondes adultas na abundância da geração oposta e o contributo do refluxo (permanência, quebra e crescimento clonal) das frondes adultas na abundância da própria geração.

Regra geral a resposta do rácio G:T é directamente proporcional a variações nos parâmetros relacionados com a sobrevivência gametófita, crescimento clonal gametófito e fertilidade tetraesporófito e inversamente proporcional a variações nos parâmetros relacionados com a sobrevivência tetraesporófito crescimento clonal tetraesporófito e fertilidade gametófito. No entanto a resposta do rácio G:T a variações em qualquer parâmetro depende da localização do sistema no hiper-espaço de parâmetros, podendo existir excepções consuante certas combinações específicas de parâmetros.

Na ausência de refluxos ($Q_3=0$), o rácio G:T é comparativamente pouco elástico a todos os outros tipos de taxas vitais. Na presença de refluxos, este tipo de taxas vitais (e também o fluxo para a frente por possibilitar que um indivíduo futuramente sofra um refluxo) tornam-se preponderantes na determinação do rácio G:T e mais o são quanto maior for a dominância dos refluxos relativamente aos fluxos para a frente. Tal pode ser visto na Fig.15, na variação das elasticidades do modelo aos parâmetros principais (y), quando os refluxos (x) tendem para 0 ou para 0,5. A existência de refluxos, mais precisamente do crescimento clonal, foi tida como fundamental na ecologia de *Gelidium sesquipedale*, nomeadamente na recolonização após eventos catastróficos (Santos 1994, 1995).

Existem fundamentalmente dois mecanismos típicos pelos quais a variação da localização do sistema no hiper-espaço de parâmetros afecta as elasticidades do rácio G:T a qualquer parâmetro:

1) É sabido o efeito que a variação de cada tipo de taxa vital tem na estrutura populacional estável: O aumento do crescimento ou da permanência (sendo definido que o aumento da permanência diminui a mortalidade sem afectar o crescimento ou quebra) aumenta a abundância relativa das classes de tamanho superiores em detrimento das inferiores, deslocando o centro de massa do sistema no sentido das classes de tamanho superiores. O aumento da quebra e do crescimento clonal diminui a abundância relativa das classes de tamanho superiores em benefício das inferiores, deslocando o centro de massa do sistema no sentido de estas últimas. O aumento das fecundidades e das sobrevivências dos esporos não tem efeito na estrutura populacional estável, não afectando assim a localização do centro de massa; apenas aumenta o número inicial de recrutas, contribuindo desta forma para o aumento da taxa de crescimento. A variação das taxas vitais tem um efeito similar ao efeito acima descrito, nas elasticidades do rácio G:T às fecundidades e taxas de crescimento clonal (Figs. 11, 12 e 13). Existe no entanto a diferença que as taxas vitais cuja variação não afectam as abundâncias relativas das classes de tamanho (fecundidades e sobrevivência dos esporos), na realidade afectam as elasticidades ao crescimento clonal de modo inversamente proporcional (Figs 28 e 33 no Anexo IV).

2) O aumento dos refluxos aumenta a elasticidade do rácio G:T aos parâmetros principais relacionados com a sobrevivência das frondes adultas, enquanto que o aumento de parâmetros que não representam refluxos provoca o efeito contrário. Fica assim demonstrada, uma vez mais, a importância dos refluxos. Excepção feita para os casos onde o aumento da quebra ou do crescimento clonal provoca uma diminuição

(absoluta ou relativa) do módulo das elasticidades aos parâmetros que representam reflexos da 3ª classe de tamanho: St_3 , B_{13} e B_{23} nos gametófitos e St_6 , B_{46} e B_{56} nos tetraesporófitos. Nestes casos poderá também estar presente um mecanismo onde o deslocar o centro de massa na direcção da classe inferior desfavorece a classe superior.

Estas observações foram efectuadas estando o modelo mais aproximado à sua estrutura matemática base: sendo que $mortalidade + sobrevivência = 1$ e $sobrevivência = crescimento + quebra + permanência$, o modelo foi testado com o crescimento, a permanência e a quebra a variar independentemente; o aumento da quebra foi subtraído à mortalidade e não à permanência e crescimento, estando assim a quebra positivamente correlacionada com a sobrevivência e negativamente correlacionada com a mortalidade; a permanência é considerada uma taxa vital em vez de apenas o resultado de $S-G-B$. A vantagem deste tipo de abordagem é a individualização de cada parâmetro principal, suas causas e seus efeitos, e a possibilidade de explorar todas as combinações de parâmetros possíveis e seus efeitos, mesmo que pouco realistas.

É também pertinente verificar as eventuais diferenças de comportamento do modelo sendo este construído de forma a fazer mais significado biológico: o crescimento, a permanência e a quebra não podem variar independentemente, na realidade são todas funções da sobrevivência. O crescimento está correlacionado positivamente com a sobrevivência enquanto a quebra está correlacionada negativamente, sendo subtraída a esta; a permanência não é uma taxa vital mas apenas o resultado de $St = S - G - B$. A vantagem deste tipo de abordagem é uma maior aproximação e focalização à realidade.

Para o *Gelidium sesquipedale*, tal como para qualquer outra alga com o mesmo tipo de ciclo de vida, o rácio G:T é pouco elástico aos parâmetros relacionados com a fertilidade (através de Q_2 ; Tabelas 2 e 3) e extremamente elástico aos parâmetros relacionados com a sobrevivência das frondes adultas (através de Q_3 ; Tabelas 2 e 3). Também Engel *et al* (2001) chegaram à mesma conclusão ao compararem as elasticidades da estrutura populacional estável à sobrevivência com as elasticidades à fertilidade, para várias populações de *Gracilaria gracilis*. Nesse estudo, quer o rácio G:T quer as elasticidades da estrutura populacional estável foram determinadas numericamente. As suas soluções analíticas não foram achadas e como tal não foram avaliados os efeitos de Q_1 , Q_2 e Q_3 (Equações 9 e 38 a 173 do Anexo III; Tabelas 2 e 3), pelo que as conclusões de Engel *et al* (2001) são apenas válidas para as combinações de taxas vitais consideradas.

Com elasticidades do rácio G:T ao crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal, tão elevadas, qualquer ligeira diferença nestes parâmetros entre gametófitos e tetraesporófitos, representa uma alteração drástico no rácio G:T (Tabelas 2 e 3). Por esta razão, a similaridade ecológica entre gametófitos e tetraesporófitos nestas taxas vitais não só é possível para a existência de um rácio diferente de 1, como é essencial para manter um rácio G:T estável; seja a estabilidade a nível espacial (entre diferentes populações) ou a nível temporal (admitindo que a longo prazo os valores dos parâmetros podem se deslocar para outro ponto). Como tal, não é minimamente credível esperar que diferenças entre fases para estas taxas vitais justifiquem a existência do um rácio G:T estável. A atribuição da existência de um rácio G:T estável a estas eventuais diferenças, não é plausível, devendo ser levantada a questão da verdadeira estabilidade do rácio G:T ou de se a acção diferencial dos factores bióticos ou abióticos seja apenas verdadeiramente

significativa nas taxas vitais relacionadas com a fertilidade. Por outro lado, sendo o rácio G:T tão pouco elástico à fertilidade, alterações ligeiras ou mesmo razoáveis nestas taxas vitais pouco afectam a estabilidade do rácio (tabelas 2 e 3). De facto, como pode ser visto no caso do *Gelidium sesquipedale*, é necessário que as diferenças entre gerações para estes parâmetros sejam de ordens de magnitude (tabela 1) para que o rácio seja igual a 4,236. Este rácio não corresponde, no entanto, ao verificado no campo por Santos & Duarte (1996), para a mesma população de *Gelidium sesquipedale*. Tal deve ser consequência de erros na estimação das fecundidades e sobrevivências esporófitas posteriormente utilizadas neste estudo e em Santos & Nyman (1998). De facto, trabalhos recentes sobre a fecundidade gametófita e tetraesporófita de *Gelidium sesquipedale*, apontam para que a primeira seja muito superior à segunda (Carmona & Santos, não publicado) Isto não inviabiliza que nesta alga as evidências são de que as taxas vitais relacionadas com a fertilidade sejam as únicas a ser dissimilares entre gametófitos e tetraesporófitos (Carmona & Santos, não publicado; Santos & Duarte, 1996; Santos & Nyman, 1998). A atribuição da existência de um rácio G:T estável a estas eventuais diferenças é certamente mais plausível.

É necessária a existência de estudos a longo prazo que forneçam informações sobre a estabilidade e tendências no comportamento do rácio G:T, especialmente para as espécies nas quais se crê existirem diferenças reais entre gerações nas taxas vitais relacionadas com a sobrevivência. Para estas espécies a existência dessas diferenças deve imperetrivelmente ser verificada experimentalmente.

Para a alga vermelha *Mazzaella Splendens*, uma amostragem com 9 anos de intervalo (Hansen & Doyle, 1976; Dyck *et al.*, 1985) revelou uma elevada variação do rácio G:T. Esta variabilidade pode ser resultado de diferenças entre gametófitos e tetraesporófitos nas taxas vitais relacionadas com a sobrevivência. Nesta alga essas

diferenças foram encontradas na resistência ao hidrodinamismo (Dyck *et al.*, 1985; Phillips, 1994).

Para as algas vermelhas *Chondrus crispus*, amostrada com 12 anos de intervalo (Scrosati & Mudge, 2004) e *Mazzaella parksii*, amostrada com 8 anos de intervalo (Scrosati & Mudge, 2004b), a variação do rácio G:T é mínima quando comparada com a variação (estimada na eventualidade de diferenças entre gametófitos e tetraesporófitos de $\pm 10\%$) e as elasticidades demonstradas no presente estudo (Tabelas 2 e 3). Igualmente, as diferenças entre as elasticidades do rácio G:T à sobrevivência e à fertilidade, obtidas por Engel *et al* (2001) são mínimas quando comparadas com as obtidas no presente estudo.

Apenas manipulando o presente modelo de forma a subvalorizar Q_3 (igualando a quebra e o crescimento clonal a zero e diminuindo consideravelmente a permanência), é possível obter resultados semelhantes aos acima descritos. No entanto, para algas perenes com estratégia demográfica tipo K, este tipo de combinação de parâmetros é pouco provável: numa alga de crescimento lento existem boas probabilidades de, num intervalo de um ano, um indivíduo permanecer na mesma classe de tamanho ou passar para uma classe inferior; ou seja: não crescer mas também não morrer. Então, a manutenção de um rácio G:T estável só é possível mediante a igualdade extrema de comportamento demográfico entre gametófitos e tetrasporófitos, para o crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal.

Conclusão

Para a determinação do rácio G:T de um ciclo de vida bifásico, são fundamentais três tipos de factores e suas interacções. São estes o contributo para a abundância da própria geração por fluxo para a frente (crescimento), o contributo

também para a abundância da própria geração por refluxo (permanência, quebra e crescimento clonal) e o contributo para a abundância da geração oposta pela fertilidade. A elasticidade do rácio G:T ao refluxo é superior em várias ordens de magnitude às elasticidades aos outros factores, tornando o refluxo no factor determinante no estabelecimento do rácio G:T.

Para a manutenção de um rácio G:T estável a longo prazo é necessária a existência de um “motor” desse rácio que seja resultante duma grande diferença entre gerações de uma taxa vital à qual o rácio G:T (através de Q_3) seja pouco elástico, nomeadamente as fecundidades e as sobrevivências dos esporos. Por outro lado é necessário uma extraordinária igualdade de comportamento demográfico de todos os parâmetros aos quais o rácio G:T (através de Q_3) é bastante elástico, nomeadamente o crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal.

Há espécies que têm um rácio G:T estável enquanto outras não. Nas primeiras não pode haver diferenças entre gametófitos e tetrasporófitos para o crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal. A existência de um rácio G:T estável é dependente das diferenças existentes entre gerações, para as fecundidades e sobrevivências dos esporos. Nas segundas, a eventual existência de diferenças entre gerações, para o crescimento, permanência, quebra e crescimento clonal, pode ser uma das principais causas da instabilidade do rácio G:T. É então necessário aferir a real estabilidade a longo prazo do rácio G:T, pois esta é incompatível com a existência de diferenças entre gerações, nas taxas vitais relacionadas com a sobrevivência. Somente sendo o refluxo (Q_3) mínimo (o que não é nada plausível) é que estas duas características podem coexistir na biologia de uma alga com alternância de gerações.

BIBLIOGRAFIA

Aberg, P. (1992a). A demographic study of 2 populations of the seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecology*. **73** (4): 1473-1487.

Aberg, P. (1992b). Size-based demography of the seaweed *Ascophyllum nodosum* in stochastic environments. *Ecology*. **73** (4): 1488-1501.

Ang, P. O. & De Wreede, R. E. (1990). Matrix models for algal life history stages. *Marine Ecology Progress Series*. **59**: 171-181.

Ang, P. O. & De Wreede, R. E. (1993). Simulation and analysis of the dynamics of a *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) population. *Marine Ecology Progress Series*. **59**: 171-181.

Akçakaya, I. R., Burgman, M. A. & Ginzburg, L. R. (1997). Applied Population Ecology – Principles and Computer Exercises. Second edition. Applied Biomathematics, Setauket, New York: 255 pp.

Bhattacharya, D. (1985). The demography of fronds of *Chondrus crispus* Stackhouse. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **91**: 217-231.

Bolton, J. J. & Joska, M. A. P. (1993). Population studies on a South African carrageenophyte: *Iridaea capensis* (Gigartinaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia*. **260/261**: 191-195.

Caswell, H. (2001). Matrix Population Models – construction, analysis and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts: 722 pp.

De Wreede, R. E. & Green, L. G. (1990). Patterns of gametophyte dominance of *Iridaea splendens* (Rhodophyta) in Vancouver Harbour, Vancouver, British Columbia, Canada. *Journal of Applied Phycology*. **2**: 27-34.

Dyck, L. J., De Wreede, R. E. & Garbary (1985). Life history phases in *Iridaea cordata* (Gigartinaceae): relative abundance and distribution from British Columbia to California. *Japanese Journal of Phycology*. **33**: 225-232.

Dyck, L. J. & De Wreede, R. E. (1995). Patterns of seasonal demographic change in the alternate isomorphic stages of *Mazzaella splendens* (Gigartinales, Rhodophyta). *Phycologia*. **34**: 390-395.

Engel, P., Aberg, P., Gaggiotti, O. E., Destombe, C. & Valero, M. (2001). Population dynamics and stage structure in a haploid-diploid red seaweed, *Gracilaria gracilis*. *Journal of Ecology*. **89**: 436-450.

González, J. & Meneses, I. (1996). Differences in the early stages of development of gametophytes and tetrasporophytes *Chondracanthus chamissoi* (C. Ag.) Kützing from Puerto Aldea, northern Chile. *Aquaculture*. **143**: 91-107.

Gorostiaga, J. M. (1994). Growth and production of the red alga *Gelidium sesquipedale* off the Basque coast (northern Spain). *Marine Biology*. **120**: 311-322.

Hannach, G. & Santelices, B. (1985). Ecological differences between the isomorphic reproductive phases of two species of *Iridaea* (Rhodophyta: Gigartinales). *Marine Ecology Progress Series*. **22**: 291-303

Hughes, J. S. & Otto, S. P. (1999). Ecology and the Evolution of Biphasic Life-Cycles. *The American Naturalist*. **154** (3). pdf.

Maggs, C. A. & Rico, J. M. (1991). A karyological demonstration of meiosis in *Gelidium latifolium* (Gelidiaceae, Rhodophyta) from Ireland. *Phycologia*. **30** (6): 487-494.

Mathieson, A. C. & Burns, R. L. (1975). Ecological studies of economic red algae. V. Growth and reproduction of natural and harvested populations of *Chondrus crispus* Stackhouse in New Hampshire. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **17**: 137-156

Mathieson, A. C. (1982). Reproductive phenology and sporeling ecology of *Chondrus crispus* Stackhouse in New Hampshire. In Tsuda, R. T. and Chiang, Y. M. (Eds) *Proceedings of the Republic of China – United States cooperative science seminar on cultivation and utilization of economic algae*. University of Guam Marine Laboratory, Mangilao. 33-40

May, G. (1986). Life history variations in a predominantly gametophytic population of *Iridaea cordata* (Gigartinaceae, Rhodophyta). *Journal of Phycology*. **22**: 448-455.

Mudge, B. & Scrosati, R. (2003). Effects of wave exposure on the proportion of gametophytes and tetrasporophytes of *Mazzaella oregona* (Rhodophyta: Gigartinales) from Pacific Canada. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **83**: 701-704.

Phillips, B. (1994). Ecological differences between the isomorphic phases of *Mazzaella lilacina* (Rhodophyta, Gigartinaceae): 1) spore production, 2) recruitment specialization, 3) resistance to removal by wave action. M.Sc. Thesis, The University of British Columbia, Vancouver, 113 pp.

Salinas, J. M. (1991). Spray system for reattachment of *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born. Et Thur. (Gelidiales: Rhodophyta). *Hydrobiologia*. **221**: 107-117.

Santelices, B. (1990). Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanographic Marine Biology Annual Reviews*. **28**: 177-276.

Santelices, B. (1988). Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO Fisheries Synopsis*. **145**: 1-55.

Santos, R. (1991). The use of transition matrices to model the demography of plants. *Laboratório nacional de engenharia e tecnologia industrial*. **DEII 24/91**. 59 pp.

Santos, R. (1993). Plucking or cutting *Gelidium sesquipedale*? A demographic simulation of harvest impact using a population projection matrix model. *Hydrobiologia*. **260/261**: 269 – 276.

Santos, R. (1994). Frond dynamics of the commercial seaweed *Gelidium sesquipedale*: effects of size and of frond history. *Marine Ecology Progress Series*. **107**: 295-305.

Santos, R., Duarte, P. (1996). Fecundity, spore recruitment and size in *Gelidium sesquipedale* (Gelidiales, Rhodophyta). *Hydrobiologia*. **326/327**: 223-228.

Santos, R. & Nyman, M. (1998). Population modelling of *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta, Gelidiales). *Journal of Applied Phycology*. **10**: 261-272.

Servière-Zaragoza, E. & Scrosati, R. (2002). Reproductive Phenology of *Pterocladia capillacea* (Rhodophyta, Gelidiales) from southern Baja California, Mexico. *Pacific Science*. **56** (3): 285-290.

Scrosati, R. (1998). Population structure and dynamics of the clonal alga *Mazzaella cornucopiae* (Rhodophyta, Gigartinales) from Nova Scotia, Canada. *Botanica Marina*. **41**: 483-493.

Scrosati, R. & DeWreede, R. E. (1999). Demographic models to simulate the stable ratio between ecologically similar gametophytes and tetrasporophytes in populations of the Gigartinaceae (Rhodophyta). *Phycological Research*. **47**: 153-157.

Scrosati, R. & Mudge, B. (2004a). Persistence of gametophyte predominance in *Chondrus crispus* (Rhodophyta, Gigartinaceae) from Nova Scotia after 12 years. *Hydrobiologia*. **0**: 1-4 (accepted for publication). pdf.

Scrosati, R. & Mudge, B. (2004b). Effects of elevation, wave exposure and year in the proportion of gametophytes and tetrasporophytes in *Mazzaella parksii* (Rhodophyta, Gigartinaceae) populations. *Hydrobiologia* (in press). pdf.

Sosa, P. A., Jiménez del Río, M. & García-Reina, G. (1993). Physiological comparison between gametophytes and tetrasporophytes of *Gelidium canarensis* (Gelidiaceae: Rhodophyta). *Hydrobiologia*. **260/261**: 445-449.

Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (1997). Structured-population Models in Marine, Terrestrial and Freshwater Systems. Chapman and Hall, New York: 643 pp.

ANEXO I

Bases para o desenvolvimento da solução analítica

O modelo conceptual do ciclo de vida de uma espécie representa um sistema de equações lineares onde a cada variável de estado do ciclo de vida e a cada taxa de transição (parâmetro demográfico) entre variáveis de estado correspondem respectivamente uma variável independente e um coeficiente do sistema de equações lineares. O sistema de equações lineares pode ser escrito de maneira simplificada pelo produto de uma matriz quadrada cujas entradas são os coeficientes, por um vector coluna cujas entradas são as abundâncias das variáveis de estado no tempo t (variáveis independentes). O resultado é um vector coluna com as abundâncias das variáveis de estado no tempo $t+1$ (variáveis dependentes). A matriz quadrada é de ordem (n,n) e os vectores coluna de ordem n , sendo n o número de variáveis de estado do ciclo de vida. O modelo é representado na seguinte forma:

$$v_t = \begin{bmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ \dots \\ n_{n,t} \end{bmatrix} ; v_{t+1} = \begin{bmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ \dots \\ n_{n,t+1} \end{bmatrix} ; A_{(n,n)} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1j} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2j} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{i1} & a_{i2} & \dots & a_{ij} \end{bmatrix} ; v_{t+1} = A \times v_t \quad (10)$$

As taxas de conexão (ou coeficientes) podem ser apenas um parâmetro, mas também uma equação onde o parâmetro está inserido. A equação deve então descrever o processo regulador da conexão entre as duas variáveis de estado em questão. O sistema de equações lineares deixa assim de ser linear para os parâmetros.

Considerando as variáveis independentes como sendo as abundâncias das variáveis de estado (n_0) no momento inicial (t_0), representadas pelo vector coluna (v_0) e as variáveis dependentes as abundâncias das variáveis de estado no momento t (n_t),

representadas pelo vector coluna (v_t), o algoritmo (ou base canónica) da transformação de v_0 em v_t é a matriz quadrada elevada a t (A^t). O sistema passa a ser representado por:

$$v_0 = \begin{bmatrix} n_{1,0} \\ n_{2,0} \\ \dots \\ n_{n,0} \end{bmatrix} ; \quad v_t = \begin{bmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ \dots \\ n_{n,t} \end{bmatrix} ; \quad v_t = A^t \times v_0 \quad (11)$$

Uma matriz quadrada de ordem n possui n valores-próprios (λ_i) associados a n vectores-próprios (w_i). O vector populacional inicial (v_0) é combinação linear dos n vectores-próprios, o que é assegurado pela independência linear (ortogonalidade) dos vectores-próprios:

$$\begin{bmatrix} n_{1,0} \\ n_{2,0} \\ \dots \\ n_{n,0} \end{bmatrix} = c_a \begin{bmatrix} w_{1,a} \\ w_{2,a} \\ \dots \\ w_{n,a} \end{bmatrix} + c_b \begin{bmatrix} w_{1,b} \\ w_{2,b} \\ \dots \\ w_{n,b} \end{bmatrix} + \dots + c_i \begin{bmatrix} w_{1,i} \\ w_{2,i} \\ \dots \\ w_{n,i} \end{bmatrix} \quad (12)$$

O que é igual a escrever:

$$v_0 = c_a w_a + c_b w_b + \dots + c_i w_i = \sum_i c_i w_i \quad (13)$$

Sendo a estrutura populacional no tempo t o produto da matriz populacional (A) elevada a t pelo vector populacional (v_0), a solução analítica da estrutura populacional no tempo t é a combinação linear do produto de cada vector-próprio multiplicado pelo seu valor-próprio elevado a t :

$$v_t = A^t v_0 = c_a \lambda_a^t w_a + c_b \lambda_b^t w_b + \dots + c_i \lambda_i^t w_i = \sum_i c_i \lambda_i^t w_i \quad (14)$$

A taxa de crescimento da população é o resultado do efeito conjugado dos vários valores-próprios da matriz populacional. Sendo esta não-negativa (sem elementos negativos; assim o são por defenição todas as matrizes populacionais), irredutível (existe sempre um caminho possível, composto eventualmente por várias conexões, de qualquer variável de estado para qualquer outra; não verificado em ciclos de vida onde indivíduos mais velhos não reproduzem ou em modelos multiregionais onde pelo menos uma região não contribui para as outras) e primitiva (a matrix torna-se estritamente positiva quando elevada a potências suficientemente elevadas; o que implica que o maior divisor comum de todos os ciclos existentes no ciclo de vida é 1) o valor-próprio dominante (de maior magnitude) é estritamente real, o de menor magnitude pode ou não ser estritamente real, todos os outros são pares conjugados complexos. Então, se $|\lambda_1| > |\lambda_{i>1}|$, quanto maior for t , maior a diferença de magnitude entre $c_a \lambda_a^t w_a$ e $c_b \lambda_b^t w_b + \dots + c_i \lambda_i^t w_i$ (equação 14), tornando-se estas negligíveis (Sendo $1 > |\lambda_{i>1}| > 0$, então $\sum_{i>1} (c_i \lambda_i^t w_i)$ tende para 0). Como c_a é constante, daqui resulta o comportamento assintótico da taxa de crescimento populacional para λ_a .

Ficou assim demonstrado que com o passar do tempo a taxa de crescimento da população tende para o valor-próprio dominante (λ_a) e a estrutura da população tende para o seu vector-próprio associado (w_a) também chamado de estrutura populacional estável. Até lá a população passa por uma fase transiente onde a taxa de crescimento e a estrutura populacional variam com um comportamento oscilatório caracterizado por ciclos simétricos de período constante mas diminuindo de magnitude com o evoluir do tempo (Fig.16). A fase transiente e o seu comportamento devem-se precisamente ao efeito dos pares conjugados de valores-próprios complexos. O ritmo a que esta fase se extingue é proporcional ao "damping ratio" ($\lambda_a / |\lambda_b|$), onde λ_b é o valor próprio de segunda maior magnitude.

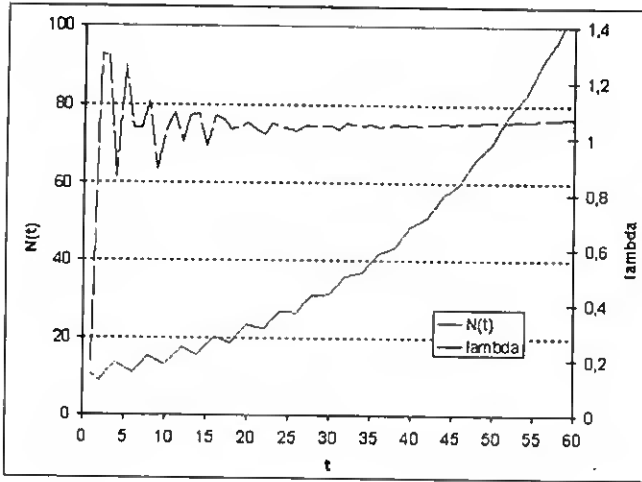


Figura 16 – Trajectória de uma população hipotética $\lambda_a = 1,04$; $\lambda_b = 0,98$; damping ratio = 1,06

Imaginemos a estrutura de uma população de *Gelidium sesquipedale* conforme o modelo conceptual do ciclo de vida bifásico (Fig.2 dos métodos) escrita na forma do vector-coluna v (equações 15). As quatro primeiras variáveis de estado são pertencentes à geração gametófito e as quatro últimas variáveis de estado são pertencentes à geração tetraesporófito. A população tende assim para a estrutura populacional estável dada pelo vector-próprio w_a . Sendo o rácio G:T o quociente entre a abundância das classes de tamanho gametófito sobre as classes de tamanho tetraesporófito, este tende para o quociente entre os componentes de w_a relativos à geração gametófito sobre os relativos à geração tetraesporófito (equações 15).

$$v = \begin{bmatrix} n_{tet} \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_{carp} \\ n_4 \\ n_5 \\ n_6 \end{bmatrix} ; w_a = \begin{bmatrix} w_{a,tet} \\ w_{a1} \\ w_{a2} \\ w_{a3} \\ w_{a,carp} \\ w_{a4} \\ w_{a5} \\ w_{a6} \end{bmatrix} ; \text{Rácio G : T} = \frac{w_{a1} + w_{a2} + w_{a3}}{w_{a4} + w_{a5} + w_{a6}} \quad (15)$$

A estrutura populacional estável pode ser deduzida algebricamente do gráfico do ciclo de vida ou da matriz populacional, através de um conjunto de metodologias propostas por Caswell (2001). Olhando para as equações em (15) é facilmente perceptível que se a estrutura populacional estável é deduzível, então também o é o rácio G:T estável.

Dedução da solução analítica do rácio G:T

A estrutura populacional estável pode ser deduzida directamente da matriz demográfica ou do gráfico do ciclo de vida, por um conjunto de metodologias relativamente simples (ver Caswell, 2001). Para tal basta considerar que quando a população se encontra na sua estrutura estável (representada pelo vector-próprio w_a), multiplicar esta por λ_a ou pela matriz demográfica produz exactamente o mesmo resultado. Donde se pode concluir que (para um modelo apenas com os parâmetros relativos ao crescimento e à fertilidade, igualando w_1 a 1):

$$\left\{ \begin{array}{l} \lambda.W_1 = F_4.W_4 + F_5.W_5 + F_6.W_6 \\ \lambda.W_2 = G_1.W_1 \\ \lambda.W_3 = G_2.W_2 \\ \lambda.W_4 = F_1.W_1 + F_2.W_2 + F_3.W_3 \\ \lambda.W_5 = G_4.W_4 \\ \lambda.W_6 = G_5.W_5 \end{array} \right. \Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} W_1 = 1 \\ W_2 = G_1.\lambda^{-1} \\ W_3 = G_2.G_1.\lambda^{-2} \\ W_4 = (F_1 + F_2.G_1.\lambda^{-1} + F_3.G_2.G_1.\lambda^{-2}).\lambda^{-1} \\ W_5 = G_4.(F_1 + F_2.G_1.\lambda^{-1} + F_3.G_2.G_1.\lambda^{-2}).\lambda^{-2} \\ W_6 = G_5.G_4.(F_1 + F_2.G_1.\lambda^{-1} + F_3.G_2.G_1.\lambda^{-2}).\lambda^{-3} \end{array} \right. \quad (16)$$

Embora este sistema de equações lineares seja uma excelente ilustração do princípio geral utilizado, este representa apenas uma versão simplificada do ciclo de vida: Apenas as transições referentes à fertilidade e crescimento estão presentes.

A dedução da solução analítica do rácio G:T começa por ser feita a partir de uma versão mais elaborada do ciclo de vida (Fig.17), a qual não é ainda a versão completa,

pois falta decompor as fertilidades em fecundidades*sobrevivência dos esporos e introduzir o crescimento clonal. Estas alterações serão no entanto posteriormente introduzidas na expressão algébrica da versão reduzida da solução analítica.

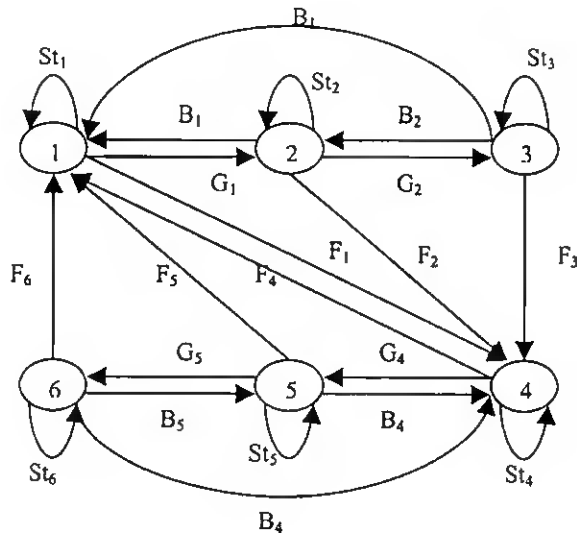


Figura 17 – Ciclo de vida bifásico com as transições: fertilidade (F), crescimento (G), permanência (St) e quebra (B).

A existência de “self-loop”s complica consideravelmente a aplicação do método acima. Este problema resolve-se reduzindo o gráfico do ciclo de vida pelo método da transformada em Z (Fig.18) (ver Caswell, 2001).

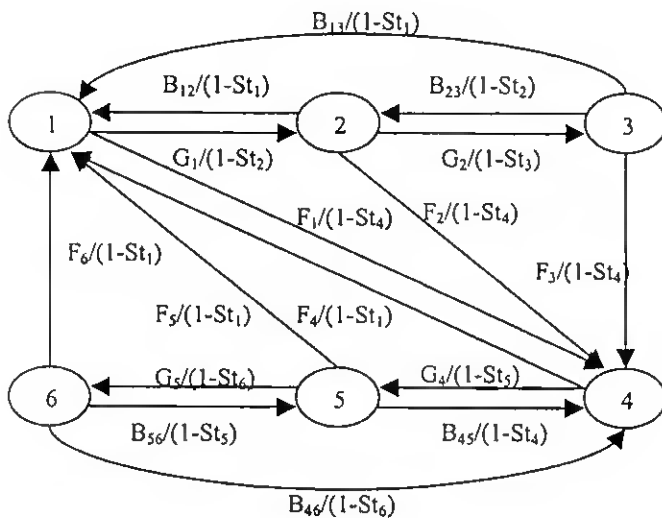


Figura 18 – Gráfico reduzido do ciclo de vida bifásico com as transições: fertilidade (F), crescimento (G), permanência (St) e quebra (B).

Com o sistema do ciclo de vida assim simplificado torna-se bastante mais fácil deduzir a estrutura populacional estável a partir deste aplicando a metodologia acima descrita. Para isso é no entanto necessário definir um dos componentes do vector-próprio como igual a 1, caso contrário o sistema torna-se uma função circular, sendo como tal insolúvel. Resolvendo para $w_1 = 1$, temos então que:

$$\begin{cases} w_1 = 1 \\ w_2 = (G_1 + St_2 \cdot w_2 + B_{23} \cdot w_3) \lambda^{-1} \\ w_3 = (G_2 \cdot w_2 + St_3 \cdot w_3) \lambda^{-1} \\ w_4 = (F_1 + F_2 \cdot w_2 + F_3 \cdot w_3 + St_4 \cdot w_4 + B_{45} \cdot w_5 + B_{46} \cdot w_6) \lambda^{-1} \\ w_5 = (G_4 \cdot w_4 + St_5 \cdot w_5 + B_{56} \cdot w_6) \lambda^{-1} \\ w_6 = (G_5 \cdot w_5 + St_6 \cdot w_6) \lambda^{-1} \end{cases} = \quad (17)$$

$$\begin{cases} w_1 = 1 \\ w_2 \cdot (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) = (G_1 + B_{23} \cdot w_3) \lambda^{-1} \\ w_3 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) = (G_2 \cdot w_2) \lambda^{-1} \\ w_4 \cdot (1 - St_4 \cdot \lambda^{-1}) = (F_1 + F_2 \cdot w_2 + F_3 \cdot w_3 + B_{45} \cdot w_5 + B_{46} \cdot w_6) \lambda^{-1} \\ w_5 \cdot (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) = (G_4 \cdot w_4 + B_{56} \cdot w_6) \lambda^{-1} \\ w_6 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) = (G_5 \cdot w_5) \lambda^{-1} \end{cases} = \quad (18)$$

$$\begin{cases} w_1 = 1 \\ w_2 = \frac{(G_1 + B_{23} \cdot w_3) \lambda^{-1}}{(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1})} \\ w_3 = \frac{(G_2 \cdot w_2) \lambda^{-1}}{(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})} \\ w_4 = \frac{(F_1 + F_2 \cdot w_2 + F_3 \cdot w_3 + B_{45} \cdot w_5 + B_{46} \cdot w_6) \lambda^{-1}}{(1 - St_4 \cdot \lambda^{-1})} \\ w_5 = \frac{(G_4 \cdot w_4 + B_{56} \cdot w_6) \lambda^{-1}}{(1 - St_5 \cdot \lambda^{-1})} \\ w_6 = \frac{(G_5 \cdot w_5) \lambda^{-1}}{(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1})} \end{cases} = \quad (19)$$

Resolvendo para w_2 substituindo w_3 :

$$\begin{aligned}
 w_2 &= \frac{\left(G_1 \lambda^{-1} + \frac{B_{23} G_2 w_2 \lambda^{-2}}{1 - S_{t_3} \lambda^{-1}} \right)}{(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})} \Leftrightarrow w_2 = \frac{G_1 \lambda^{-1}}{(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})} + \frac{B_{23} G_2 w_2 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})} \Leftrightarrow \\
 \Leftrightarrow w_2 \left(1 - \frac{B_{23} G_2 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})} \right) &= \frac{G_1 \lambda^{-1}}{1 - S_{t_2} \lambda^{-1}} \Leftrightarrow w_2 \frac{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})} = \frac{G_1 \lambda^{-1}}{1 - S_{t_2} \lambda^{-1}} \Leftrightarrow \\
 \Leftrightarrow w_2 &= \frac{G_1 \lambda^{-1}}{(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})} \times \frac{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \Leftrightarrow w_2 = \frac{G_1 \lambda^{-1} (1 - S_{t_3} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \quad (20)
 \end{aligned}$$

Resolvendo para w_3 :

$$w_3 = \frac{G_1 \lambda^{-1} (1 - S_{t_3} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \cdot \frac{G_2 \lambda^{-1}}{1 - S_{t_3} \lambda^{-1}} = \frac{G_1 G_2 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \quad (21)$$

Para resolver para w_4 , é primeiro necessário resolver w_5 e w_6 em função de w_4 :

$$\begin{aligned}
 \frac{w_5}{f(w_4)} &= \left(G_4 w_4 \lambda^{-1} + \frac{B_{56} G_5 w_5 \lambda^{-2}}{1 - S_{t_6} \lambda^{-1}} \right) \times \frac{1}{1 - S_{t_5} \lambda^{-1}} = \frac{G_4 w_4 \lambda^{-1}}{1 - S_{t_5} \lambda^{-1}} \times \frac{B_{56} G_5 w_5 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1})} \Leftrightarrow \\
 \Leftrightarrow w_5 \left(1 - \frac{B_{56} G_5 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1})} \right) &= \frac{G_4 w_4 \lambda^{-1}}{1 - S_{t_5} \lambda^{-1}} \Leftrightarrow w_5 = \frac{G_4 w_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_5} \lambda^{-1})(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} \Leftrightarrow \\
 \Leftrightarrow w_5 &= \frac{G_4 w_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} \quad (22)
 \end{aligned}$$

$$\frac{w_6}{f(w_4)} = \left(+ \frac{G_5 G_4 w_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) \lambda^{-1}}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} \right) \times \frac{1}{1 - S_{t_6} \lambda^{-1}} = \frac{G_5 G_4 w_4 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} \quad (23)$$

Substituindo w_2 , w_3 , w_5 e w_6 na expressão de w_4 , obtêm-se:

$$w_4 = \left(F_1 + F_2 w_2 + F_3 w_3 + \frac{B_{45} G_4 w_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} + \frac{B_{46} G_5 G_4 w_4 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} \right) \frac{\lambda^{-1}}{1 - S_{t_4} \lambda^{-1}}$$

$$\begin{aligned}
\Leftrightarrow w_4 &= \left[F_1 + F_2 \cdot \frac{G_1 \cdot \lambda^{-1} (1 - S_{t_3} \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} + F_3 \cdot \frac{G_1 G_2 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right. \\
&\quad \left. + \frac{B_{45} G_4 w_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 w_4 \lambda^{-2}}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}} \right] \times \frac{\lambda^{-1}}{1 - S_{t_4} \lambda^{-1}} \\
\Leftrightarrow w_4 &= \left[F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} (F_2 - F_2 S_{t_3} \lambda^{-1} + F_3 G_2 \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right] \times \frac{\lambda^{-1}}{1 - S_{t_4} \lambda^{-1}} + w_4 \times \frac{[B_{45} G_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-2}] \lambda^{-1}}{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}](1 - S_{t_4} \lambda^{-1})} \\
\Leftrightarrow w_4 &\left(1 - \frac{[B_{45} G_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-2}] \lambda^{-1}}{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}](1 - S_{t_4} \lambda^{-1})} \right) = \left[F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} (F_2 - F_2 S_{t_3} \lambda^{-1} + F_3 G_2 \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right] \times \frac{\lambda^{-1}}{1 - S_{t_4} \lambda^{-1}} \\
\Leftrightarrow w_4 &= \left(F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} [F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1}]}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right) \lambda^{-1} \times \\
&\quad \times \frac{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}]}{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}](1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}]} \tag{24}
\end{aligned}$$

Resolvendo para w_5 :

$$\begin{aligned}
w_5 &= G_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) \times \left(F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} [F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1}]}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right) \lambda^{-1} \times \\
&\quad \times \frac{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}]}{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}](1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}]} \times \\
&\quad \times \frac{1}{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}]} \\
\Leftrightarrow w_5 &= \left(F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} [F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1}]}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right) \times \\
&\quad \times \frac{G_4 (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) \lambda^{-2}}{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}](1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}]} \tag{25}
\end{aligned}$$

Resolvendo para w_6 :

$$w_6 = \left(F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} [F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1}]}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right) \times \frac{G_4 G_5 \lambda^{-2}}{\left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) (1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2} \right] \left[(1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}] \right]} \quad (26)$$

Somando $w_1 + w_2 + w_3$, com $w_1=1$, temos que:

$$w_1 + w_2 + w_3 = \frac{G_1 \lambda^{-1} (1 - S_{t_3} \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-2})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-1}} \quad (27)$$

Somando $w_4 + w_5 + w_6$, com $w_1=1$, sendo:

$$w_4 + w_5 + w_6 = f(F_4) * f(S_4) + f(F_5) * f(S_5) + f(F_6) * f(S_6)$$

Onde $f(F_x)$ representa a parcela de w_x onde ocorrem parâmetros relacionados com a fertilidade e $f(S_x)$ a parcela de w_x onde só ocorrem parâmetros relacionados com a sobrevivência (ver equações 24, 25 e 26). Sendo que $f(F_4) = f(F_5) = f(F_6)$, então:

$$w_4 + w_5 + w_6 = f(F_4) * [f(S_4) + f(S_5) + f(S_6)]$$

Donde:

$$w_4 + w_5 + w_6 = \left(F_1 + \frac{G_1 \lambda^{-1} [F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1}]}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \right) \lambda^{-1} \times \frac{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) (1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + G_5 G_4 \lambda^{-2}}{\left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) (1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2} \right] \left[(1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}] \right]} \quad (28)$$

Determinando o quociente $\frac{w_1 + w_2 + w_3}{w_4 + w_5 + w_6}$, com $w_1=1$, temos que:

$$\begin{aligned}
\frac{w_1 + w_2 + w_3}{w_4 + w_5 + w_6} &= \frac{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} (1 - S_{t_3} \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1})}{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}} \times \\
&\times \frac{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2}}{F_1 [(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} (F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1})]} \cdot \frac{1}{\lambda^{-1}} \times \\
&\times \frac{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}] [(1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}]}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + G_5 G_4 \lambda^{-2}}
\end{aligned} \Leftrightarrow$$

$$\begin{aligned}
\Leftrightarrow \frac{w_1 + w_2 + w_3}{w_4 + w_5 + w_6} &= \\
&= \frac{(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} (1 - S_{t_3} \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1})}{F_1 [(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} (F_2 (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 G_2 \lambda^{-1})]} \lambda^{-1} \times \\
&\times \frac{[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2}] [(1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - [B_{45} G_4 \lambda^{-2} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} G_5 G_4 \lambda^{-3}]}{(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + G_5 G_4 \lambda^{-2}}
\end{aligned} \quad (29)$$

Esta expressão (equação 29) já representa uma versão da solução analítica do rácio G:T para o ciclo de vida bifásico caracterizado pelas figura 16. No entanto dois factos fazem com que seja uma versão incompleta e não a desejada versão final:

Porque $w_1=1$, então não são contabilizados os parâmetros que contribuem para a variável de estado "1"; logo, o efeito destes parâmetros no rácio G:T não é avaliado. Pela mesma razão ($w_1=1$) a expressão é assimétrica quando comparando o numerador com o denominador, o que dificulta a interpretação desta.

Estes dois problemas são resolvidos aproveitando a simetria do ciclo de vida relativamente às duas fases distintas (gametófitos e tetraesporófitos):

A dedução da solução analítica do rácio G:T, desta vez com $w_4=1$, é simétrica aos desenvolvimentos apresentados nas equações 17 a 29. A apresentação deste processo dedutivo seria redundante, além de que neste momento o leitor deveria ser capaz de o efectuar chegando ao mesmo resultado apresentado na equação 30.

Determinando o quociente $\frac{w_1 + w_2 + w_3}{w_4 + w_5 + w_6}$, com $w_4=1$:

$$\frac{w_1 + w_2 + w_3}{w_4 + w_5 + w_6} = \frac{F_4 \cdot \left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} \cdot \left[F_5 \cdot (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + F_6 \cdot G_5 \lambda^{-1} \right] \right] \lambda^{-1}}{\left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} \cdot (1 - S_{t_6} \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \right]} \times \quad (30)$$

$$\times \frac{\left[(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} \cdot (1 - S_{t_3} \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) \right]}{\left[(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \lambda^{-2} \right] \left[(1 - S_{t_1} \lambda^{-1}) - \left[B_{12} \cdot G_1 \lambda^{-2} \cdot (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + B_{13} \cdot G_2 \cdot G_1 \lambda^{-3} \right] \right]}$$

A conjugação das equações 29 e 30 por forma a produzirem a versão desejada da solução analítica do rácio G:T, é feita de forma bastante simples:

$$\begin{aligned} \text{Rácio G:T} &= \\ &= \sqrt{\left(\frac{w_1 + w_2 + w_3}{w_4 + w_5 + w_6} \right) \times \left(\frac{w_1' + w_2' + w_3'}{w_4' + w_5' + w_6'} \right)} = \\ &= \left(\frac{\lambda^{-1}}{\lambda^{-1}} \right)^{\frac{1}{2}} \times \left(\frac{\left[(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} \cdot (1 - S_{t_3} \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) \right]}{F_1 \cdot \left[(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} \cdot \left[F_2 \cdot (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + F_3 \cdot G_2 \lambda^{-1} \right] \right]} \right)^{\frac{1}{2}} \times \\ &\times \left(\frac{\left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \lambda^{-2} \right] \left[(1 - S_{t_4} \lambda^{-1}) - \left[B_{45} \cdot G_4 \lambda^{-2} \cdot (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + B_{46} \cdot G_5 \cdot G_4 \lambda^{-3} \right] \right]}{\left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} \cdot (1 - S_{t_6} \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \right]} \right)^{\frac{1}{2}} \times \\ &\times \left(\frac{F_4 \cdot \left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} \cdot \left[F_5 \cdot (1 - S_{t_6} \lambda^{-1}) + F_6 \cdot G_5 \lambda^{-1} \right] \right]}{\left[(1 - S_{t_6} \lambda^{-1})(1 - S_{t_5} \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \lambda^{-2} + G_4 \lambda^{-1} \cdot (1 - S_{t_6} \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \right]} \right)^{\frac{1}{2}} \times \\ &\times \left(\frac{\left[(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \lambda^{-2} + G_1 \lambda^{-1} \cdot (1 - S_{t_3} \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) \right]}{\left[(1 - S_{t_3} \lambda^{-1})(1 - S_{t_2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \lambda^{-2} \right] \left[(1 - S_{t_1} \lambda^{-1}) - \left[B_{12} \cdot G_1 \lambda^{-2} \cdot (1 - S_{t_3} \lambda^{-1}) + B_{13} \cdot G_2 \cdot G_1 \lambda^{-3} \right] \right]} \right)^{\frac{1}{2}} \end{aligned} \quad (31)$$

Onde w_x representa o componente (relativo à variável de estado x) do vector-próprio determinado fazendo $w_1=1$ e w_x' representa o componente do vector-próprio determinado fazendo $w_4=1$.

Deste modo, dentro da raiz quadrada, o quociente da esquerda é dado pela equação 29 enquanto o quociente da direita é dado pela equação 30. Substituindo-as e desenvolvendo, obtemos a última igualdade da equação 31, a qual também desenvolvida resulta na solução analítica do rácio G:T para o ciclo de vida representado nas figuras

16 e 17 (equação 32), apresentando a expressão algébrica uma estrutura simétrica entre numerador e denominador e sendo contabilizados todos os parâmetros ocorrentes:

$$\begin{aligned}
 \text{Rácio } G:T = & \\
 = & \frac{(1-St_3.\lambda^{-1})(1-St_2.\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2}+G_1.\lambda^{-1}(1-St_3.\lambda^{-1}+G_2.\lambda^{-1})}{(1-St_6.\lambda^{-1})(1-St_5.\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2}+G_4.\lambda^{-1}(1-St_6.\lambda^{-1}+G_5.\lambda^{-1})} \times \\
 & \left(\frac{F_4.\left[(1-St_6.\lambda^{-1})(1-St_5.\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2}+G_4.\lambda^{-1} \right] + F_6.G_5.\lambda^{-1}}{F_1.\left[(1-St_3.\lambda^{-1})(1-St_2.\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2}+G_1.\lambda^{-1} \right] + F_3.G_2.\lambda^{-1}} \right)^{1/2} \times \\
 & \times \left(\frac{\left[(1-St_6.\lambda^{-1})(1-St_5.\lambda^{-1})-B_{56}.G_5.\lambda^{-2} \right] (1-St_4.\lambda^{-1}) - [B_{45}G_4.\lambda^{-2}(1-St_6.\lambda^{-1}) + B_{46}.G_5.G_4.\lambda^{-3}]}{\left[(1-St_3.\lambda^{-1})(1-St_2.\lambda^{-1})-B_{23}.G_2.\lambda^{-2} \right] (1-St_1.\lambda^{-1}) - [B_{12}G_1.\lambda^{-2}(1-St_3.\lambda^{-1}) + B_{13}.G_2.G_1.\lambda^{-3}]} \right)^{1/2}
 \end{aligned}
 \tag{32}$$

Esta não é a versão final da solução analítica pois como foi dito acima, o sistema em que se baseia não é a versão completa do ciclo de vida. As duas adendas necessárias podem ser introduzidas em qualquer ordem. Começemos então pelo crescimento clonal:

Este dá-se de qualquer classe de tamanho para a 1ª classe de tamanho da mesma geração (como pode ser visto na Fig.2 dos métodos). Existem outros tipos de transições idênticas neste aspecto, embora com significados biológicos bem distintos, nomeadamente a permanência na 1ª classe de tamanho e as quebras da 2ª e 3ª classes de tamanho para a 1ª. O acrescentar do crescimento clonal faz-se simplesmente substituindo estas transições pelo seu somatório com o crescimento clonal (ver Figuras 2 e 3 dos métodos):

Nos gametófitos, substituindo:

$$St_1 \text{ por } (St_1+CG_1)$$

$$B_{12} \text{ por } (B_{12}+CG_2)$$

$$B_{13} \text{ por } (B_{13}+CG_3)$$

Nos tetraesporófitos, substituindo:

$$St_4 \text{ por } (St_4+CG_4)$$

$$B_{45} \text{ por } (B_{45}+CG_5)$$

$$B_{46} \text{ por } (B_{46}+CG_6)$$

A 2ª adenda introduzida na solução analítica é a decomposição das fertilidades em fecundidades*sobrevivência dos esporos (como pode ser visto nas Figuras 2 e 3 dos métodos). Deste modo, no gráfico do ciclo de vida substituímos por exemplo qualquer fertilidade gametófita:



A transição de qualquer classe de tamanho para a 1ª classe de tamanho da geração oposta passou a ser feita em 2 intervalos de tempo, o que, voltando à redução do gráfico do ciclo de vida pelo método da transformada em Z, se traduz por:

Nos gametófitos, substituir:

$$F_1 \text{ por } Fec_1 * S_{carp} * \lambda^{-1}$$

$$F_2 \text{ por } Fec_2 * S_{carp} * \lambda^{-1}$$

$$F_3 \text{ por } Fec_3 * S_{carp} * \lambda^{-1}$$

Nos tetraesporófitos, substituir:

$$F_4 \text{ por } Fec_4 * S_{lei} * \lambda^{-1}$$

$$F_5 \text{ por } Fec_5 * S_{lei} * \lambda^{-1}$$

$$F_6 \text{ por } Fec_6 * S_{lei} * \lambda^{-1}$$

Efectuando todas estas substituições obtemos então a versão final da solução analítica do rácio G:T (equação 33):

$$\begin{aligned}
 \text{Rácio } G:T = & \frac{(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} + G_1 \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1} + G_2 \cdot \lambda^{-1})}{(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} + G_4 \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1} + G_5 \cdot \lambda^{-1})} \times \\
 & \times \frac{Fec_4 \cdot S_{lei} \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} + G_4 \cdot \lambda^{-1} \cdot [Fec_5 \cdot S_{lei} \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) + Fec_6 \cdot S_{lei} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2}]}{Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} + G_1 \cdot \lambda^{-1} \cdot [Fec_2 \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot S_{carp} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2}]} \times \\
 & \times \sqrt{\frac{(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2}}{(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2}}} \left[\frac{-(St_4 + CG_4) \cdot \lambda^{-1}}{-(St_1 + CG_1) \cdot \lambda^{-1}} - \frac{(B_{45} + CG_5) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) + (B_{46} + CG_6) \cdot G_5 \cdot G_4 \cdot \lambda^{-3}}{(B_{12} + CG_2) \cdot G_1 \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) + (B_{13} + CG_3) \cdot G_2 \cdot G_1 \cdot \lambda^{-3}} \right]
 \end{aligned}
 \tag{33}$$

Dedução do significado da expressão relativa a cada classe de tamanho

Da expressão $G_1.G_2.\lambda^{-2}$ $w_1=1$, pode ser visto que:

$$G_1.G_2.\lambda^{-2} = w_3^* = w_3 \cdot \frac{w_3^*}{w_3} \quad (34)$$

Onde w_3^* representa a probabilidade de um indivíduo ser encontrado em w_3 na ausência de transições de refluxo. Assim, a expressão $G_1.G_2.\lambda^{-2}$ representa a 3ª classe de tamanho gametófita na estrutura populacional estável (w_3) multiplicada pela importância relativa dos fluxos para a frente dentro da mesma fase (relativa ao total dos fluxos possíveis dentro dessa mesma fase: w_3^*/w_3). Desta forma, esta expressão é um índice do contributo exclusivo dos fluxos para a frente na abundância de w_3 .

Da equação (18) podemos tirar que:

$$(1 - St_2 \lambda^{-1}) = (G_1 + B_{23} \cdot w_3) \lambda^{-1} / w_2 \quad \text{e} \quad (1 - St_3 \lambda^{-1}) = G_2 \cdot w_2 \cdot \lambda^{-1} / w_3 \quad (35)$$

Das equações 34 e 35 podemos deduzir que:

$$G_1 (1 - St_3 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} = G_1 \cdot G_2 \cdot w_2 \cdot \lambda^{-2} / w_3 = w_2 \cdot \frac{w_3^*}{w_3} \quad (36)$$

Donde se pode concluir que a expressão $G_1 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \cdot \lambda^{-1}$ representa a 2ª classe de tamanho gametófita ("2") na estrutura populacional estável (w_2), multiplicada pela importância relativa dos fluxos para a frente dentro da mesma fase (w_3^*/w_3). Desta forma, esta expressão é um índice do contributo exclusivo dos fluxos para a frente na abundância de w_2 .

Das equações (34) e (35) podemos deduzir que:

$$\begin{aligned} (1 - St_2 \lambda^{-1})(1 - St_3 \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} &= \frac{(G_1 + B_{23} \cdot w_3) \lambda^{-1} \cdot G_2 \cdot w_2 \cdot \lambda^{-1}}{w_2 \cdot w_3} - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} = \\ &= \frac{G_1 \cdot G_2 \cdot w_2 \cdot \lambda^{-2} + B_{23} \cdot G_2 \cdot w_2 \cdot w_3 \cdot \lambda^{-2}}{w_2 \cdot w_3} - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} = \frac{G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2}}{w_3} = w_1 \frac{w_3^*}{w_3} \end{aligned} \quad (37)$$

Donde se pode concluir que a expressão $(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2}$ representa a 1ª classe de tamanho gametófita ("1") na estrutura populacional estável (w_1) multiplicada pela importância relativa dos fluxos para a frente dentro da mesma fase (w_3^*/w_3). Desta forma, esta expressão é um índice do contributo exclusivo dos fluxos para a frente na abundância de w_1 .

ANEXO II

Dedução da solução analítica das sensibilidades e elasticidades do rácio G:T

A sensibilidade e elasticidade do rácio G:T aos vários parâmetros do modelo é estimada mediante o cálculo das derivadas parciais do rácio G:T a cada um dos parâmetros, conforme ilustrado nas equações 3.c e 3.d dos métodos. A sua determinação é seguidamente descrita.

Com o intuito de facilitar o cálculo das derivadas parciais, é adoptada a mesma simbologia utilizada na análise da solução analítica do rácio G:T (ver resultados).

Assim temos que:

- Ao 1º Quociente da solução analítica do modelo é chamado Q_1 . Ao seu numerador é chamado N_1 e ao seu denominador chamado D_1 .

- Ao 2º Quociente da solução analítica do modelo é chamado Q_2 . Ao seu numerador é chamado N_2 e ao seu denominador chamado D_2 . À expressão do numerador sem a raiz quadrada é chamado N_2' e à expressão do denominador sem a raiz quadrada é chamado D_2' .

- Ao 3º Quociente da solução analítica do modelo é chamado Q_3 . Ao seu numerador é chamado N_3 e ao seu denominador chamado D_3 . À expressão do numerador sem a raiz quadrada é chamado N_3' e à expressão do denominador sem a raiz quadrada é chamado D_3' .

Sensibilidade a Fec_1 :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_1} = \frac{\partial Q_1}{\partial Fec_1} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \left(\frac{\partial Q_2}{\partial Fec_1} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial Fec_1} \right) = Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial Fec_1} \quad (38)$$

(porque $\frac{\partial Q_1}{\partial Fec_1} = \frac{\partial Q_3}{\partial Fec_1} = 0$)

$$\frac{\partial Q_2}{\partial Fec_1} = \frac{\frac{\partial N_2}{\partial Fec_1} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial Fec_1}}{D_2^2} = -\frac{N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial Fec_1}}{D_2^2} = -\frac{Q_2}{D_2} \times \frac{\partial D_2}{\partial Fec_1} \quad (39)$$

$$\left(\text{porque } \frac{\partial N_2}{\partial Fec_1} = 0 \right)$$

$$\frac{\partial D_2}{\partial Fec_1} = \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] \quad (40)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_1} &= Q_1 \cdot Q_3 \left(-\frac{Q_2}{D_2} \right) \cdot \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] \end{aligned} \quad (41)$$

Elasticidade a Fec_1 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_1} \times \frac{Fec_1}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot \frac{Fec_1}{\text{rácio } G:T} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= -\frac{Fec_1}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] \\ & \quad (\text{porque } \text{rácio } G:T = Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3) \end{aligned} \quad (42)$$

Sensibilidade a Fec_2 :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_2} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_1} \quad \text{nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (43)$$

representados pelas equações 33 e 34.

$$\frac{\partial D_2}{\partial Fec_2} = \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \quad (44)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_2} &= Q_1 \cdot Q_3 \left(-\frac{Q_2}{D_2} \right) \cdot \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (45)$$

Elasticidade a Fec_2 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_2} \times \frac{Fec_2}{\text{rácio}G:T} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot \frac{Fec_2}{\text{rácio}G:T} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= -\frac{Fec_2}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (46)$$

Sensibilidade a Fec_3 :

$\frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_3} = \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_1}$ nos dois primeiros desenvolvimentos representados pelas equações 33 e 34. (47)

$$\frac{\partial D_2}{\partial Fec_3} = \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \quad (48)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_3} &= Q_1 \cdot Q_3 \left(-\frac{Q_2}{D_2} \right) \cdot \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (49)$$

Elasticidade a Fec_3 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_3} \times \frac{Fec_3}{\text{rácio}G:T} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot \frac{Fec_3}{\text{rácio}G:T} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} = \\ &= -\frac{Fec_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (50)$$

Sensibilidade a Fec_4 :

$$\frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_4} = \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_1} \text{ no 1º desenvolvimento representado pela equação 33.} \quad (51)$$

$$\frac{\partial Q_2}{\partial Fec_4} = \frac{\frac{\partial N_2}{\partial Fec_4} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial Fec_4}}{D_2^2} = \frac{\partial N_2}{D_2 \cdot \partial Fec_4} \quad \left(\text{porque } \frac{\partial D_2}{\partial Fec_4} = 0 \right) \quad (52)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial Fec_4} = \frac{1}{2} \cdot (N_2')^{-1/2} \cdot S_{tet} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] \quad (53)$$

Donde:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_4} = \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2 \cdot D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tet} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] \quad (54)$$

Elasticidade a Fec₄:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_4} \times \frac{Fec_4}{\text{rácio } G:T} &= \frac{Fec_4}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2 \cdot D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tet} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= \frac{Fec_4}{2N_2'} \cdot S_{tet} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] \end{aligned} \quad (55)$$

Sensibilidade a Fec₅:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_5} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_4} \quad \text{nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (56)$$

representados pelas equações 46 e 47.

$$\frac{\partial N_2}{\partial Fec_5} = \frac{1}{2} \cdot (N_2')^{-1/2} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \quad (57)$$

Donde:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_5} = \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2 \cdot D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \quad (58)$$

Elasticidade a Fec₅:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_5} \times \frac{Fec_5}{\text{rácio } G:T} &= \frac{Fec_5}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2 \cdot D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= \frac{Fec_5}{2N_2'} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (59)$$

Sensibilidade a Fec₆:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_6} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_4} \quad \text{nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (60)$$

representados pelas equações 46 e 47.

$$\frac{\partial N_2}{\partial Fec_6} = \frac{1}{2} \cdot (N_2')^{-1/2} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \quad (61)$$

Donde:

$$\frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_6} = \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \quad (62)$$

Elasticidade a Fec_6 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_6} \times \frac{Fec_6}{\text{rácio}G:T} &= \frac{Fec_6}{\text{rácio}G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \\ &= \frac{Fec_6}{2N_2'} \cdot S_{tet} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (63)$$

Sensibilidade a S_{carp} :

$$\frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial S_{carp}} = \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial Fec_1} \quad \text{nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (64)$$

representados pelas equações 33 e 34.

$$\frac{\partial D_2}{\partial S_{carp}} = \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot \left(Fec_1 \lambda^{-1} \left[(1 - S_{t3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1} \right] + Fec_2 G_1 \lambda^{-2} (1 - S_{t3} \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \right) \quad (65)$$

Donde:

$$\frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial S_{carp}} = -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot \left(Fec_1 \lambda^{-1} \left[(1 - S_{t3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1} \right] + Fec_2 G_1 \lambda^{-2} (1 - S_{t3} \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \right) \quad (66)$$

Elasticidade a S_{carp} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial S_{carp}} \times \frac{S_{carp}}{\text{rácio}G:T} &= \\ &= -\frac{S_{carp}}{\text{rácio}G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot \left(Fec_1 \lambda^{-1} \left[(1 - S_{t3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1} \right] + Fec_2 G_1 \lambda^{-2} (1 - S_{t3} \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \right) = \\ &= -\frac{S_{carp}}{2D_2'} \cdot \left(Fec_1 \lambda^{-1} \left[(1 - S_{t3} \lambda^{-1}) (1 - S_{t2} \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1} \right] + Fec_2 G_1 \lambda^{-2} (1 - S_{t3} \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \right) = -\frac{1}{2} \end{aligned} \quad (67)$$

Sensibilidade a S_{tet} :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial S_{tet}} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial Fec_4} \text{ nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (68)$$

representados pelas equações 46 e 47.

$$\frac{\partial N_2}{\partial S_{tet}} = \frac{1}{2} (N_2')^{-1/2} \left[Fec_4 \lambda^{-1} \left[(1 - St_6 \lambda^{-1}) (1 - St_5 \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-1} \right] + Fec_5 G_4 \lambda^{-2} (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 G_4 G_5 \lambda^{-3} \right] \quad (69)$$

Donde:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial S_{tet}} = \frac{Q_1 Q_3}{2 D_2 N_2} \left[Fec_4 \lambda^{-1} \left[(1 - St_6 \lambda^{-1}) (1 - St_5 \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-1} \right] + Fec_5 G_4 \lambda^{-2} (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 G_4 G_5 \lambda^{-3} \right] \quad (70)$$

Elasticidade a S_{tet} :

$$\begin{aligned} & \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial S_{tet}} \times \frac{S_{tet}}{\text{rácio } G:T} = \\ & = \frac{S_{tet}}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 Q_3}{2 D_2 N_2} \left[Fec_4 \lambda^{-1} \left[(1 - St_6 \lambda^{-1}) (1 - St_5 \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-1} \right] + Fec_5 G_4 \lambda^{-2} (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 G_4 G_5 \lambda^{-3} \right] = \\ & = \frac{S_{tet}}{2 N_2'} \left[Fec_4 \lambda^{-1} \left[(1 - St_6 \lambda^{-1}) (1 - St_5 \lambda^{-1}) - B_{56} G_5 \lambda^{-1} \right] + Fec_5 G_4 \lambda^{-2} (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 G_4 G_5 \lambda^{-3} \right] = \frac{1}{2} \end{aligned} \quad (71)$$

Fertilidades:

Na solução analítica do rácio G:T, substituindo qualquer $Fec_x * S_{(carp \text{ ou } tet)} * \lambda^{-1}$ por F_x (fertilidade), a determinação da sensibilidade a F_x é igual à determinação da sensibilidade a Fec_x nos dois primeiros desenvolvimentos (equações 33 e 34 ou 46 e 47). No terceiro desenvolvimento a diferença é a inexistência do termo $S_{(carp \text{ ou } tet)} * \lambda^{-1}$ de tal forma que:

$$\text{Sensibilidade a } F_x = \frac{\text{Sensibilidade a } Fec_x}{S_{(carp \text{ ou } tet)} \times \lambda^{-1}} \quad (72)$$

$$\text{Elasticidade a } F_x = \frac{\text{Elasticidade a } Fec_x}{S_{(carp \text{ ou } tet)} \times \lambda^{-1}} \quad (73)$$

Sensibilidade a G_1 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_1} &= \frac{\partial Q_1}{\partial G_1} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \left(\frac{\partial Q_2}{\partial G_1} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial G_1} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial G_1} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial G_1} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial G_1} = \\ &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial G_1} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial G_1}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial G_1} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial G_1}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial G_1} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial G_1}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\ &= \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial N_1}{\partial G_1} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial D_2}{\partial G_1} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial G_1} \end{aligned} \quad (74)$$

$$\frac{\partial N_1}{\partial G_1} = \lambda^{-1} (1 - St_3 \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) \quad (75)$$

$$\frac{\partial D_2}{\partial G_1} = \frac{1}{2} (D_2')^{-1/2} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_2 \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1}] \quad (76)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial G_1} = -\frac{1}{2} \cdot (D_3')^{-1/2} \cdot [(B_{12} + CG_2) \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{13} + CG_3) \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3}] \quad (77)$$

Donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_1} &= \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_2 \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1}] + \\ &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \cdot \lambda^{-1} \cdot [(B_{12} + CG_2) \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{13} + CG_3) \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3}] \end{aligned} \quad (78)$$

Elasticidade a G_1 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_1} \times \frac{G_1}{\text{rácio } G:T} &= \frac{G_1}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{G_1}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_2 \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1}] + \\ &+ \frac{G_1}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \cdot \lambda^{-1} \cdot [(B_{12} + CG_2) \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{13} + CG_3) \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3}] \end{aligned}$$

⇔

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_1} \times \frac{G_1}{\text{rácio } G:T} &= \frac{G_1}{N_1} \cdot \lambda^{-1} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1} + G_2 \lambda^{-1}) - \\ \Leftrightarrow & - \frac{G_1}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_2 \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + Fec_3 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-1}] + \\ & + \frac{G_1}{2D_3'} \cdot [(B_{12} + CG_2) \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{13} + CG_3) \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3}] \end{aligned} \quad (79)$$

Sensibilidade a G_2 :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_2} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_1} \text{ no primeiro desenvolvimento representado} \quad (80)$$

pela equação 69.

$$\frac{\partial N_1}{\partial G_2} = G_1 \lambda^{-2} - B_{23} \lambda^{-2} = (G_1 - B_{23}) \lambda^{-2} \quad (81)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial D_2}{\partial G_2} &= \frac{1}{2} \cdot (D_2')^{-1/2} \cdot (-Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot B_{23} \cdot \lambda^{-3} + Fec_3 \cdot S_{carp} \cdot G_1 \cdot \lambda^{-3}) \\ &= \frac{1}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_3 \cdot G_1 - Fec_1 \cdot B_{23}) \end{aligned} \quad (82)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial G_2} = -\frac{1}{2} \cdot (D_3')^{-1/2} \cdot (B_{23} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] + (B_{13} + CG_3) \cdot G_1 \cdot \lambda^{-3}) \quad (83)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_2} &= \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (G_1 - B_{23}) \lambda^{-2} - \\ & - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_3 \cdot G_1 - Fec_1 \cdot B_{23}) + \\ & + \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \cdot (B_{23} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] + (B_{13} + CG_3) \cdot G_1 \cdot \lambda^{-3}) \end{aligned} \quad (84)$$

Elasticidade a G_2 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_2} \times \frac{G_2}{\text{rácio } G:T} &= \frac{G_2}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (G_1 - B_{23}) \lambda^{-2} - \\ & - \frac{G_2}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_3 \cdot G_1 - Fec_1 \cdot B_{23}) + \\ & + \frac{G_2}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \cdot (B_{23} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] + (B_{13} + CG_3) \cdot G_1 \cdot \lambda^{-3}) \end{aligned} \quad \Leftrightarrow$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_2} \times \frac{G_2}{\text{rácio } G:T} &= \frac{G_2}{N_1} \cdot (G_1 - B_{23}) \lambda^{-2} - \\ \Leftrightarrow & - \frac{G_2}{2D_2'} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_3 \cdot G_1 - Fec_1 \cdot B_{23}) + \\ & + \frac{G_2}{2D_3'} \cdot (B_{23} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] + (B_{13} + CG_3) \cdot G_1 \cdot \lambda^{-3}) \end{aligned} \quad (85)$$

Sensibilidade a G_4 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_4} &= \frac{\partial Q_1}{\partial G_4} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial G_4} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial G_4} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial G_4} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial G_4} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial G_4} = \\ &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial G_4} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial G_4}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial G_4} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial G_4}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial G_4} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial G_4}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\ &= - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial D_1}{\partial G_4} + \frac{Q_1 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial N_2}{\partial G_4} + \frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial G_4} \end{aligned} \quad (86)$$

$$\frac{\partial D_1}{\partial G_4} = \lambda^{-1} (1 - St_6 \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \quad (87)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial G_4} = \frac{1}{2} \cdot (N_2')^{-1/2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_5 \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-1}] \quad (88)$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial G_4} = -\frac{1}{2} \cdot (N_3')^{-1/2} \cdot [(B_{45} + CG_5) \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{46} + CG_6) \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3}] \quad (89)$$

Donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_4} &= - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\ &+ \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 N_2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_5 \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-1}] - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 N_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot [(B_{45} + CG_5) \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{46} + CG_6) \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3}] \end{aligned} \quad (90)$$

Elasticidade a G_4 :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_4} \times \frac{G_4}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{G_4}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{G_4}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 N_2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_5 \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-1}] - \\
 &- \frac{G_4}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 N_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot [(B_{45} + CG_5) \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{46} + CG_6) \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3}] \\
 &\Leftrightarrow \\
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_4} \times \frac{G_4}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{G_4}{D_1} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1} + G_5 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{G_4}{2N_2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_5 \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) + Fec_6 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-1}] - \\
 &- \frac{G_4}{2N_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot [(B_{45} + CG_5) \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) \lambda^{-2} + (B_{46} + CG_6) \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3}]
 \end{aligned} \tag{91}$$

Sensibilidade a G_5 :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_5} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_4} \text{ no primeiro desenvolvimento representado} \tag{92}$$

pela equação 81.

$$\frac{\partial D_1}{\partial G_5} = G_4 \lambda^{-2} - B_{56} \lambda^{-2} = (G_4 - B_{56}) \lambda^{-2} \tag{93}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial N_2}{\partial G_5} &= \frac{1}{2} \cdot (N_2')^{-1/2} \cdot (-Fec_4 \cdot S_{tel} \cdot B_{56} \cdot \lambda^{-3} + Fec_6 \cdot S_{tel} \cdot G_4 \cdot \lambda^{-3}) \\
 &= \frac{1}{2N_2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_6 \cdot G_4 - Fec_4 \cdot B_{56})
 \end{aligned} \tag{94}$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial G_5} = -\frac{1}{2} \cdot (N_3')^{-1/2} \cdot (B_{56} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] + (B_{46} + CG_6) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-3}) \tag{95}$$

Donde:

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_5} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (G_4 - B_{56}) \lambda^{-2} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 N_2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_6 \cdot G_4 - Fec_4 \cdot B_{56}) - \\
 &- \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 N_3} \cdot (B_{56} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] + (B_{46} + CG_6) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-3})
 \end{aligned} \tag{96}$$

Elasticidade a G_5 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_5} \times \frac{G_5}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{G_5}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (G_4 - B_{56}) \lambda^{-2} + \\ &+ \frac{G_5}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 N_2} \cdot S_{1el} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_6 \cdot G_4 - Fec_4 \cdot B_{56}) - \\ &- \frac{G_5}{\text{rácio } G:T} \times \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 N_3} \cdot (B_{56} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] + (B_{46} + CG_6) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-3}) \end{aligned} \quad \Leftrightarrow$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial G_5} \times \frac{G_5}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{G_5}{D_1} \cdot (G_4 - B_{56}) \lambda^{-2} + \\ \Leftrightarrow &+ \frac{G_5}{2N_2'} \cdot S_{1el} \cdot \lambda^{-3} \cdot (Fec_6 \cdot G_4 - Fec_4 \cdot B_{56}) - \\ &- \frac{G_5}{2N_3'} \cdot (B_{56} \cdot \lambda^{-2} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] + (B_{46} + CG_6) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-3}) \end{aligned} \quad (97)$$

Sensibilidade a St_1 :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_1} = \frac{\partial Q_1}{\partial St_1} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial St_1} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_1} \right) = Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_1} \quad (98)$$

$$\frac{\partial Q_3}{\partial St_1} = \frac{\frac{\partial N_3}{\partial St_1} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_1}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = -\frac{N_3}{D_3^2} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_1} = -\frac{Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_1} \quad (99)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial St_1} = -\frac{1}{2} \cdot (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] \quad (100)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_1} &= Q_1 \cdot Q_2 \cdot \left(-\frac{Q_3}{D_3} \right) \cdot \left(-\frac{1}{2} \right) \cdot (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] \end{aligned} \quad (101)$$

Elasticidade a St_1 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_1} \times \frac{St_1}{\text{rácio } G:T} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot \frac{St_1}{\text{rácio } G:T} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= \frac{St_1}{2D_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_2 \cdot \lambda^{-1}) - B_{23} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} \right] \end{aligned} \quad (102)$$

Sensibilidade a St_2 :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_2} &= \frac{\partial Q_1}{\partial St_2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial St_2} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_2} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial St_2} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial St_2} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_2} = \\
 &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial St_2} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_2}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial St_2} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial St_2}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial St_2} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_2}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\
 &= \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial N_1}{\partial St_2} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial D_2}{\partial St_2} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_2} \quad (103)
 \end{aligned}$$

$$\frac{\partial N_1}{\partial St_2} = -(1 - St_3 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} \quad (104)$$

$$\frac{\partial D_2}{\partial St_2} = -\frac{1}{2} (D_2')^{-\frac{1}{2}} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) \quad (105)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial St_2} = -\frac{1}{2} (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_1 + CG_1) \cdot \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \quad (106)$$

Donde

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_2} &= -\frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_1 + CG_1) \cdot \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \quad (107)
 \end{aligned}$$

Elasticidade a St_2 :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_2} \times \frac{St_2}{\text{rácio}G:T} &= -\frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \times \frac{St_2}{\text{rácio}G:T} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \times \frac{St_2}{\text{rácio}G:T} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \times \frac{St_2}{\text{rácio}G:T} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_1 + CG_1) \cdot \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \quad (108)
 \end{aligned}$$

⇔

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_2} \times \frac{St_2}{\text{rácio}G:T} &= -\frac{St_2}{N_1} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{St_2}{2D_2'} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_3 \lambda^{-1}) + \\
 &+ \frac{St_2}{2D_3'} \cdot (1 - St_3 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_1 + CG_1) \cdot \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1}
 \end{aligned}$$

Sensibilidade a St_3 :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_3} &= \frac{\partial Q_1}{\partial St_3} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial St_3} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_3} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial St_3} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial St_3} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_3} = \\
 &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial St_3} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_3}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial St_3} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial St_3}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial St_3} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_3}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\
 &= \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial N_1}{\partial St_3} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_3} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_2}{\partial St_3} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_3} \quad (109)
 \end{aligned}$$

$$\frac{\partial N_1}{\partial St_3} = -(1 - St_2 \lambda^{-1} + G_1 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} \quad (110)$$

$$\frac{\partial D_2}{\partial St_3} = -\frac{1}{2} (D_2')^{-\frac{1}{2}} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_1 \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1}) + Fec_2 \cdot G_1 \cdot \lambda^{-1}] \quad (111)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial St_3} = -\frac{1}{2} (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot \left([1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] (1 - St_2 \lambda^{-1}) - (B_{12} + CG_2) \cdot G_1 \lambda^{-2} \right) \lambda^{-1} \quad (112)$$

Donde

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_3} &= -\frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1} + G_1 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_1 \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1}) + Fec_2 \cdot G_1 \cdot \lambda^{-1}] + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot \left([1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] (1 - St_2 \lambda^{-1}) - (B_{12} + CG_2) \cdot G_1 \lambda^{-2} \right) \lambda^{-1} \quad (113)
 \end{aligned}$$

Elasticidade a St_3 :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_3} \times \frac{St_3}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \times \frac{St_3}{\text{rácio } G:T} \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1} + G_1 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2} \times \frac{St_3}{\text{rácio } G:T} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_1 \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1}) + Fec_2 \cdot G_1 \cdot \lambda^{-1}] + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \times \frac{St_3}{\text{rácio } G:T} \cdot \left([1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] (1 - St_2 \lambda^{-1}) - (B_{12} + CG_2) \cdot G_1 \lambda^{-2} \right) \lambda^{-1} \\
 &\Leftrightarrow \\
 \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_3} \times \frac{St_3}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{St_3}{N_1} \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1} + G_1 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} + \\
 &+ \frac{St_3}{2D_2} \cdot S_{carp} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_1 \cdot (1 - St_2 \lambda^{-1}) + Fec_2 \cdot G_1 \cdot \lambda^{-1}] + \\
 &+ \frac{St_3}{2D_3} \cdot \left([1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] (1 - St_2 \lambda^{-1}) - (B_{12} + CG_2) \cdot G_1 \lambda^{-2} \right) \lambda^{-1} \quad (114)
 \end{aligned}$$

Sensibilidade a St_4 :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_4} = \frac{\partial Q_1}{\partial St_4} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial St_4} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_4} \right) = Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_4} \quad (115)$$

$$\frac{\partial Q_3}{\partial St_4} = \frac{\frac{\partial N_3}{\partial St_4} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_4}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \frac{D_3}{D_3^2} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial St_4} = \frac{1}{D_3} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial St_4} \quad (116)$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial St_4} = -\frac{1}{2} \cdot (N_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] \quad (117)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_4} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \left(-\frac{1}{2} \right) (N_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 N_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] \end{aligned} \quad (118)$$

Elasticidade a St_4 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_4} \times \frac{St_4}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 N_3} \cdot \frac{St_4}{\text{rácio } G:T} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] = \\ &= -\frac{St_4}{2 \cdot N_3} \cdot \lambda^{-1} \cdot \left[(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1})(1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - B_{56} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} \right] \end{aligned} \quad (119)$$

Sensibilidade a St_5 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial St_5} &= \frac{\partial Q_1}{\partial St_5} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial St_5} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_5} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial St_5} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial St_5} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_5} = \\ &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial St_5} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_5}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial St_5} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial St_5}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial St_5} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_5}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\ &= Q_2 \cdot Q_3 \cdot \left(-\frac{N_1}{D_1^2} \right) \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_5} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{D_2}{D_2^2} \cdot \frac{\partial N_2}{\partial St_5} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{D_3}{D_3^2} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial St_5} \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_5} + \frac{Q_1 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial N_2}{\partial St_5} + \frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial St_5} \end{aligned} \quad (120)$$

$$\frac{\partial D_1}{\partial St_5} = -(1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-1} \quad (121)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial St_5} = -\frac{1}{2}(N_2')^{-1/2} \cdot Fec_4 \cdot St_{tet} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) \quad (122)$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial St_5} = -\frac{1}{2} \cdot (N_3')^{-1/2} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \quad (123)$$

Donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_5} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 \cdot N_2} \cdot Fec_4 \cdot St_{tet} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \end{aligned} \quad (124)$$

Elasticidade a St_5 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_5} \times \frac{St_5}{\text{rácio}G:T} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \times \frac{St_5}{\text{rácio}G:T} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 \cdot N_2} \times \frac{St_5}{\text{rácio}G:T} \cdot Fec_4 \cdot St_{tet} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \times \frac{St_5}{\text{rácio}G:T} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \end{aligned} \quad \Leftrightarrow$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_5} \times \frac{St_5}{\text{rácio}G:T} &= \frac{St_5}{D_1} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ \Leftrightarrow &- \frac{St_5}{2N_2'} \cdot Fec_4 \cdot St_{tet} \cdot \lambda^{-2} \cdot (1 - St_6 \lambda^{-1}) - \\ &- \frac{St_5}{2N_3'} \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \left[1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1} \right] \lambda^{-1} \end{aligned} \quad (125)$$

Sensibilidade a St_6 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_6} &= \frac{\partial Q_1}{\partial St_6} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \left(\frac{\partial Q_2}{\partial St_6} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_6} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial St_6} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial St_6} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial St_6} = \\ &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial St_6} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_6}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial St_6} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial St_6}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial St_6} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial St_6}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial D_1}{\partial St_6} + \frac{Q_1 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial N_2}{\partial St_6} + \frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial St_6} \end{aligned} \quad (126)$$

$$\frac{\partial D_1}{\partial St_6} = -(1 - St_5 \lambda^{-1} + G_4 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} \quad (127)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial St_6} = -\frac{1}{2} (N_2')^{-1/2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_4 \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1}) + Fec_5 \cdot G_4 \cdot \lambda^{-1}] \quad (128)$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial St_6} = -\frac{1}{2} \cdot (D_3')^{-1/2} \cdot \left[(1 - (St_4 + CG_4) \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - (B_{45} + CG_5) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-2} \right] \lambda^{-1} \quad (129)$$

Donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_6} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1} + G_4 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 \cdot N_2} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_4 \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1}) + Fec_5 \cdot G_4 \cdot \lambda^{-1}] - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \cdot \left[(1 - (St_4 + CG_4) \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - (B_{45} + CG_5) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-2} \right] \lambda^{-1} \end{aligned} \quad (130)$$

Elasticidade a St_6 :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_6} \times \frac{St_6}{\text{rácio}G:T} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \times \frac{St_6}{\text{rácio}G:T} \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1} + G_4 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2D_2 \cdot N_2} \times \frac{St_6}{\text{rácio}G:T} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_4 \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1}) + Fec_5 \cdot G_4 \cdot \lambda^{-1}] - \\ &- \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \times \frac{St_6}{\text{rácio}G:T} \cdot \left[(1 - (St_4 + CG_4) \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - (B_{45} + CG_5) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-2} \right] \lambda^{-1} \\ &\Leftrightarrow \\ \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial St_6} \times \frac{St_6}{\text{rácio}G:T} &= \frac{St_6}{D_1} \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1} + G_4 \lambda^{-1}) \lambda^{-1} - \\ &- \frac{St_6}{2N_2'} \cdot S_{tel} \cdot \lambda^{-2} \cdot [Fec_4 \cdot (1 - St_5 \lambda^{-1}) + Fec_5 \cdot G_4 \cdot \lambda^{-1}] - \\ &- \frac{St_6}{2N_3'} \cdot \left[(1 - (St_4 + CG_4) \cdot \lambda^{-1}) (1 - St_5 \cdot \lambda^{-1}) - (B_{45} + CG_5) \cdot G_4 \cdot \lambda^{-2} \right] \lambda^{-1} \end{aligned} \quad (131)$$

Sensibilidade a B_{12} :

$$\frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial B_{12}} = \frac{\partial Q_1}{\partial B_{12}} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial B_{12}} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{12}} \right) = Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{12}} \quad (132)$$

$$\frac{\partial Q_3}{\partial B_{12}} = \frac{\frac{\partial N_3}{\partial B_{12}} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{12}}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = -\frac{N_3}{D_3^2} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{12}} = -\frac{Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{12}} \quad (133)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial B_{12}} = -\frac{1}{2} \cdot (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot G_1 \cdot (1 - S_{t_3} \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \quad (134)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{12}} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \left(-\frac{1}{2}\right) (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot G_1 \cdot (1 - S_{t_3} \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot G_1 \cdot (1 - S_{t_3} \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (135)$$

Elasticidade a B_{12} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{12}} \times \frac{B_{12}}{\text{rácio } G:T} &= \frac{B_{12}}{\text{rácio } G:T} \cdot \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot G_1 \cdot (1 - S_{t_3} \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= \frac{B_{12}}{2D_3} \cdot G_1 \cdot (1 - S_{t_3} \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (136)$$

Sensibilidade a B_{13} :

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{13}} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{12}} \quad \text{nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (137)$$

representados pelas equações 127 e 128.

$$\frac{\partial D_3}{\partial B_{13}} = -\frac{1}{2} \cdot (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \quad (138)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{13}} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \left(-\frac{1}{2}\right) (D_3')^{-\frac{1}{2}} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} = \\ &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (139)$$

Elasticidade a B_{13} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{13}} \times \frac{B_{13}}{\text{rácio } G:T} &= \frac{B_{13}}{\text{rácio } G:T} \cdot \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} = \\ &= \frac{B_{13}}{2D_3} \cdot G_1 \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (140)$$

Sensibilidade a B_{23} :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial B_{23}} &= \frac{\partial Q_1}{\partial B_{23}} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial B_{23}} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{23}} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial B_{23}} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial B_{23}} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{23}} = \\
 &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial B_{23}} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial B_{23}}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial B_{23}} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial B_{23}}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial B_{23}} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{23}}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\
 &= \frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial N_1}{\partial B_{23}} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial D_2}{\partial B_{23}} - \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{23}} \quad (141)
 \end{aligned}$$

$$\frac{\partial N_1}{\partial B_{23}} = -G_2 \cdot \lambda^{-2} \quad (142)$$

$$\frac{\partial D_2}{\partial B_{23}} = -\frac{1}{2} (D_2')^{-1/2} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} \quad (143)$$

$$\frac{\partial D_3}{\partial B_{23}} = -\frac{1}{2} (D_3')^{-1/2} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] G_2 \lambda^{-2} \quad (144)$$

Donde

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial B_{23}} &= -\frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} + \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] G_2 \lambda^{-2} \quad (145)
 \end{aligned}$$

Elasticidade a B_{23} :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial B_{23}} \times \frac{B_{23}}{\text{rácio}G:T} &= -\frac{Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \times \frac{B_{23}}{\text{rácio}G:T} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_2'} \times \frac{B_{23}}{\text{rácio}G:T} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} + \\
 &+ \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{2D_3'} \times \frac{B_{23}}{\text{rácio}G:T} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] G_2 \lambda^{-2} \\
 &\Leftrightarrow \\
 \frac{\partial \text{rácio}G:T}{\partial B_{23}} \times \frac{B_{23}}{\text{rácio}G:T} &= -\frac{B_{23}}{N_1} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-2} + \frac{B_{23}}{2D_2'} \cdot Fec_1 \cdot S_{carp} \cdot G_2 \cdot \lambda^{-3} + \\
 &+ \frac{B_{23}}{2D_3'} \cdot [1 - (St_1 + CG_1) \lambda^{-1}] G_2 \lambda^{-2} \quad (146)
 \end{aligned}$$

Sensibilidade a B₄₅:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{45}} = \frac{\partial Q_1}{\partial B_{45}} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \left(\frac{\partial Q_2}{\partial B_{45}} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{45}} \right) = Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{45}} \quad (147)$$

$$\frac{\partial Q_3}{\partial B_{45}} = \frac{\frac{\partial N_3}{\partial B_{45}} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{45}}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = -\frac{D_3}{D_3^2} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial B_{45}} = -\frac{1}{D_3} \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{45}} \quad (148)$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial B_{12}} = -\frac{1}{2} \cdot (N_3')^{-1/2} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \quad (149)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{45}} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \left(-\frac{1}{2} \right) (N_3')^{-1/2} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (150)$$

Elasticidade a B₄₅:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{45}} \times \frac{B_{45}}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \cdot \frac{B_{45}}{\text{rácio } G:T} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} = \\ &= \frac{B_{45}}{2N_3'} \cdot G_4 \cdot (1 - St_6 \cdot \lambda^{-1}) \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (151)$$

Sensibilidade a B₄₆:

$$\frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{46}} = \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{45}} \quad \text{nos dois primeiros desenvolvimentos} \quad (152)$$

representados pelas equações 142 e 143.

$$\frac{\partial N_3}{\partial B_{46}} = -\frac{1}{2} \cdot (N_3')^{-1/2} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \quad (153)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{46}} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \left(-\frac{1}{2} \right) (N_3')^{-1/2} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} = \\ &= \frac{Q_1 \cdot Q_2}{2D_3 \cdot N_3} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (154)$$

Elasticidade a B_{46} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{46}} \times \frac{B_{46}}{\text{rácio } G:T} &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2 \cdot D_3 \cdot N_3} \cdot \frac{B_{46}}{\text{rácio } G:T} \cdot G_4 \cdot G_5 \lambda^{-3} = \\ &= -\frac{B_{46}}{2N_3'} \cdot G_4 \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \end{aligned} \quad (155)$$

Sensibilidade a B_{56} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{56}} &= \frac{\partial Q_1}{\partial B_{56}} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + Q_1 \cdot \left(\frac{\partial Q_2}{\partial B_{56}} \cdot Q_3 + Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{56}} \right) = Q_2 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_1}{\partial B_{56}} + Q_1 \cdot Q_3 \cdot \frac{\partial Q_2}{\partial B_{56}} + Q_1 \cdot Q_2 \cdot \frac{\partial Q_3}{\partial B_{56}} = \\ &= \frac{\frac{\partial N_1}{\partial B_{56}} \cdot D_1 - N_1 \cdot \frac{\partial D_1}{\partial B_{56}}}{D_1^2} \cdot Q_2 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_2}{\partial B_{56}} \cdot D_2 - N_2 \cdot \frac{\partial D_2}{\partial B_{56}}}{D_2^2} \cdot Q_1 \cdot Q_3 + \frac{\frac{\partial N_3}{\partial B_{56}} \cdot D_3 - N_3 \cdot \frac{\partial D_3}{\partial B_{56}}}{D_3^2} \cdot Q_1 \cdot Q_2 = \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{\partial D_1}{\partial B_{56}} + \frac{Q_1 \cdot Q_3}{D_2} \cdot \frac{\partial N_2}{\partial B_{56}} + \frac{Q_1 \cdot Q_2}{D_3} \cdot \frac{\partial N_3}{\partial B_{56}} \end{aligned} \quad (156)$$

$$\frac{\partial D_1}{\partial B_{56}} = -G_5 \cdot \lambda^{-2} \quad (157)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial B_{56}} = -\frac{1}{2} (N_2')^{-1/2} \cdot Fec_4 \cdot S_{tet} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} \quad (158)$$

$$\frac{\partial N_3}{\partial B_{56}} = -\frac{1}{2} (N_3')^{-1/2} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] G_5 \lambda^{-2} \quad (159)$$

Donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{56}} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} - \frac{Q_1 \cdot Q_3}{2 \cdot D_2 \cdot N_2} \cdot Fec_4 \cdot S_{tet} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} - \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2 \cdot D_3 \cdot N_3} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] G_5 \lambda^{-2} \end{aligned} \quad (160)$$

Elasticidade a B_{56} :

$$\begin{aligned} \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{56}} \times \frac{B_{56}}{\text{rácio } G:T} &= \frac{Q_1 \cdot Q_2 \cdot Q_3}{D_1} \cdot \frac{B_{56}}{\text{rácio } G:T} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} - \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_3}{2 \cdot D_2 \cdot N_2} \cdot \frac{B_{56}}{\text{rácio } G:T} \cdot Fec_4 \cdot S_{tet} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} - \\ &= -\frac{Q_1 \cdot Q_2}{2 \cdot D_3 \cdot N_3} \cdot \frac{B_{56}}{\text{rácio } G:T} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \lambda^{-1}] G_5 \lambda^{-2} \end{aligned} \quad \Leftrightarrow$$

$$\Leftrightarrow \frac{\partial \text{rácio } G:T}{\partial B_{56}} \times \frac{B_{56}}{\text{rácio } G:T} = \frac{B_{56}}{D_1} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-2} - \frac{B_{56}}{2N_2'} \cdot Fec_4 \cdot S_{let} \cdot G_5 \cdot \lambda^{-3} - \frac{B_{56}}{2N_3'} \cdot [1 - (St_4 + CG_4) \cdot \lambda^{-1}] G_5 \lambda^{-2} \quad (161)$$

Sensibilidade a CG₁:

$$\text{Sensibilidade a } CG_1 = \text{Sensibilidade a } St_1 \quad (162)$$

Elasticidade a CG₁:

$$\text{Elasticidade a } CG_1 / CG_1 = \text{Elasticidade a } St_1 / St_1 \quad (163)$$

Sensibilidade a CG₂:

$$\text{Sensibilidade a } CG_2 = \text{Sensibilidade a } B_{12} \quad (164)$$

Elasticidade a CG₂:

$$\text{Elasticidade a } CG_2 / CG_2 = \text{Elasticidade a } B_{12} / B_{12} \quad (165)$$

Sensibilidade a CG₃:

$$\text{Sensibilidade a } CG_3 = \text{Sensibilidade a } B_{13} \quad (166)$$

Elasticidade a CG₃:

$$\text{Elasticidade a } CG_3 / CG_3 = \text{Elasticidade a } B_{13} / B_{13} \quad (167)$$

Sensibilidade a CG₄:

$$\text{Sensibilidade a } CG_4 = \text{Sensibilidade a } St_4 \quad (168)$$

Elasticidade a CG₄:

$$\text{Elasticidade a } CG_4 / CG_4 = \text{Elasticidade a } St_4 / St_4 \quad (169)$$

Sensibilidade a CG₅:

$$\text{Sensibilidade a } CG_5 = \text{Sensibilidade a } B_{45} \quad (170)$$

Elasticidade a CG₅:

$$\text{Elasticidade a } CG_5 / CG_5 = \text{Elasticidade a } B_{45} / B_{45} \quad (171)$$

Sensibilidade a CG₆:

$$\text{Sensibilidade a } CG_6 = \text{Sensibilidade a } B_{46} \quad (172)$$

Elasticidade a CG₆:

$$\text{Elasticidade a } CG_6 / CG_6 = \text{Elasticidade a } B_{46} / B_{46} \quad (173)$$

ANEXO III

Dados originais

Todas as matrizes são mensais com a exceção das matrizes “OJ90” (Outubro-Janeiro 1990), “SD90” (Setembro-Dezembro 1990) e “JAp91” (Janeiro-Abril 1991) referentes a períodos trimestrais e a matriz “JM90” (Janeiro-Março 1990) referente a um período bimestral. A transformação para valores mensais das probabilidades de transição das matrizes trimestrais e bimestrais fez-se calculando-se respectivamente as raízes cúbicas e raízes quadradas dos parâmetros que actuam por processos multiplicativos (probabilidades de transição) e assumindo para os parâmetros que actuam por processos aditivos (taxas de produção) que o valor apresentado na matriz é representativo do último mês a que essa matriz se refere, sendo por isso um valor mensal.

Nestas 17 matrizes, as transições $a_{2,2}$, $a_{3,2}$, $a_{4,2}$, $a_{5,2}$, $a_{6,2}$, $a_{8,8}$, $a_{9,8}$, $a_{10,8}$, $a_{11,8}$ e $a_{12,8}$, representam apenas probabilidades de permanência ou quebra pois o crescimento clonal não foi quantificado. Os valores deste tipo de taxa de transição provêm de dados independentes.

Análise dos dados base

Na aplicação das metodologias de Monte Carlo (Manly, 1991), cada unidade amostral foi redistribuída aleatoriamente pelos diversos tratamentos dos vários factores de variação, tendo a atenção de que no fim do processo cada tratamento tinha o mesmo número de unidades (e conseqüentemente de graus de liberdade) que na amostra original. Todas as estatísticas da análise de variância paramétrica foram recalculadas, mantendo no fim o critério do quociente (F) entre a variação populacional estimada através da variação entre tratamentos ($SST/g.l.$) e a variação populacional estimada

através da variação do erro (SSE/g.l.). No entanto nem o denominador nem o numerador seguem uma distribuição *chi-quadrado* e como tal também o quociente não apresenta uma distribuição *F*.

Repetido este processo 9999 vezes e adicionada a amostra original, foi obtida a distribuição cumulativa de 10000 estimativas do quociente *F* na qual foi observado o posicionamento relativo do quociente *F* original. Este indica a significância das diferenças obtidas: a probabilidade de se obter esse quociente ou inferior por simples processos aleatórios.

A probabilidade de cometer um erro tipo I (rejeitar a hipótese nula quando ela na realidade é verdadeira) não foi o critério único e absoluto na tomada de decisão relativa à significância das diferenças entre tratamentos. O nível de significância não deve ser encarado como um dogma mas sim como uma medida da força da evidência contra a hipótese nula. A decisão de aceitar ou rejeitar a hipótese nula foi fundamentada no conjunto de quatro factores:

- A probabilidade de cometer um erro tipo I.
- A facilidade de identificação de algum padrão concreto na dispersão dos dados.
- A similaridade do comportamento identificado com algum tipo de comportamento previamente descrito e comumente aceite.
- O efeito resultante na resposta do modelo da tomada de decisão errada.

Para as transições fecundidade gametófito, fecundidade tetraesporófito, crescimento e permanência foi utilizado um teste de permutações de dois factores onde a probabilidade de transição é a variável dependente (ou variável resposta), a classe de tamanho é uma das variáveis independentes (ou factor), sendo as diferentes classes de tamanho os tratamentos e as 17 matrizes a outra variável independente, sendo cada

matriz um tratamento. Como para cada combinação possível de tratamentos entre factores distintos, só existe um replicado, não foi possível testar a existência de efeitos de interacções entre tratamentos.

Fecundidades

Foi realizado um teste de permutações com os tratamentos Gam.1, Gam.2, Gam.3 e Gam.4 para o factor Classes de Tamanho e os tratamentos SO89 e JAp91 para o factor Matrizes. A variável dependente foi a fecundidade gametófito absoluta.

O resultado foi significativo para o factor matrizes, mas a extrema não homogeneidade da variação para este factor foi suficiente para ocultar a significância da variação para o factor classes de tamanho: assim, foi apenas testada a informação fornecida pela matriz JAp91 e subavaliada a informação fornecida pela matriz SO89. O problema foi resolvido efectuando a standardização das unidades amostrais pela média da matriz a que cada uma pertence (consequentemente o factor de variação matrizes passa a ser nulo). Este segundo teste de permutações apresentou uma significância de 2,69% para as diferenças entre as classes de tamanho. Como se pode ver na tabela 4, quanto mais afastadas estão duas classes de tamanho, maior a probabilidade de diferença entre as suas médias.

	Gam2	Gam3	Gam4
Gam1	20,1%	12,48%	0,48%
Gam2		37,84%	4,35%
Gam3			9,02%

Tabela 4 – Significância das diferenças entre as fecundidades gametófitas médias absolutas. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$

Para a fecundidade tetraesporófito foi realizada um teste de permutações com os tratamentos Tet1, Tet2, Tet3 e Tet4 para o factor Classes de Tamanho e os tratamentos OJ90, MA90, JuJL90, DJ91 e ApMy91 para o factor Matrizes. A variável dependente foi a fecundidade tetraesporófito absoluta.

O teste apresentou uma significância de 0,4% para o factor matrizes, mas com os mesmos problemas inerentes à extrema não homogeneidade da variação, também neste caso verificada e já acima descritos para o caso da fecundidade gametófita. Mais uma vez o problema foi resolvido com a standardização de cada unidade amostral pela média da matriz a que pertence. Este segundo teste de permutações apresentou uma significância inferior a 0,01%. Como se pode ver na tabela 5, quanto mais afastadas estão duas classes de tamanho, maior a probabilidade de diferença entre as suas médias.

	Tet2	Tet3	Tet4
Tet1	29,63%	7,6%	<0,01%
Tet2		18,73%	0,01%
Tet3			0,25%

Tabela 5 – Significância das diferenças entre as fecundidades tetraesporófitas médias absolutas. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$

Sobrevivências dos esporos

Devido à falta de dados, a probabilidade de sobrevivência dos esporos foi considerada constante nas 17 matrizes. Como tal não faz sentido testar uma variação que simplesmente não pôde ser estimada.

Crescimento

As frondes adultas foram apenas separadas por classes de tamanho e não entre gerações, sendo as classes de tamanho: Juvenis, 1, 2 e 3 (a classe de tamanho 4, por ser a última, não cresce). Foi realizada um teste de permutações com os factores classes de tamanho e matrizes. A variável dependente foi o crescimento. O teste apresentou uma significância de 0,24% para o factor matrizes e inferior a 0,01% para o factor classes de tamanho.

Na tabela 6 encontram-se representadas as probabilidades de determinada diferença ou maior, ocorrer por mera aleatoriedade. Depois de aglomeradas as classes

de tamanho em grupos dentro dos quais os seus componentes não têm diferenças significativas, Pode-se verificar a existência de três grupos: “Juvenis”, “1”+“2” e “3”.

	1	2	3
Juv	5,32%	0,67%	<0,01%
1		37,95%	0,72%
2			7,6%

Tabela 6 – Significância das diferenças entre as probabilidades de crescimento médias. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$

Permanência

As frondes adultas foram apenas separadas por classes de tamanho e não entre gerações. foi efectuado um teste de permutações para o factor classes de tamanho (com os tratamentos: Juvenis, 1, 2, 3 e 4) e o factor matrizes. A variável dependente foi a probabilidade de permanência na mesma classe de tamanho. O teste de permutações apresentou uma significância inferior a 0,01% para ambos os factores.

Na tabela 7 encontram-se representadas as probabilidades de determinada diferença ou maior, ocorrer por mera aleatoriedade. Depois de aglomeradas as classes de tamanho em grupos dentro dos quais os seus componentes não têm diferenças significativas, Pode-se verificar a existência de dois grupos: “Juvenis” e “1” + “2” + “3” + “4”. No entanto, mesmo dentro deste segundo grupo, parecem fortes as evidências de existência de diferenças, pois invariavelmente, quanto mais afastadas estão duas classes de tamanho, maior a probabilidade de diferença entre as suas médias.

	1	2	3	4
Juv.	0,91%	0,32%	0,06%	0,07%
1		32,76%	22,55%	13,57%
2			37,34%	25,42%
3				36,69%

Tabela 7 – Significância das diferenças entre as médias das probabilidades de permanência na mesma classe de tamanho. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$

Quebra

Foi efectuado um teste de permutações com o factor classes de tamanho, com os tratamentos 1, 2, 3 e 4 (os juvenis não quebram para nenhuma classe de tamanho inferior) e o factor matrizes. A variável dependente foi a probabilidade de quebra da fronde para uma classe de tamanho inferior.

O teste de permutações apresentou uma significância inferior a 0,01% para ambos os factores (Matrizes e Classes de Tamanho. Na tabela 8 encontram-se representadas probabilidades de determinada diferença ou maior, ocorrer por mera aleatoriedade. Depois de agrupadas as classes de tamanho em grupos dentro dos quais os seus componentes não têm diferenças significativas, Pode-se verificar a existência de dois grupos: "1" + "2" + "3" e "4". No entanto, mesmo dentro deste primeiro grupo, parecem fortes as evidências de existência de diferenças, pois invariavelmente, quanto mais afastadas estão duas classes de tamanho, maior a probabilidade de diferença entre as suas médias.

	2	3	4
1	31,22%	16,24%	3,72%
2		26,62%	4,14%
3			8,86%

Tabela 8 – Significância das diferenças entre as médias das probabilidades de quebra para cada classe de tamanho. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$.

Foi considerado um terceiro factor de variação, o tamanho da quebra: Para quantas classes de tamanho abaixo determinada fronde quebra. No entanto, para cada tratamento do factor classe de tamanho não existem os mesmos tratamentos do factor tamanho da quebra e vice-versa. De facto, quanto maior a classe de tamanho maior o número de tratamentos possíveis para o factor tamanho da quebra. Por isso a aplicação de um teste de permutações englobando estes três factores é metodologicamente

incorrecta. A alternativa foi a execução, em cada classe de tamanho, de um teste com os factores matrizes e tamanho da quebra.

Na classe de tamanho 2, foi efectuado um teste de permutações com os tratamentos T.Q.₁ (quebra de 2 para 1) e T.Q.₂ (quebra de 2 para Juvenis) para o factor tamanho da quebra. A variável dependente foi a probabilidade de quebra da fronde. As diferenças foram significativas para o factor tamanho da quebra, com uma significância de 0,18% e não significativas para o factor matriz, com uma significância de 91,94%.

Na classe de tamanho 3, foi efectuado um teste de permutações com os tratamentos T.Q.₁ (quebra de 3 para 2), T.Q.₂ (quebra de 3 para 1) e T.Q.₃ (quebra de 3 para Juvenis). As diferenças foram significativas para o factor tamanho da quebra, com uma significância de 0,04% e não significativas para o factor matriz, com uma significância de 80,5%. Na tabela 9 encontram-se identificadas as significâncias das diferenças entre as médias de cada tratamento.

	T.Q. ₂	T.Q. ₃
T.Q. ₁	0,68%	<0,02%
T.Q. ₂		15,64%

Tabela 9 – Significância das diferenças entre as médias das probabilidades de quebra para cada tamanho de quebra dentro da classe de tamanho 3. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$.

Na classe de tamanho 4, foi um teste de permutações com os tratamentos T.Q.₁ (quebra de 4 para 3), T.Q.₂ (quebra de 4 para 2), T.Q.₃ (quebra de 4 para 1) e T.Q.₄ (quebra de 4 para Juvenis). As diferenças foram significativas para o factor tamanho da quebra, com uma significância inferior a 0,01% e não significativas para o factor matriz, com uma significância de 87,46%. Na tabela 10 encontram-se identificadas as significâncias das diferenças entre as médias de cada tratamento.

	T.Q.2	T.Q.3	T.Q.4
T.Q.1	<0,02%	<0,02%	<0,02%
T.Q.2		46,94%	32,56%
T.Q.3			34,72%

Tabela 10 – Significância das diferenças entre as médias das probabilidades de quebra para cada tamanho de quebra dentro da classe de tamanho 4. Diferenças significativas a carregado. $\alpha = 0,1$.

Depois de agrupadas as classes de tamanho em grupos dentro dos quais os seus componentes não têm diferenças significativas, Pode-se verificar a existência de dois grupos: T.Q.1 e T.Q.2 + T.Q.3 + T.Q.4. No entanto, mesmo dentro deste segundo grupo, parecem fortes as evidências de existência de diferenças, pois invariavelmente, quanto mais afastadas estão dois tamanhos de quebra, maior a probabilidade de diferença entre as suas médias.

Crescimento clonal

No caso do crescimento clonal, devido à incapacidade de atribuir a progenia de cada novo clone a determinada fronde adulta, a taxa média relativa de crescimento clonal foi considerada constante para todas as classes de tamanho. As diferenças entre as taxas de crescimento clonal para cada matriz foram óbvias e como tal desnecessárias validar.

Validação dos modelos de conexão

A metodologia de validação dos modelos de conexão é aqui explicada antecipadamente para que o resultado da sua aplicação a estes últimos possa ser logo descrito. A validação foi efectuada usando uma técnica de análise fundamentada nas metodologias de Monte Carlo (Manly, 1991). O princípio básico desta técnica é a avaliação da significância do ajuste aos dados obtidos pela amostra original em comparação com o ajuste do modelo aos dados obtidos simulando uma redistribuição aleatória das unidades amostrais. Em todas as simulações, cada um dos 17 valores de

cada parâmetro principal é redistribuído aleatoriamente pelas 17 matrizes, mas mantendo o seu posicionamento relativo ao outro factor (classe de tamanho ou tamanho da quebra). Um ajuste significativo demonstra que o modelo se adapta bem ao processo biológico que gerou a amostra original. Um ajuste não significativo demonstra que o modelo não se adapta melhor ao processo biológico que gerou a amostra original do que a um qualquer mecanismo que gere a amostra aleatoriamente. Tal como nos testes de permutações, a significância do ajuste do modelo à amostra original é dada pelo posicionamento relativo do critério de comparação.

Como os modelos de conexão criados prevêm o valor esperado de cada parâmetro principal em função de um parâmetro secundário, foi possível estimar não só o ajuste global do modelo mas também o ajuste individual de cada componente do modelo responsável por estimar determinado parâmetro principal. Quando se fala do ajuste dos modelos de conexão, na realidade está-se a referir sempre o ajuste dos modelos com os seus coeficientes estimados. Modelo e respectivos coeficientes são indissociáveis: O modelo sem os coeficientes não estima nada e os coeficientes sem um modelo são apenas números sem significado.

Modelos de conexão

fecundidades

Tendo ficado provado que, quer para os gametófitos quer para os tetraesporófitos, a fecundidade absoluta varia consoante o tamanho da fronde e a época do ano, procurou-se um modelo que relacione qualquer parâmetro principal relativo à fecundidade absoluta das várias classes de tamanho, com o tamanho médio das frondes dessas classes e a fecundidade relativa a cada unidade de tamanho (parâmetro secundário).

O modelo escolhido foi a relação alométrica descrita pela equação (174.a) a qual, adaptada para o presente caso se traduz na equação (174.b), onde x é a altura média da fronde, y é a fecundidade absoluta, a é a fecundidade relativa e b é o coeficiente alométrico.

$$y = a \times x^b \quad (174.a)$$

$$Fec. absoluta = Fec. rel \times Altura \text{ fronde}^b \quad (174.b)$$

Os dados originais fornecem x e y , enquanto que a e b são estimados. Pretende-se que na aplicação futura do modelo a possa variar livremente se assim se entender.

Devido ao problema da diferença de magnitude entre as variâncias das matrizes sobrevalorizar a informação fornecida por umas em detrimento de outras, procedeu-se à standardização dos elementos de cada matriz pela média da matriz a que pertencem (equação 174.c). Esta alteração standardiza a estimação de \underline{a} , mas não altera a estimação de \underline{b} , este o verdadeiro objectivo. Os coeficientes \underline{a} e \underline{b} foram estimados optimizando o ajuste do modelo às fecundidades absolutas (y).

$$\frac{y_{ij}}{\bar{y}_j} = \frac{a \cdot x^b}{\bar{y}_j} \quad (174.c)$$

Desta forma, as conexões entre as fecundidades gametófitas ou tetraesporófitas relativas e as fecundidades gametófitas ou tetraesporófitas absoluta de cada classe de tamanho foram efectuadas pelos seguintes modelos (equações 175 e 176).

$$\begin{cases} Fec. Gam.1 = Fec. Gam. rel. \times 7,5^{1,81} \\ Fec. Gam.2 = Fec. Gam. rel. \times 1^{1,81} \\ Fec. Gam.3 = Fec. Gam. rel. \times 16^{1,81} \\ Fec. Gam.4 = Fec. Gam. rel. \times 22,5^{1,81} \end{cases} \quad (175)$$

$$\begin{cases} Fec. Tet.1 = Fec. Tet. rel. \times 7,5^{2,041} \\ Fec. Tet.2 = Fec. Tet. rel. \times 11^{2,041} \\ Fec. Tet.3 = Fec. Tet. rel. \times 16^{2,041} \\ Fec. Tet.4 = Fec. Tet. rel. \times 22,5^{2,041} \end{cases} \quad (176)$$

Crescimento:

Depois de calculadas as médias da probabilidade de crescimento para cada classe de tamanho e a média total, foram calculados os coeficientes de variação dos resíduos (Tab. 11). Estes representam a diferença proporcional à média, entre a média de cada classe de tamanho e a média total e são calculados pela equação 177:

$$\text{Coef. var. resíduos} = \frac{(X_i - X_{med})}{X_{med}} \quad (177)$$

	JGam	Gam1	Gam2	Gam3	Total
Média	0,260	0,174	0,124	0,046	0,121
Coef Var. resíduos	0,723	0,154	-0,181	-0,695	

Tabela 11 – Médias e coeficientes de variação dos resíduos de cada classe de tamanho.

Com estes dados foi criado o modelo que faz a correspondência entre o parâmetro secundário crescimento (G) e os parâmetros principais G_Juvenis, G_1, G_2 e G_3 (equação 178).

$$\begin{cases} G_Juvenis = \min(1; G + 0,723 \times G) \\ G_1 = \min(1; G + 0,154 \times G) \\ G_2 = \max(0; G - 0,181 \times G) \\ G_3 = \max(0; G - 0,695 \times G) \end{cases}$$

(178)

A validação do modelo foi efectuada obtendo uma significância do ajuste à amostra original de: 3,35% para o modelo completo; 13,21% para a sua componente (equação) predictiva de G_Juvenis; 0,22% para a sua componente predictiva de G_1; 32,26% para a sua componente predictiva de G_2 e 37,22% para a sua componente predictiva de G_3.

Permanência:

Depois de calculadas as médias da probabilidade de permanência para cada classe de tamanho e a média total, foram calculados os coeficientes de variação dos resíduos (Tab. 12), pela equação 177.

Tabela 12 – Médias e coeficientes de variação dos resíduos de cada classe de tamanho.

	Juvenis	1	2	3	4	Total
Média	0,419	0,576	0,605	0,627	0,650	0,575
Coef. var. resíduos	-0,272	0,002	0,052	0,089	0,130	

Com estes dados foi criado o modelo que faz a correspondência entre o parâmetro secundário permanência (St) e os parâmetros principais $St_{Juvenis}$, St_1 , St_2 , St_3 e St_4 (equação 179)

$$\begin{cases} St_{Juvenis} = \max(0; St - 0,272 \times St) \\ St_1 = \min(1; St + 0,002 \times St) \\ St_2 = \min(1; St + 0,052 \times St) \\ St_3 = \min(1; St + 0,089 \times St) \end{cases}$$

(179)

A validação do modelo foi efectuada obtendo uma significância do ajuste à amostra original: inferior a 0,01% para o modelo completo, 19,57% para a sua componente (equação) predictiva de $St_{Juvenis}$, 4,44% para a sua componente predictiva de St_1 , 0,07% para a sua componente predictiva de St_2 , 0,45% para a sua componente predictiva de St_3 e 0,26% para a sua componente predictiva de St_4 .

Quebra

Face aos resultados obtidos, optou-se pelo desenvolvimento de um modelo que individualize todas as classes de tamanho e tamanhos de quebra. O ajuste deste modelo à amostra real foi bastante melhor do que o ajuste das outras alternativas.

Com a média total da probabilidade de quebra e as médias das probabilidades de quebra para cada classe de tamanho e cada tamanho de quebra, foram calculados os coeficientes de variação dos resíduos (Tab.13), pela equação 177.

Tabela 13 – Médias e coeficientes de variação dos resíduos de cada combinação classe de tamanho * tamanho da quebra.

Média (média total = 0,047)					Coeficientes de variação dos resíduos				
	"1"	"2"	"3"	"4"		"1"	"2"	"3"	"4"
"T.Q. ₁ "	0,08	0,055	0,019	0,001	"T.Q. ₁ "	0,708	0,183	-0,603	-0,974
"T.Q. ₂ "		0,117	0,050	0,012	"T.Q. ₂ "		1,493	0,067	-0,743
"T.Q. ₃ "			0,120	0,013	"T.Q. ₃ "			1,563	-0,714
"T.Q. ₄ "				0,117	"T.Q. ₄ "				1,498

Com estes dados foi criado o modelo que faz a correspondência entre o parâmetro secundário quebra (B) e os parâmetros principais B₁, B₂, B₃ e B₄. Este é válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas (equação 180).

O fraco ajuste das equações estimadoras dos maiores tamanhos de quebra à amostra original (Tab.14), deve-se ao facto de, nestes casos, a maioria dos valores das unidades amostrais serem 0, existindo poucos valores não nulos. Na prática é impossível este modelo ajustar-se bem a ambos (valores nulos e não-nulos) e muito difícil de desenvolver um modelo que o faça.

$$\left\{ \begin{array}{l} B_{1} = \min(1; B + 0,708 \times B) \\ B_{2} \wedge T.Q.1 = \min(1; B + 0,183 \times B) \\ B_{2} \wedge T.Q.2 = \min(1; B + 1,493 \times B) \\ B_{3} \wedge T.Q.1 = \max(0; B - 0,603 \times B) \\ B_{3} \wedge T.Q.2 = \min(1; B + 0,067 \times B) \\ B_{3} \wedge T.Q.3 = \min(1; B + 1,563 \times B) \\ B_{4} \wedge T.Q.1 = \max(0; B - 0,974 \times B) \\ B_{4} \wedge T.Q.2 = \max(0; B - 0,743 \times B) \\ B_{4} \wedge T.Q.3 = \max(0; B - 0,714 \times B) \\ B_{4} \wedge T.Q.4 = \min(0; B + 1,498 \times B) \end{array} \right.$$

(180)

.Tabela 14 – Significâncias do ajuste do modelo e seus vários componentes à amostra original.

“1”	“2”		“3”			“4”				Total
T.Q.1	T.Q.1	T.Q.2	T.Q.1	T.Q.2	T.Q.3	T.Q.1	T.Q.2	T.Q.3	T.Q.4	
0,35%	0,1%	33,15%	0,35%	2,3%	36,3%	0,5%	36,4%	37,5%	74,2%	<0,01%

Transposição para o modelo actual

Face aos resultados acima obtidos, foi concluído que a maneira mais adequada de fazer a transposição para o modelo actual seria uma correspondência directa entre as variáveis de estado, mediante as seguintes regras (Tabela.15):

- Aos estados carposporos e tetraesporos do presente modelo correspondem os mesmos estados do modelo de Santos & Nymam (1998).

- Aos estados 1 e 4 do presente modelo correspondem respectivamente os estados juvenis gametófitos e juvenis tetraesporófitos do modelo de Santos & Nymam (1998).

- Aos estados 2 e 5 do presente modelo correspondem respectivamente os estados gametófitos1 + gametófitos2 e tetraesporófitos1 + tetraesporófitos2 do modelo de Santos & Nymam (1998).

- Aos estados 3 e 6 do presente modelo correspondem respectivamente os estados gametófitos3 + gametófitos4 e Tetraesporófitos3 + tetraesporófitos4 do modelo de Santos & Nymam (1998).

- Às transições que representem entradas, saídas ou permanência dentro dos estados tetraesporos, 1, 2, 3, carposporos, 4, 5 e 6 do modelo actual, correspondem as transições que representem entradas, saídas ou movimento dentro dos estados tetraesporos, J.Gam, Gam.1 + Gam.2, Gam.3 + Gam.4, carposporos, J.Tet, Tet.1 + Tet.2 e Tet.3 + Tet.4 do modelo de Santos & Nymam (1998).

Tabela 15 – Correspondência entre as variáveis de estado do modelo de Santos & Nymam (1998) e o actual modelo.

Modelo	Variável de estado											
Santos & Nymam (1998)	Tetra esp.	JGam	Gam1	Gam2	Gam3	Gam4	Carpo esp.	JTet	Tet1	Tet2	Tet3	Tet4
Actual	Tetra esp.	1	2		3		Carpo esp.	4	5		6	

Fecundidades:

Às fecundidades dos estados 1 e 4 correspondem respectivamente as fecundidades dos estados J.G e J.T. Essas fecundidades têm o valor 0; os juvenis não reproduzem sexualmente. Às fecundidades dos estados 2 e 5 correspondem respectivamente as fecundidades dos estados Gam.1+Gam.2 e Tet.1+Tet.2; às fecundidades dos estados 3 e 6 correspondem respectivamente as fecundidades dos estados Gam.3+Gam.4 e Tet.3+Tet.4.

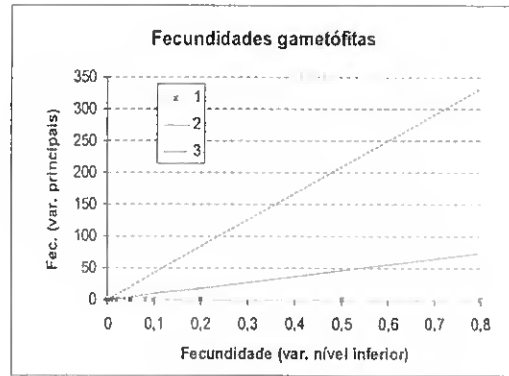
Fecundidade Gametófita:

As Fecundidades Gametófitas estimadas para o modelo original de Santos & Nymam (1998) são o produto da fecundidade gametófita relativa pelo tamanho médio de cada classe elevado ao coeficiente de alometria. A transposição para o actual modelo fez-se simplesmente recalculando o tamanho médio de cada classe: As classes 2 e 5 têm um tamanho médio de $(7,5\text{cm} + 11\text{cm}) / 2 = 9,25\text{cm}$; as classes 3 e 6 têm um tamanho médio de $(16\text{cm} + 22,5\text{cm}) / 2 = 19,25\text{cm}$.

No modelo actual, a ligação das Fecundidades Absolutas (parâmetros principais) à Fecundidade Gametófita Relativa (parâmetro secundário) é descrita pelo sistema de equações 181 (Fig.19).

$$\begin{cases} Fec_1 = 0 \\ Fec_2 = Fec.Gam.Rel \times 9,25^{1,81} \\ Fec_3 = \times Fec.Gam.Rel \times 19,25^{1,81} \end{cases} \quad (181)$$

Figura 19 – Variação das fecundidades das classes de tamanho 1, 2 e 3 consoante a variação da parâmetro secundário. Fecundidade Gametófita Relativa média = 0,26.



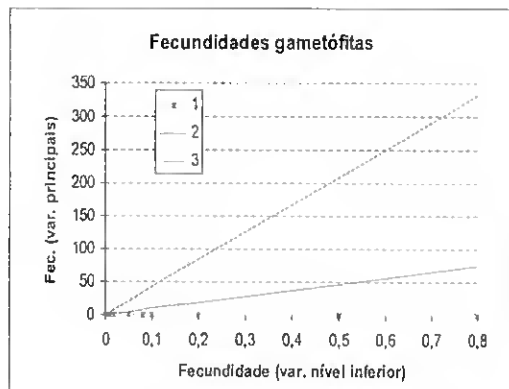
Fecundidade Tetraesporófita:

As Fecundidades tetraesporófitas estimadas para o modelo original de Santos & Nymam (1998) são o produto da fecundidade tetraesporófita relativa pelo tamanho médio de cada classe elevado ao coeficiente de alometria. A transposição para o actual modelo fez-se simplesmente recalculando o tamanho médio de cada classe: A classe 5 tem um tamanho médio de $(7,5cm + 11cm) / 2 = 9,25cm$; a classe 6 tem um tamanho médio de $(16cm + 22,5cm) / 2 = 19,25cm$.

No modelo actual, a ligação das fecundidades absolutas (parâmetros principais) à fecundidade tetraesporófita relativa (parâmetro secundário) é descrita pelo sistema de equações 182 (Fig.20):

$$\begin{cases} Fec_4 = 0 \\ Fec_5 = Fec.Tet.Rel \times 9,25^{2,041} \\ Fec_6 = \times Fec.Tet.Rel \times 19,25^{2,041} \end{cases} \quad (182)$$

Figura 20 – Variação das fecundidades das classes de tamanho 1, 2 e 3 consoante a variação da parâmetro secundário. Fecundidade tetraesporófita relativa média = 0,3.



Crescimento:

As probabilidades de crescimento dos estados 1 ou 4 correspondem respectivamente às probabilidades de crescimento dos estados J.Gam ou J.Tet; dos estados 2 ou 5, ao crescimento dos estados Gam.2 ou Tet.2; e dos estados 3 ou 6, ao crescimento dos estados Gam.4 ou Tet.4; como estas são as últimas classes dos modelos, a sua probabilidade de crescimento para uma classe superior (inexistente) é igual a 0. Os resultados obtidos são igualmente válidos para ambas as gerações Gametófito e Tetraesporófito. Simultaneamente foram também determinados os coeficientes de variação dos resíduos, tal como tinha anteriormente sido feito para o modelo de Santos & Nymam (1998) (Tab.16).

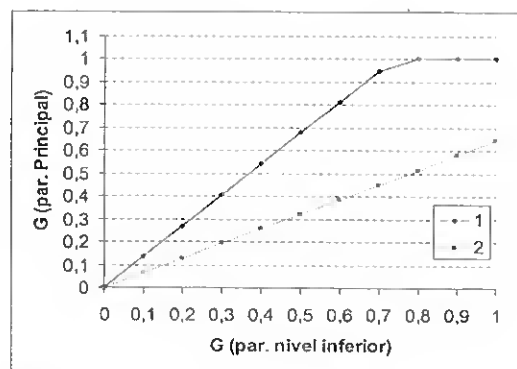
Classes de tamanho	1 (ou 4)	2 (ou 5)	Total
Média	0,260	0,124	0,192
Coef. Var. resíduos	0,356	-0,356	

Tabela 16 – Médias e coeficientes de variação dos resíduos da probabilidade de crescimento de cada classe de tamanho.

Com estes dados foi criado o modelo que faz a correspondência entre a parâmetro secundário crescimento (G) e os parâmetros principais G₁ (ou G₄) e G₂ (ou G₅) (Fig.21). Pelas mesmas razões acima descritas, este é válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas. O modelo é descrito pelo seguinte sistema de equações 183 (Fig.21).

$$\begin{cases} G_1 = \min(1; G + 0,356 \times G) \\ G_2 = \max(0; G - 0,356 \times G) \end{cases} \quad (183)$$

Figura 21 – Modelo de ligação da parâmetro secundário “crescimento” e os parâmetros principais relativas ao crescimento das várias classes de tamanho.



Permanência:

As probabilidades de permanência nos estados 1 ou 4 correspondem respectivamente às probabilidades de permanência nos estados J.Gam ou J.Tet; nos estados 2 ou 5, respectivamente a “permanência em Gam.1 + crescimento de Gam.1 + permanência em Gam.2 + quebra de Gam.2 para Gam.1” ou “permanência em Tet.1 + crescimento de Tet.1 + permanência em Tet.2 + quebra de Tet.2 para Tet.1”; nos estados 3 ou 6, respectivamente a “permanência em Gam.3 + crescimento de Gam.3 + permanência em Gam.4 + quebra de Gam.4 para Gam.3” ou “permanência em Tet.3 + crescimento de Tet.3 + permanência em Tet.4 + quebra de Tet.4 para Tet.3”. Foram também calculados os coeficientes de variação dos resíduos tal como tinha anteriormente sido feito para o modelo de Santos & Nymam (1998) (Tab.17). Os resultados obtidos são igualmente válidos para ambas as gerações Gametófitas e Tetraesporófitas.

Classes de tamanho	1	2	3	Total
Média	0,419	0,695	0,679	0,597
Coef. Var. resíduos	-0,3	0,164	0,136	

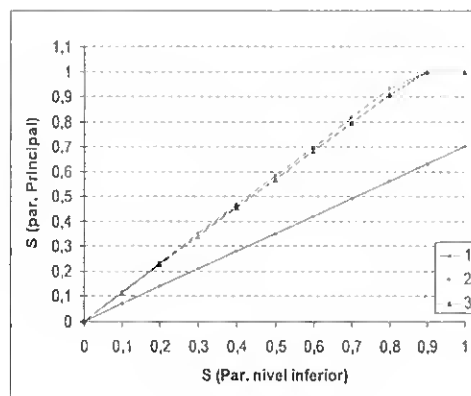
Tabela 17 – Médias e coeficientes de variação dos resíduos da probabilidade de permanência de cada classe de tamanho.

Com estes dados foi criado o modelo que faz a correspondência entre a parâmetro secundário permanência (St) e os parâmetros principais St_1 (ou St_4), St_2 (ou St_5) e St_3 (ou St_6) (Fig. 22). Pelas mesmas razões acima descritas, este é válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas. O modelo é descrito pelo sistema de equações 184 (Fig.22).

$$\begin{cases} St_1 = \max (0 ; St - 0,3 \times St) \\ St_2 = \min (1 ; St + 0,164 \times St) \\ St_3 = \min (1 ; St + 0,136 \times St) \end{cases}$$

(184)

Figura 22 – Modelo de ligação do variável secundário permanência e os parâmetros principais relativos à permanência nas várias classes de tamanho.



Quebra:

As probabilidades de quebra do estado 2 para o estado 1 ou do estado 5 para o estado 4 correspondem respectivamente à soma das probabilidades de quebra dos estados Gam.1 e Gam.2 para J.Gam ou Tet.1 e Tet.2 para J.Tet; do estado 3 para o estado 1 ou do estado 6 para o estado 4, respectivamente à soma das probabilidades de quebra dos estados Gam3 e Gam4 para J.Gam ou Tet.3 e Tet.4 para J.Tet; e do estado 3 para o estado 2 ou do estado 6 para o estado 5, respectivamente à soma das probabilidades de quebra de Gam.3 e Gam.4 para Gam.1 e Gam.2 ou Tet.3 e Tet.4 para Tet.1 e Tet.2. Foram também calculados os coeficientes de variação dos resíduos tal como tinha anteriormente sido feito para o modelo de Santos & Nymam (1998) (Tab. 18). Os resultados obtidos são igualmente válidos para ambas as gerações Gametófito e Tetraesporófito.

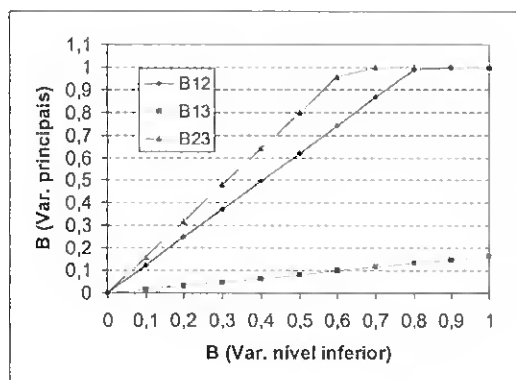
Tabela 18 – Médias e coeficientes de variação dos resíduos da probabilidade de quebra de cada classe de tamanho.

Média (média total =0,099)		Coef. Var. Resíduos			
Cl. tamanho	2	3	Cl. tamanho	2	3
1	0,122	0,016	1	0,238	-0,836
2		0,158	2		0,598

Com estes dados foi criado o modelo que faz a correspondência entre o parâmetro secundário quebra (B) e os parâmetros principais B_1 (ou B_4), B_2 (ou B_5) e B_3 (ou B_6) (Fig. 23). Para valores de $B \geq 0,6$ a sobrevivência da variável de estado 3 torna-se superior a 1, o que não tem significado biológico. Pelas mesmas razões acima descritas, este é válido para ambas as gerações gametófitas e tetraesporófitas. O modelo é descrito pelo sistema de equações 185 (Fig. 23)

$$\begin{cases} B_{12} = \min (1 ; B + 0,238 \times B) \\ B_{13} = \max (0 ; B - 0,836 \times B) \\ B_{23} = \min (1 ; B + 0,598 \times B) \end{cases} \quad (185)$$

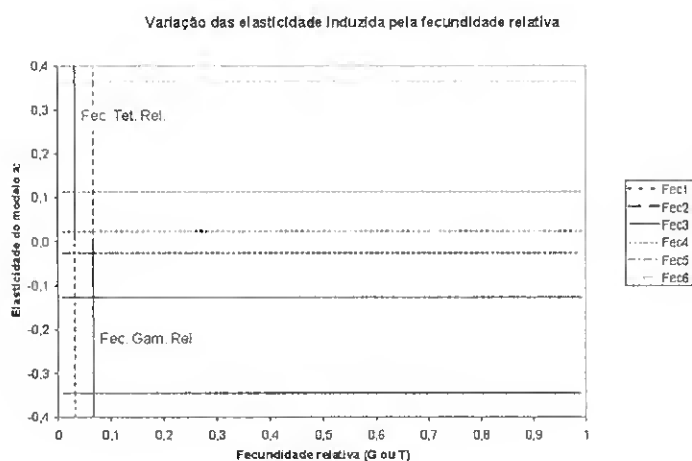
Figura 23 – Modelo de ligação do parâmetro secundário quebra e os parâmetros principais relativos à quebra das várias classes de tamanho.



ANEXO IV

Efeito da variação das fecundidades relativas

A variação das fecundidades relativas não afecta as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros relacionados com a fertilidade (fecundidades e sobrevivências dos esporos), conforme pode ser observado na figura 24.



Foi verificado que a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros não-relacionados com a fertilidade é praticamente na sua totalidade justificada pela variação de Q_3 , esta por sua vez apenas devida à variação de λ . Por isso, a variação das elasticidades induzida pela variação da fecundidade gametófito relativa é simétrica para ambos os parâmetros gametófitos e tetraesporófitos, O mesmo se passando para a variação da fecundidade tetraesporófito relativa. Como tal, nas figuras 25 a 28, apenas se encontram representados os efeitos da variação da fecundidade relativa (parâmetro secundário) de determinada geração nas elasticidades aos parâmetros principais dessa mesma geração.

Enquanto Q_1 e Q_2 variam aproximadamente entre 10 e -10, Q_3 pode exceder (+/-) 10^{16} quando a fecundidade tende para 0.

O aumento das fecundidades relativas diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme pode ser observado na figura 25.

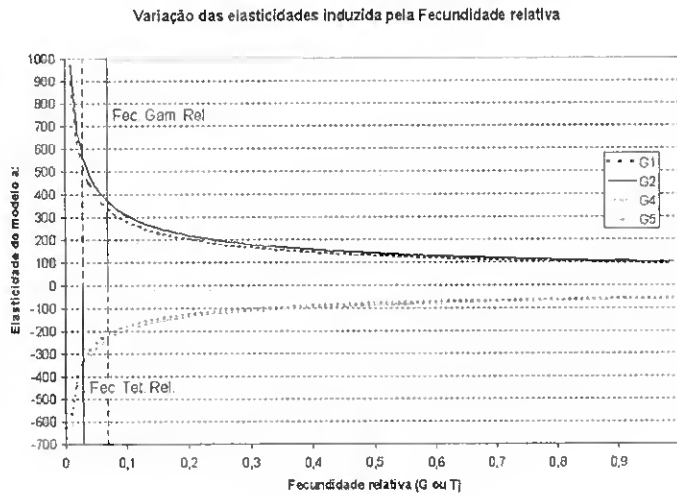


Figura 25 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme a variação das fecundidades relativas. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento das fecundidades relativas diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme pode ser observado na figura 26.

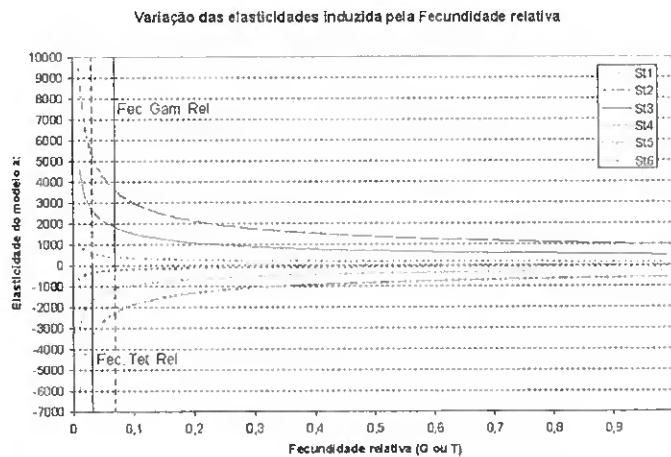


Figura 26 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme a variação das fecundidades relativas. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento das fecundidades relativas diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme pode ser observado na figura 27.

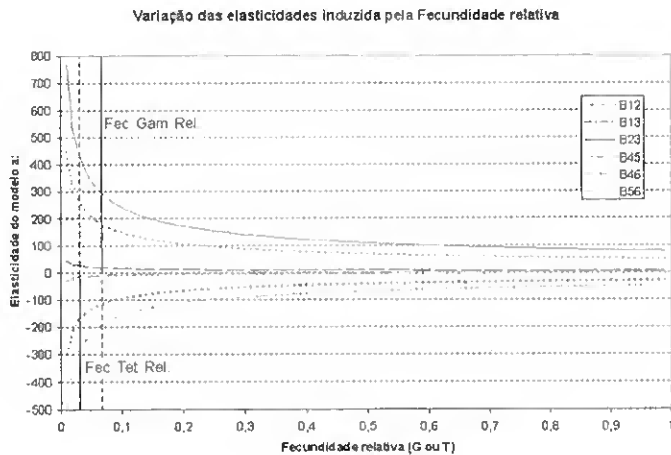


Figura 27 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme a variação das fecundidades relativas. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento das fecundidades relativas diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme pode ser observado na figura 28.

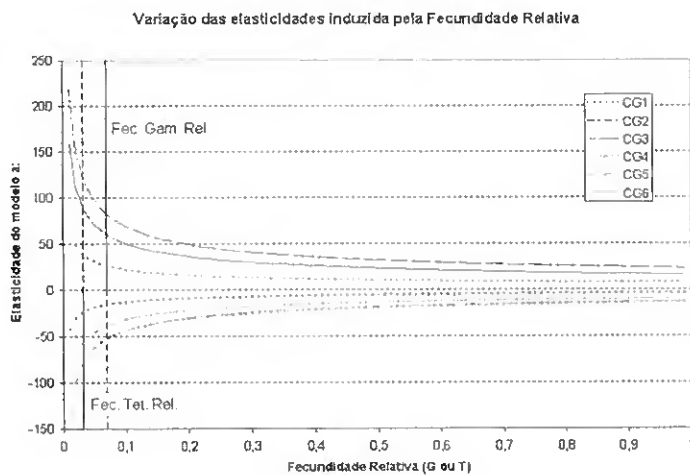


Figura 28 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme a variação das fecundidades relativas. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

Efeito da variação das sobrevivências dos esporos

Tal como para a variação das fecundidades relativas, também a variação da sobrevivência dos esporos não afecta as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros relacionados com a fertilidade, conforme pode ser observado na figura 29.

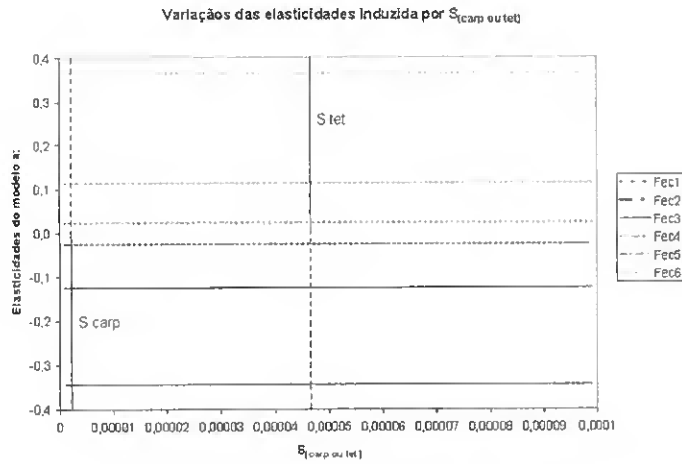


Figura 29 – Variação das elasticidades do rácio G:T às várias fecundidades, conforme a variação das sobrevivências dos esporos. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

Foi verificado que a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros não-relacionados com a fertilidade é praticamente na sua totalidade justificada pela variação de Q_3 , esta por sua vez apenas devida à variação de λ . Por isso, também aqui a variação das elasticidades aos parâmetros gametófitos é simétrica à variação das elasticidades aos parâmetros tetraesporófitos, quando induzida pela variação da mesma sobrevivência dos esporos.

O aumento das sobrevivências dos esporos diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme pode ser observado na figura 30.

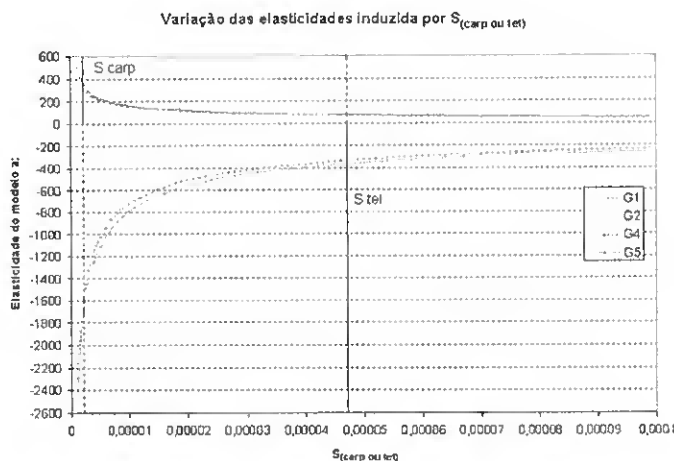


Figura 30 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme variação das sobrevivências dos esporos. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento das sobrevivências dos esporos diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme pode ser observado na figura 31.

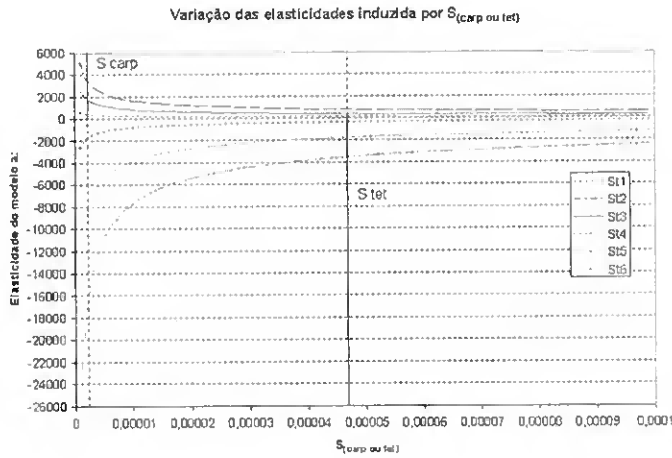


Figura 31 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme a variação das sobrevivências dos esporos. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento das sobrevivências dos esporos diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme pode ser observado na figura 32.

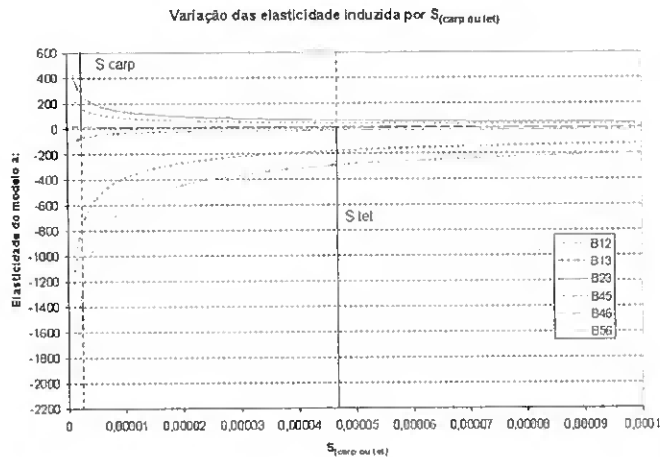


Figura 32 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme a variação das sobrevivências dos esporos. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento das sobrevivências dos esporos diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme pode ser observado na figura 33.

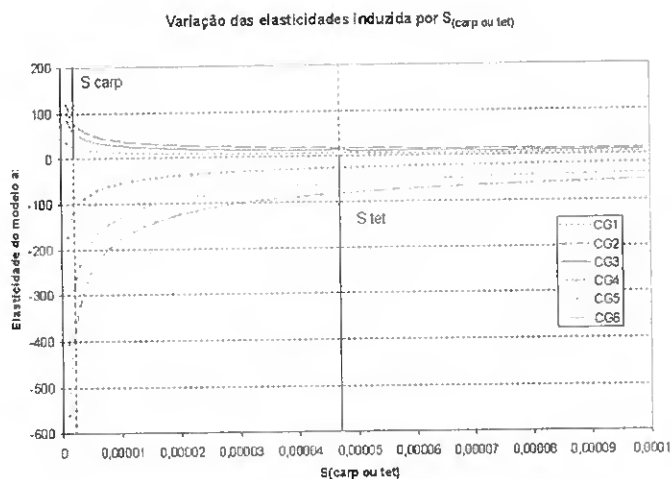


Figura 33 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme a variação das sobrevivências dos esporos. Traço horizontal contínuo: valor médio do parâmetro secundário.

Curiosamente, quando a sobrevivência dos tetraesporos é inferior a 10^{-21} as elasticidades de Q_3 a todos os parâmetros invertem o sinal, passando a tender, quando S_{tet} tende para 0, para valores que em módulo variam entre 10^{-13} e 10^{-15} .

Efeito da variação do crescimento

Com a presente combinação de parâmetros relacionados com a sobrevivência das frondes adultas, o parâmetro de nível inferior crescimento (G) só tem significado biológico até ao valor de 0,423, pois a partir daí a probabilidade de sobrevivência seria superior a 1.

A variação do crescimento afecta as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros relacionados com a fertilidade, conforme pode ser observado na figura 34. O aumento do crescimento aumenta exponencialmente (expoente < 1) o valor absoluto das elasticidades à fecundidade da 3ª classe de tamanho de cada geração (Fec_3 e Fec_6) e à sobrevivência dos tetraesporos (S_{tet}) e diminui exponencialmente o valor absoluto das elasticidades à fecundidade das 1ª e 2ª classes de tamanho de cada geração (Fec_1 , Fec_2 , Fec_4 e Fec_5).

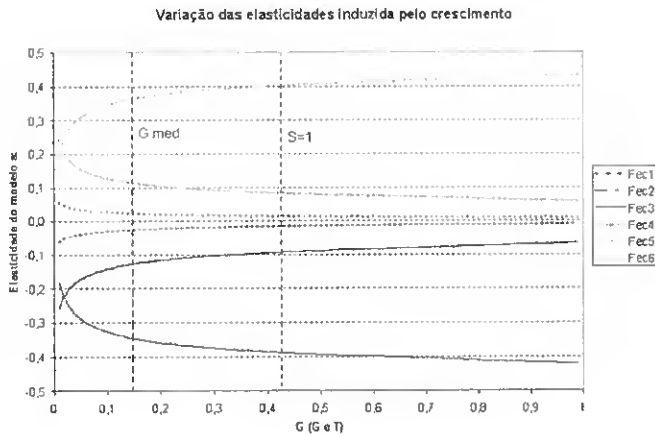


Figura 34 – Variação das elasticidades do rácio G:T às várias fecundidades, conforme a variação do crescimento. G med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Também aqui foi verificado que a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros não-relacionados com a fertilidade é praticamente na sua totalidade justificada pela variação de Q_3 . No entanto, quando G tende para valores infinitamente pequenos: as elasticidades de Q_3 invertem o comportamento tendendo para 0 ou aproximado e tornando-se inferiores em módulo às elasticidades a Q_1 e Q_2 . Excepção feita para as elasticidades a St_2 e St_5 , onde, com a diminuição de G para 10^x , a parcela referente a Q_3 aumenta para 10^{x+2} e a parcela referente a Q_1 tende a igualá-la aumentando para 10^{x+1} .

O aumento do crescimento diminui exponencialmente as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme pode ser observado na figura 35.

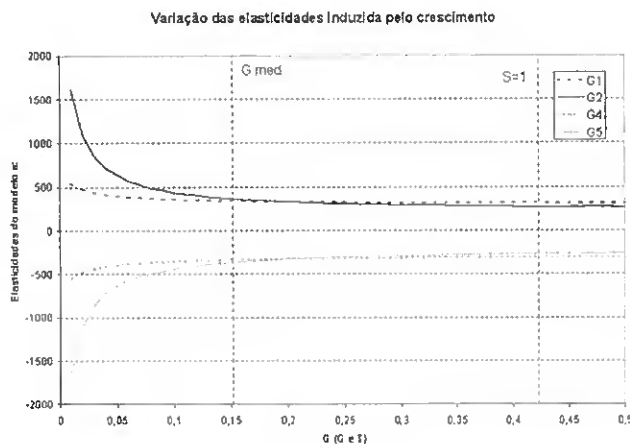


Figura 35 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme a variação do próprio crescimento. G med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento do crescimento diminui exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme pode ser observado na figura 36.

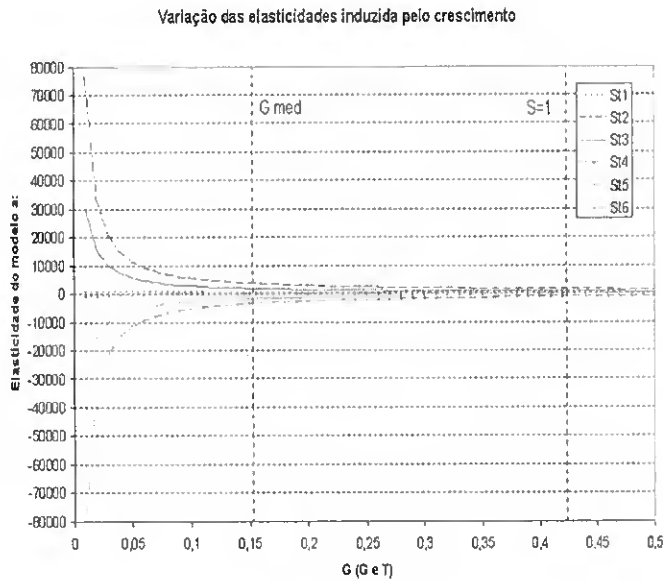


Figura 36 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme a variação do crescimento. G med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento do crescimento diminui exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme pode ser observado na figura 37.

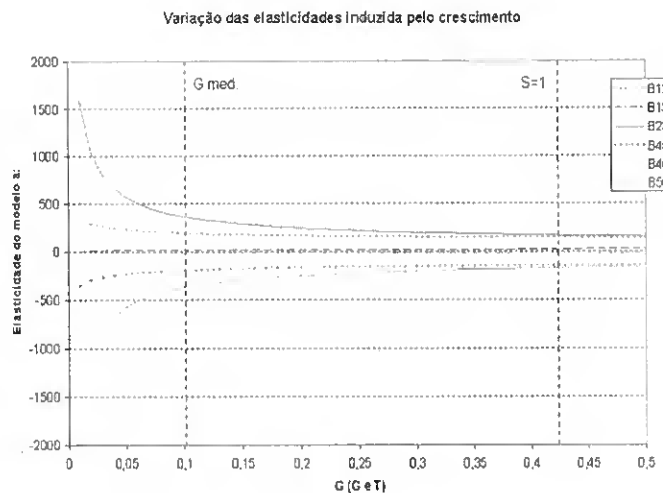


Figura 37 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme a variação do crescimento. G med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Tal como para o efeito nas elasticidades aos parâmetros relacionados com a fecundidade, o aumento do crescimento diminui exponencialmente as elasticidades absolutas aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal das duas classes de tamanho inferiores de cada geração (CG₁, CG₂, CG₄ e CG₅) e aumenta exponencialmente (com expoente < 1) as elasticidades absolutas aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal da classe de tamanho superior de cada geração (CG₃ e CG₆); conforme pode ser observado na figura 38.

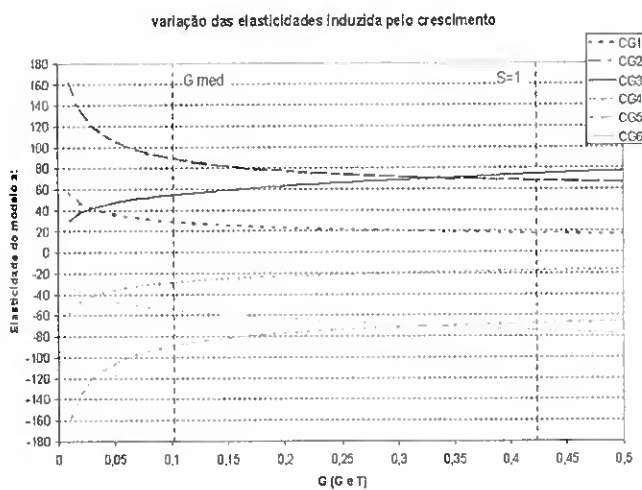


Figura 38 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme a variação do crescimento. G med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Efeito da variação da permanência

Com a presente combinação de parâmetros o parâmetro de nível inferior permanência (S_t) só tem significado biológico até ao valor de 0,725, pois a partir daí a probabilidade de sobrevivência seria superior a 1.

Na actual combinação de parâmetros, a variação da permanência pouco afecta as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros relacionados com a fertilidade, conforme pode ser observado na figura 39. O aumento da permanência aumenta em módulo as elasticidades do rácio G:T à fecundidade da 3ª classe de tamanho de

cada geração (Fec_3 e Fec_6) e à sobrevivência dos tetraesporos (S_{tet}) e diminui em valor absoluto as elasticidades do rácio G:T à fecundidade das 1ª e 2ª classes de tamanho de cada geração (Fec_1 , Fec_2 , Fec_4 e Fec_5).

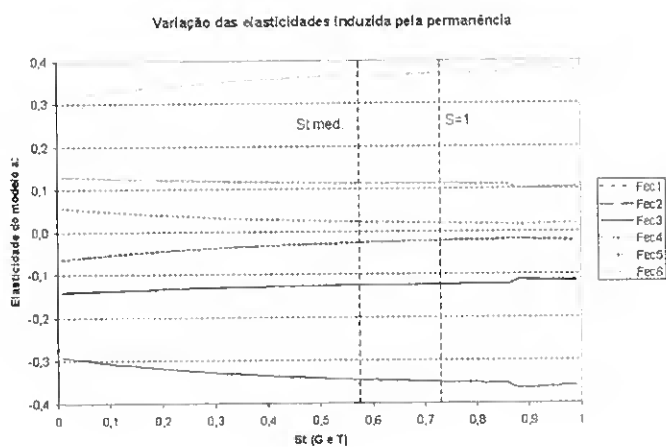


Figura 39 – Variação das elasticidades do rácio G:T às várias fecundidades, conforme a variação da permanência. St med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Também aqui foi verificado que a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros não-relacionados com a fertilidade é praticamente na sua totalidade justificada pela variação de Q_3 .

O aumento da permanência aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme pode ser observado na figura 40.

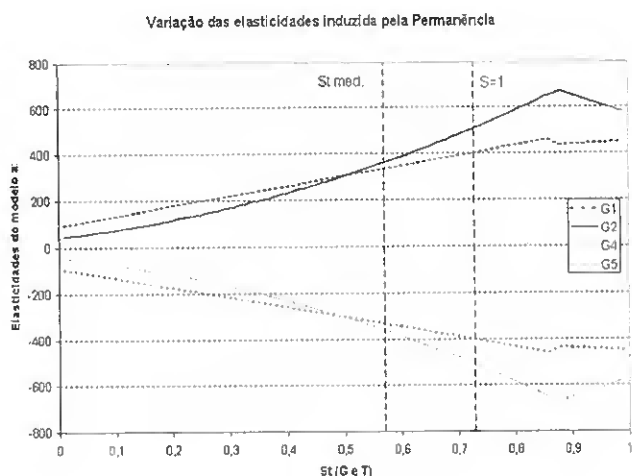


Figura 40 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme a variação da permanência. St med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento da permanência aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a própria permanência, conforme pode ser observado na figura 41.

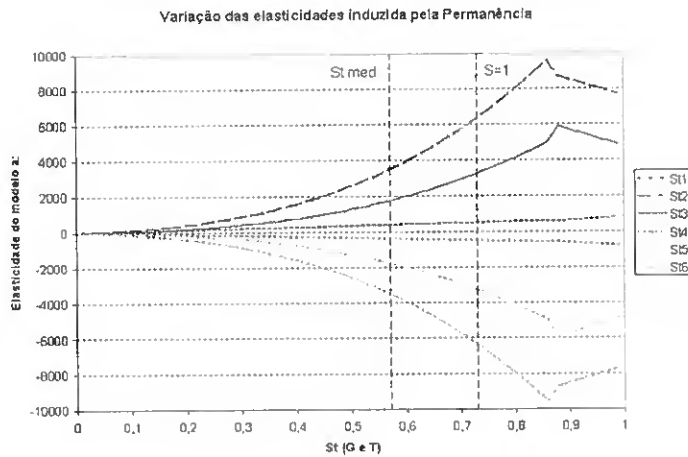


Figura 41 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme a variação da própria permanência. St med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento da permanência aumenta exponencialmente mas de forma suave as elasticidades absolutas (em módulo) do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme pode ser observado na figura 42.

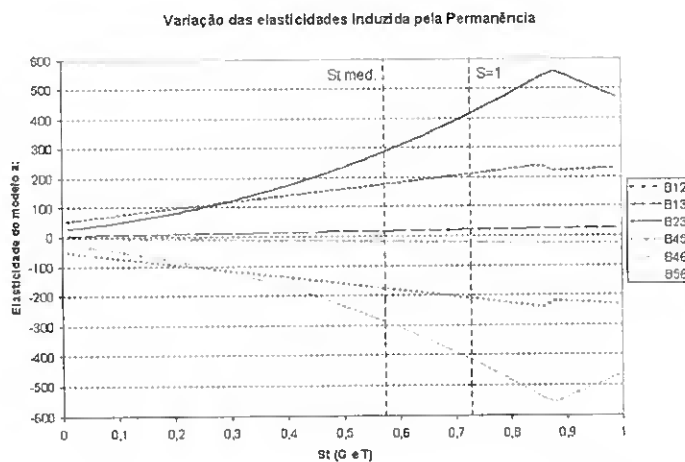


Figura 42 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme a variação da permanência. St med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento da permanência aumenta as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme pode ser observado na figura 43.

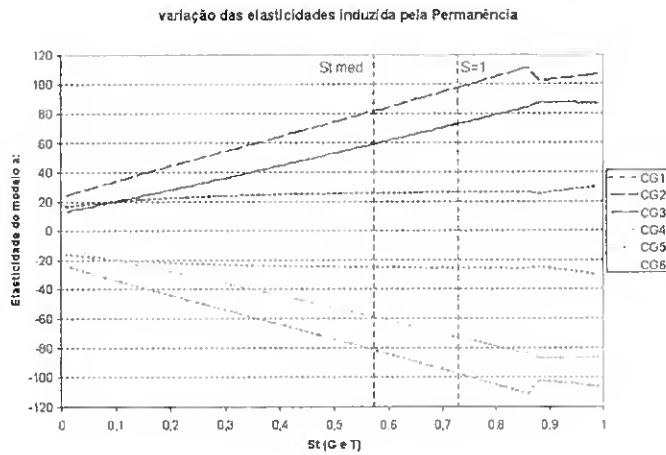


Figura 43 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme a variação da permanência. St med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Efeito da variação da quebra

Com a presente combinação de parâmetros o parâmetro secundário quebra (B) só tem significado biológico até ao valor de 0,185, pois a partir daí a probabilidade de sobrevivência seria superior a 1.

A variação da quebra afecta as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros relacionados com a fecundidade, de forma inversa ao efeito da variação do crescimento ou da permanência (fig.44).

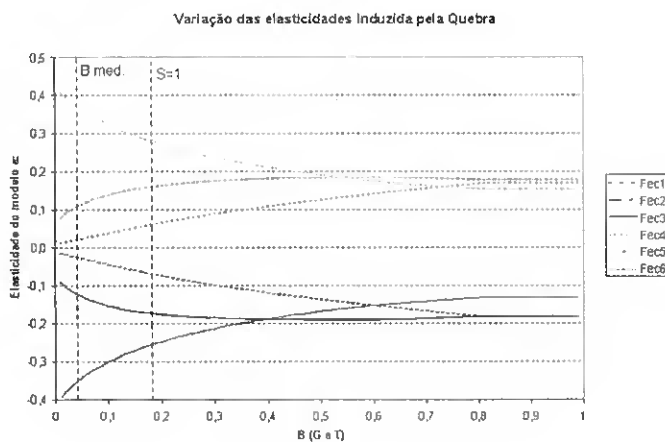


Figura 44 --Variação das elasticidades do rácio G:T às várias fecundidades, conforme a variação da quebra. B med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento da quebra diminui exponencialmente o valor absoluto das elasticidades do rácio G:T à fecundidade da 3ª classe de tamanho de cada geração (Fec₃ e Fec₆) e aumenta exponencialmente (expoente<1) o valor absoluto das

elasticidades do rácio G:T à fecundidade das 1ª e 2ª classes de tamanho de cada geração (Fec_1 , Fec_2 , Fec_4 e Fec_5) e à sobrevivência dos tetraesporos (S_{tet}).

Também aqui foi verificado que a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros não-relacionados com a fertilidade é praticamente na sua totalidade justificada pela variação de Q_3 .

Tal como para a permanência, o aumento da quebra aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme pode ser observado na figura 45.

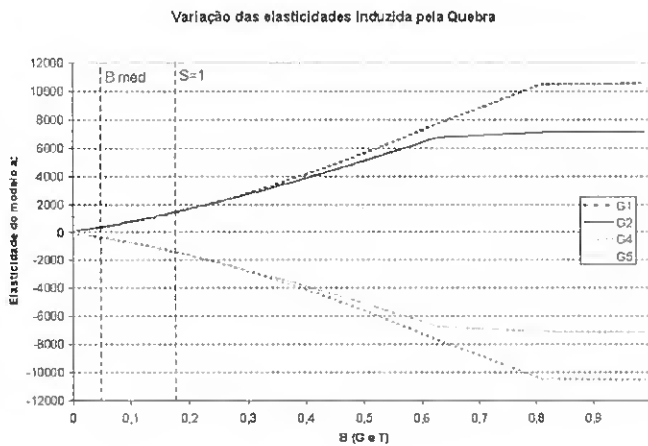


Figura 45 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme a variação da quebra. B med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento da quebra aumenta exponencialmente (expoente<1) as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme pode ser observado na figura 46

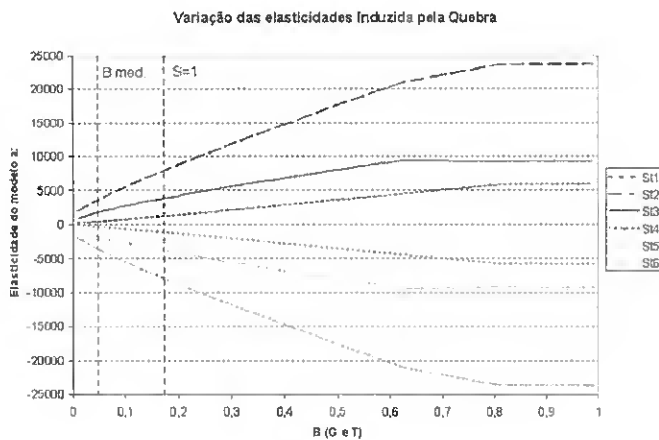


Figura 46 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme a variação da quebra. B med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

O aumento da quebra aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a própria quebra, conforme pode ser observado na figura 47.

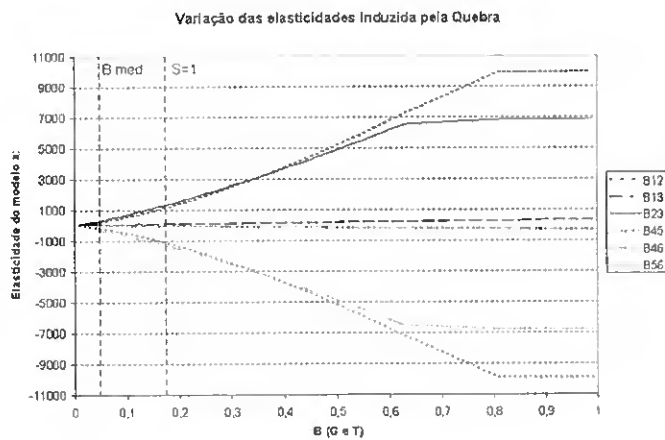


Figura 47 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme a variação da própria quebra. B med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Conforme pode ser observado na figura 48, o aumento da quebra aumenta exponencialmente o valor absoluto das elasticidades do rácio G:T ao crescimento clonal da 1ª e 2ª classe de tamanho de cada geração (CG₁, CG₂, CG₄ e CG₅; com expoente >1 para a 1ª e com expoente <1 para a 2ª) e diminui exponencialmente o valor absoluto das elasticidades do rácio G:T ao crescimento clonal da 3ª classe de tamanho de cada geração (CG₃ e CG₆).

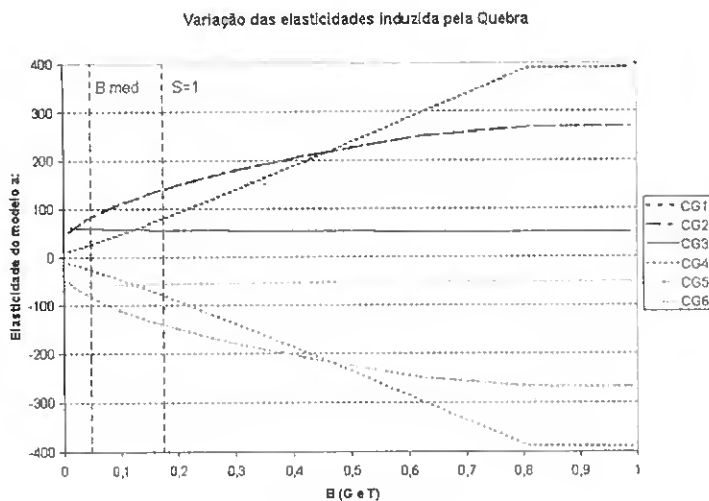


Figura 48 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme a variação da quebra. B med: valor médio do parâmetro secundário. S=1: valor limite do significado biológico.

Efeito da variação do crescimento clonal

A variação do crescimento clonal só influencia as elasticidades dos quocientes não-relacionados com o refluxo (Q_1 e Q_2), por induzir à variação de λ ; sendo assim a variação das elasticidades nestes quocientes é simétrica entre gerações.

A variação do crescimento clonal afecta as elasticidades do rácio G:T aos vários parâmetros relacionados com a fecundidade, de forma semelhante ao efeito da variação do crescimento ou da permanência (fig.49). O aumento do crescimento clonal aumenta em valor absoluto as elasticidades do rácio G:T à fecundidade da 1ª classe de tamanho de cada geração (Fec_1 e Fec_4), mantêm aproximadamente estável o valor absoluto das elasticidades do rácio G:T à fecundidade da 2ª classe de tamanho de cada geração (Fec_2 e Fec_5) e diminui em valor absoluto as elasticidades do rácio G:T à fecundidade da 3ª classe de tamanho de cada geração (Fec_3 e Fec_6).

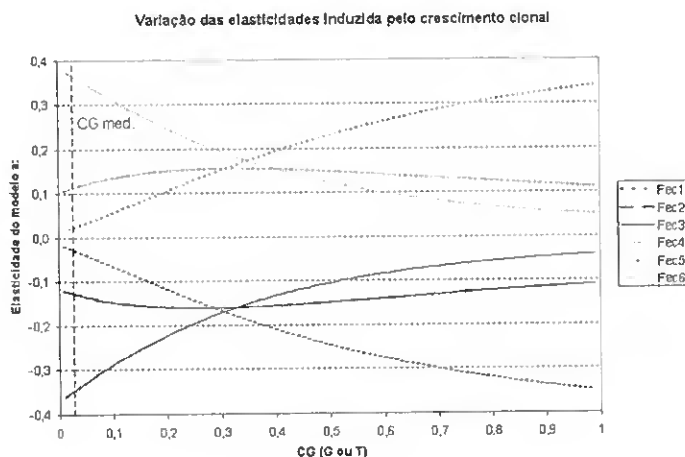


Figura 49 – Variação das elasticidades do rácio G:T às várias fecundidades, conforme a variação do crescimento clonal. CG med: valor médio do parâmetro secundário.

Também aqui foi verificado que a variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros não-relacionados com a fertilidade é praticamente na sua totalidade justificada pela variação de Q_3 . Enquanto Q_1 e Q_2 variam, em valor absoluto, aproximadamente entre 0 e 5, Q_3 pode variar, em valor absoluto, entre 0 e ∞ .

Tal como para a permanência e para a quebra, o aumento do crescimento clonal aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme pode ser observado na fig.50.

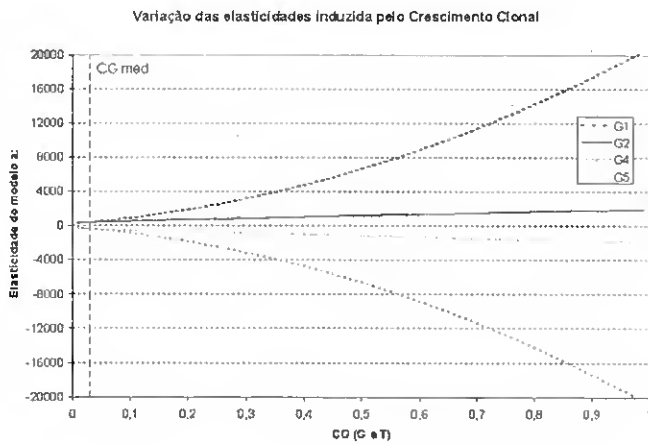


Figura 50 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento, conforme a variação do crescimento clonal. CG med: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento do crescimento clonal aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência nas 1ª e 2ª classes de tamanho de cada geração (St_1 , St_2 , St_4 e St_5) e diminui muito ligeiramente, em valor absoluto, as elasticidades do rácio G:T à permanência na 3ª classe de tamanho de cada geração (St_3 e St_6), conforme pode ser observado na fig.51.

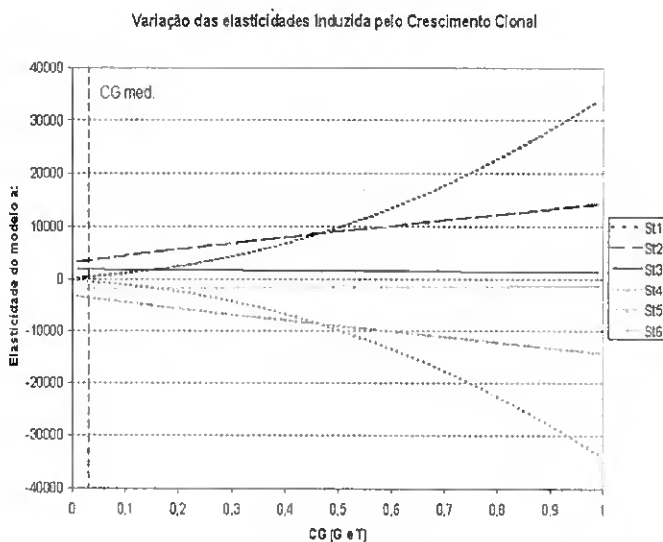


Figura 51 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a permanência, conforme a variação do crescimento clonal. CG med: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento do crescimento clonal aumenta exponencialmente as elasticidades absolutas do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra da 2ª classe de tamanho de cada geração (B_{12} e B_{45}) e diminui em valor absoluto as elasticidades do rácio G:T à quebra da 3ª classe de tamanho de cada geração (B_{13} , B_{23} , B_{46} e B_{56}), conforme pode ser observado na figura 52.

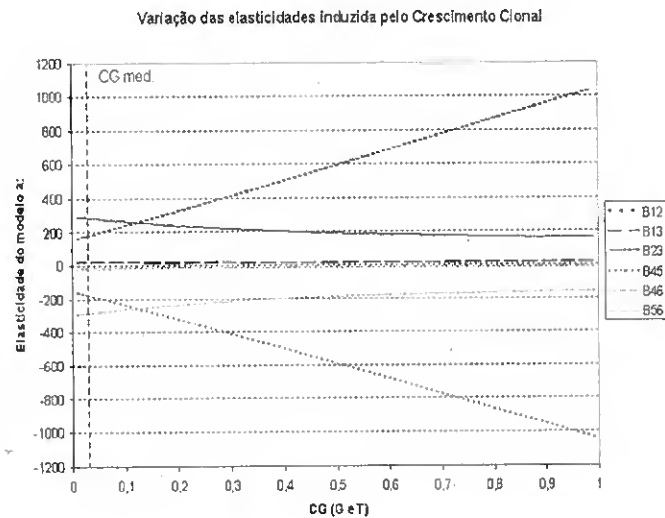


Figura 52 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com a quebra, conforme a variação do crescimento clonal. CG med: valor médio do parâmetro secundário.

O aumento do crescimento clonal aumenta exponencialmente o valor absoluto das elasticidades do rácio G:T ao próprio crescimento clonal, conforme pode ser observado na figura 53. Quando CG é igual a 0 a elasticidade aos vários parâmetros relacionados com CG é também igual a 0.

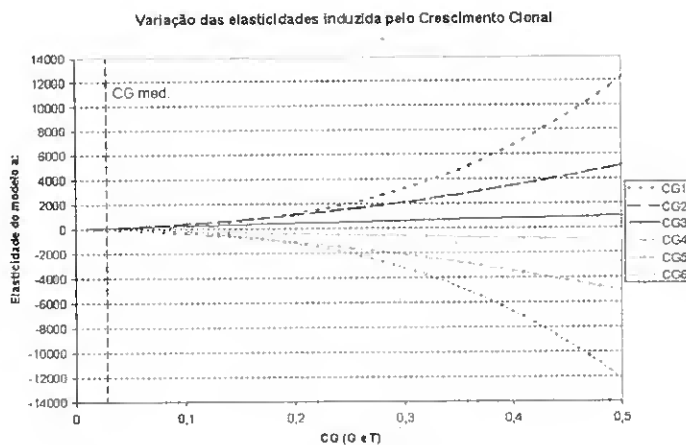


Figura 53 - Variação das elasticidades do rácio G:T aos parâmetros relacionados com o crescimento clonal, conforme a variação do próprio crescimento clonal. CG med: valor médio do parâmetro secundário.

