

Módulo 5

A Life Table

Nos módulos sobre crescimento exponencial (módulo 2) e crescimento com autoregulação (módulo 13), examinou-se a população sem distinguir grupos de idade ou de estádios de desenvolvimento ou, o que é equivalente, agiu-se como se a população tivesse uma distribuição etária estável (módulo 6). Evitou-se discutir as consequências para o crescimento populacional de haver grupos etários capazes de se reproduzirem melhor que outros e de haver idades com menor sobrevivência que outras. O conhecimento da relação entre as idades e a sobrevivência e fertilidade, permite compreender quais os grupos são mais influentes para o futuro da população. Se se pretender ajudar um biólogo a garantir a sobrevivência a longo prazo de uma população de aves com interesse cinegético, por exemplo, que recomendações se deve dar ? será mais eficaz proteger os adultos na época de reprodução facilitando a construção e defesa dos ninhos ? defender os ovos e os recém-nascidos dos predadores ? investir na sobrevivência dos juvenis e dos adultos através da regulamentação da caça ? para encarar estas questões necessitamos de instrumentos que permitam calcular a taxa de incremento da população a partir do seu ciclo de vida e projectar o seu futuro a partir de diferentes cenários de protecção da população. Neste módulo dá-se o primeiro passo na organização das taxas vitais da população por idade e introduz-se a sua utilização prática para avaliar o estado da própria população.

As ideias subjacentes às técnicas deste módulo foram desenvolvidas pelas companhias de seguros e usadas desde o século 19 em populações humanas. Os actuários precisam de calcular o risco que correm ao aceitar fazer um seguro de vida a um cliente. As life tables foram aperfeiçoadas para calcular probabilidade de, por exemplo, um homem de 50 anos que vive em meio urbano viver mais 20 anos, e a anuidade do seguro foi estabelecida de acordo com esta probabilidade. Os francófonos chamam por isso a estas tabelas “tables de mortalité”, mas eu prefiro o termo life table porque é menos tétrico. Estas técnicas foram facilmente adaptadas a populações animais e usadas com fins mais nobres do que calcular a anuidade do seguro. Curiosamente, a sua aplicação a populações vegetais viria a revelar-se difícil. Em plantas, as taxas de crescimento individual, reprodução e sobrevivência, não estão tão associadas à idade como nos animais, sendo altamente dependentes do meio ambiente e bastante mais variáveis. A “plasticidade fenotípica” das plantas pode ser demonstrada fazendo crescer clones geneticamente idênticos em ambientes diferentes. Para situações de grande plasticidade no crescimento, a solução recomendada consiste em subdividir o ciclo de vida em estádios de desenvolvimento, por oposição a idades, um assunto que será objecto do módulo 10.

5.1 O que é a Life Table

A life table (LT) é uma tabela em que se organizam as principais taxas vitais, fertilidade e sobrevivência, de grupos de indivíduos que têm em comum certos atributos. Em ecologia, o mais comum é esses atributos serem as idades, embora possam ser estádios do ciclo de vida, certas condições fisiológicas etc.. Tradicionalmente, a única taxa vital presente na LT é a sobrevivência por idade, medida por S_x e l_x . Talvez não seja alheio a isso o facto de as LT's terem sido desenvolvidas pelos demógrafos humanos, sendo utilizadas pelas companhias de seguros (no chamado cálculo atuarial), as quais têm um interesse muito especial em saber qual é a esperança de vida dos seus clientes. Alguns demógrafos, contudo, também incluem a fertilidade na LT, por razões que em breve se tornarão claras. De facto, a LT é um instrumento útil de projecção do futuro da população, e o futuro depende não só da sobrevivência dos indivíduos mas também da forma como eles se reproduzem.

Grande parte da informação presente na LT já foi apresentada. Trata-se do vector com o número de indivíduos de uma coorte, N_x , organizados em idades discretas, x , e das medidas de sobrevivência ou mortalidade que podem ser calculadas a partir de N_x (Tabela 5.1). A primeira decisão a tomar antes de fazer uma LT diz respeito aos intervalos de idade, Δx , entre os quais a coorte é recenseada. Esta decisão está evidentemente condicionada pela nossa capacidade de seguir a vida da coorte e estimar os sucessivos N_x . Para animais que se reproduzam uma vez por ano e que vivem durante vários anos, os intervalos são em geral de 1 ano, embora possam chegar a ser de 1 mês para pequenos roedores que se reproduzem várias vezes ao ano ou para espécies que vivem 1 ou 2 anos apenas. Para populações humanas e para árvores é costume adoptar intervalos de 5 anos.

A Tabela 5.1 é uma LT para uma espécie de pardais da British Colombia em que a unidade de tempo escolhida para recensear a população foi o ano. Embora as suas colunas já sejam familiares, a tabela serve para exemplificar a organização dos cálculos. Na tabela usei valores reais da abundância da população na coluna N_x , mas é muito frequente os demógrafos iniciarem esta coluna com um valor padrão a que gostam de chamar 'radix' da tabela, como por exemplo 1000 ou 10^5 , convertendo todos os valores de N a esta referência, o que não afecta os valores das outras colunas, à excepção de D_x . A única estatística habitualmente incluída na LT e que está ausente da Tabela 5.1, é a esperança média de vida, mas de momento não precisamos de nos preocupar com ela.

Tabela 5.1 Life table de pardais da British Colombia (adaptado de Krebs 1994)

| Idade x | Núm animais vivos no início da idade x N_x | Taxa de sobrevivência da idade x S_x | Taxa de sobrevivência até início de x l_x | Núm de mortos entre x e x+1 D_x | Taxa de mortalidade q_x |
|-------------------|--|--|---|--|--|
| 0 | 115 | 0.22 | 1 | 90 | 0.78 |
| 1 | 25 | 0.76 | 0.217 | 6 | 0.24 |
| 2 | 19 | 0.63 | 0.165 | 7 | 0.37 |
| 3 | 12 | 0.17 | 0.104 | 10 | 0.83 |
| 4 | 2 | 0.50 | 0.017 | 1 | 0.5 |
| 5 | 1 | 0.00 | 0.009 | 1 | 1 |
| 6 | 0 | - | 0 | - | - |

Exercício Confirmar os valores das colunas l_x , D_x e q_x da tabela, a partir de N_x , recordando as equações do Módulo 4.

A LT da Tabela 5.1 mostra que pouco mais de 20% dos pardais sobrevive até atingir 1 ano de idade (coluna l_x) e quase todos os sobreviventes morrem nos 3 anos seguintes. A probabilidade de morrer é especialmente alta nos recém-nascidos e na idade 3 (coluna q_x), onde 83% dos pardais vivos morre.

Todas as colunas da LT são calculáveis a partir da coluna N_x . As estimativas da abundância da coorte ao longo da sua vida são, portanto, um assunto crucial para a construção da LT e para toda a panóplia de cálculos que faremos a partir dela. Na prática, o biólogo concentrará a maior parte dos seus recursos experimentais na estimação de N_x , facto que não é demais enfatizar, e deverá ter em atenção os aspectos estatísticos relacionados com a incerteza decorrente de, na maior parte dos casos, N_x resultar de uma estimação e não de um recenseamento completo da população com x anos de idade.

A literatura mais especializada faz uma distinção entre dois tipos de LT. A LT com *decrementos simples* e a LT com *decrementos múltiplos* (do inglês "single decrement" e "multiple decrement", respectivamente). O primeiro tipo não discrimina as várias causas de morte, reunindo-as todas numa causa só. É o caso da Tabela 5.1, em que se diz que houve 90 mortes no intervalo que corresponde à idade 0, mas não se discrimina as várias causas de morte. Na LT com decrementos múltiplos, estas mortes seriam desagregadas em causas independentes (e.g. doença, predação, acidentes físicos) e seriam calculadas taxas de mortalidade discriminadas por causa de morte. Uma LT com decrementos múltiplos requer portanto informação muito detalhada de que o ecologista raramente dispõe, razão pela qual não abordo o assunto. Com os decrementos múltiplos, contudo, é possível estimar as consequências para a população da eliminação de certas causas particulares de morte, razão por que o assunto é tratado com muito interesse em demografia humana. Os leitores interessados têm uma introdução acessível à LT com decrementos múltiplos em Carey (1993).

5.2 Fertilidade, taxa líquida de reprodução e tempo de geração

Na ausência de migração, só há duas causas de variação da densidade de uma população: as mortes e os nascimentos. Se a densidade da população for quantificada em termos de biomassa, há que ter em atenção ainda a taxa de crescimento em peso de cada indivíduo; na LT, porém, limitamo-nos a trabalhar com número de indivíduos e por isso vou-me ocupar agora apenas dos nascimentos. No Módulo 2, vimos já como estimar a taxa de natalidade da população. O número de nascimentos por fêmea por ano, ou o número de nascimentos por 1000 indivíduos por ano são exemplos de formas frequentes de expressar a taxa de natalidade. Na LT, os nascimentos são representados por uma função da idade, em geral representada por m_x . Esta tem sido designada por "função maternidade", "taxa de fertilidade", ou "taxa de fecundidade". O termo fecundidade é mais usado para espécies que põem ovos ou para designar o potencial reprodutivo, enquanto fertilidade tem sido usado para metazoários que não se reproduzem por ovos e é esse o termo que vou usar para m_x .

Vou definir a **fertilidade** da idade x , simbolicamente m_x , como sendo o número médio de fêmeas-filhas produzidas por uma fêmea da idade x , enquanto a fêmea está na dita idade x . Distingue-se de fecundidade por esta representar o potencial máximo de produção de descendentes.

Há três reparos a fazer à definição de fertilidade. O primeiro tem a ver com a restrição às fêmeas. A maioria dos demógrafos opta por esta via, para evitar dificuldades decorrentes de (i) os pais poderem ter idades diferentes, colocando-se então o problema de saber a que idade parental se deve atribuir um determinado nascimento e (ii) em muitas populações haver impossibilidade de determinar a idade do macho parental. A definição dada acima evita estes problemas, restringindo a análise à população de fêmeas.

O segundo reparo é que a definição usada obriga a um pressuposto. Quando são feitas projecções do futuro da população usando m_x , assume-se que existem machos na população em proporção e idade adequada para as fêmeas expressarem a fertilidade média que está a ser usada. Este pressuposto não é em geral problemático, excepto quando há oscilações muito pronunciadas no sex-ratio ou quando uma fêmea requer a presença de vários machos para haver reprodução. As projecções referidas são feitas apenas em termos de número de fêmeas. A extrapolação dos cálculos para toda a população obriga, evidentemente, ao conhecimento do sex-ratio, o que também não costuma ser problemático.

O terceiro reparo tem a ver com a dicotomia histórica que existe entre os biólogos aquáticos e os que trabalham com populações terrestres. A forma de expressar a fertilidade usada pelos demógrafos pode, em principio, ser aplicada a qualquer tipo de população. Contudo, na prática existe uma distinção fundamental a fazer entre as populações com reprodução externa e as populações com reprodução interna. Nas populações com reprodução externa, entre as quais se contam a maioria das populações aquáticas, as variações da abundância da população são principalmente devidas a flutuações muito drásticas no número de ovos e larvas sobreviventes que entram na população. Dum modo geral, a nossa capacidade de previsão destas flutuações tem sido praticamente nula. Numa situação típica, os adultos reprodutores originam um número elevadíssimo de ovos e larvas, do qual apenas uma proporção muito pequena sobrevive para chegar ao estado adulto. A taxa de sobrevivência está altamente dependente de factores abióticos e bióticos incontroláveis e imprevisíveis. Nestas populações, as tentativas de quantificação da taxa de fertilidade nos termos acima definidos conduzem, em geral, a uma estimativa com um intervalo de confiança tão grande que o conhecimento do número de adultos reprodutores é quase inútil para prever o número de jovens a que estes adultos vão dar origem.

Em populações com reprodução interna, pelo contrário, é em geral possível determinar m_x com uma precisão suficiente para que esta seja útil nas projecções do futuro da população. A relação entre a abundância da população parental e o número de recém-nascidos que esta origina é muito mais fiável do que nas populações com reprodução externa. Não admira, portanto, que exista uma dicotomia histórica entre os ecologistas terrestres e os ecologistas ligados às populações aquáticas (McIntosh 1985, Kingsland 1995). Não só a prática de amostragem dos dois tipos de populações tem características muito diferentes, como também a metodologia matemática utilizada para estudar a sua dinâmica é diferente, podendo mesmo falar-se em passado histórico e em escolas de pensamento quase independentes. A teoria demográfica clássica é feita essencialmente a pensar nas populações com reprodução interna e está muito dependente de m_x . É uma teoria terrestre. Os chamados métodos

de avaliação de recursos marinhos, pelo contrário, foram desenvolvidos para reprodutores externos e nestes a modelação matemática é feita em geral de forma independente da quantificação de m_x .

A Tabela 5.2 combina a estatística l_x de uma LT clássica com o vector de fertilidade por idade do escaravelho *Phyllopertha horticola*, em que as fêmeas se reproduzem pela primeira vez a partir da 51ª semana de vida (coluna m_x), sendo a probabilidade média de chegar a esta idade $l_{51} = 0.42$. A tabela indica que, em média, cada fêmea tem uma filha durante a 51ª semana, 6.9 filhas durante a 52ª semana etc.. Uma fêmea pode viver ao longo de várias idades (com probabilidades definidas por l_x) e reproduzir-se várias vezes, gerando uma média de m_x descendentes femininos em cada idade. Se a

Tabela 5.2 Sobrevivência (l_x) e fertilidade (m_x) do escaravelho *Phyllopertha horticola*, ao longo de idades em que a unidade de medida é a semana. A taxa líquida de reprodução deste animal é $R_0=2.94$.

| x (semanas) | l_x | m_x | $l_x m_x$ |
|----------------|-------|-------|-------------------------|
| 0 | 1 | 0 | 0 |
| 49 | 0.46 | 0 | 0 |
| 50 | 0.45 | 0 | 0 |
| 51 | 0.42 | 1 | 0.42 |
| 52 | 0.31 | 6.9 | 2.13 |
| 53 | 0.05 | 7.5 | 0.38 |
| 54 | 0.01 | 0.9 | 0.01 |
| | | | $\Sigma l_x m_x = 2.94$ |

taxa de sobrevivência fôsse sempre de 100%, m_x era o número médio de descendentes-fêmea que uma fêmea recém-nascida viria a ter na classe de idade x . Contudo, há que ponderar os valores de m_x pela probabilidade da fêmea chegar à idade x . Para uma dada classe de idade, o produto $l_x m_x$ é o número de fêmeas que, em média, se espera que uma fêmea recém-nascida venha a produzir entre x e $x+1$. A soma de todos estes produtos será, obviamente, o número total de descendentes que, em média, a fêmea produz ao longo de toda a sua vida. Esta quantidade costuma ser designada por **taxa líquida de reprodução**, simbolicamente R_0 :

$$R_0 = \Sigma l_x m_x = \text{número médio de fêmeas que uma fêmea produz durante a sua vida} \quad [5.1]$$

sendo o somatório para todas as idades na LT. Note-se que o mesmo R_0 pode ser obtido com uma espécie em que a sobrevivência das fêmeas é muito baixa e os valores de m_x muito altos, como em muitas espécies de curta longevidade, ou o oposto, como na espécie humana.

R_0 é a contribuição média para a população, em termos de descendentes, de uma fêmea. Se $R_0 = 1$, a população de fêmeas não aumenta nem diminui, substitui-se a ela própria com exactidão. No exemplo do escaravelho acima, $R_0 > 1$ e, portanto, a população de fêmeas está a crescer. Se $R_0 < 1$ a população decresce. Curiosamente, no Módulo 2 havíamos já tropeçado numa quantidade com características parecidas a que chamámos taxa finita de incremento, definida pelas equações [2.8] e [2.9].

Exercício Que diferenças existem entre R_0 e λ ? (não vale ler as linhas que se seguem antes de responder).

Para além da distinção menos interessante, que consiste em R_0 se aplicar só a fêmeas por razões já explicadas, a diferença essencial entre R_0 e λ tem a ver com o intervalo de tempo a que as duas taxas se referem. Enquanto λ se refere a um intervalo arbitrário, Δx , que separa os instantes em que a população é recenseada, R_0 aplica-se a um intervalo muito especial que combina longevidade com capacidade para deixar descendentes. É o tempo de uma **geração** (T), que se define como o *período de tempo que, em média, decorre entre o nascimento dos pais e o nascimento dos filhos que esses pais originam*. Isto é evidentemente uma aproximação, pois os filhos vão nascendo ao longo duma série de idades dos pais e não de repente. Mais tarde discutiremos a dificuldade prática em calcular matematicamente T .

Como vimos atrás, R_0 indica a contribuição média de uma fêmea, em descendentes, para a população. Se no início de uma dada geração, t , tivermos N_t fêmeas, então o produto $N_t R_0$ é o número de fêmeas que teremos em média ao fim de uma geração. Este número, $N_t R_0$, inicia a nova geração de fêmeas N_{t+1} :

$$N_{t+1} = N_t R_0 \quad \text{donde,} \quad R_0 = N_{t+1}/N_t \quad [5.2]$$

R_0 é o factor multiplicativo para calcular o número de indivíduos de geração para geração. Esta interpretação de R_0 é rigorosa em espécies em que os pais morrem logo após a reprodução, mas é apenas aproximativa em espécies em que os pais sobrevivem ao ponto de poder haver avós e netos presentes em simultâneo. Nestes casos, é difícil definir T matematicamente, por isso vou para já adiar este assunto para mais tarde. O importante aqui é notar que R_0 , tal como λ , determina se a população vai crescer ou não.

Termino esta secção com uma nota de precaução sobre a prática de LT's. Embora a LT possa ser construída começando em qualquer idade (tomada como $x=0$), é necessário que os valores de m_x usados sejam consistentes com a idade inicial da LT. Por exemplo, se a LT de uma ave é iniciada com N_0 =número de filhotes no ninho, então m_x não pode ser número de ovos-fêmea postos por fêmea - também tem de ser número de filhotes-fêmea no ninho por fêmea adulta. Ou seja, a idade a que N_0 se refere deve ser a mesma dos descendentes a que m_x se refere. Sempre que N_0 se referir a um estágio mais avançado no ciclo de vida do que aquele a que m_x se refere, os valores de m_x têm de ser multiplicados pela probabilidade de sobreviver até ao estágio de N_0 .

5.3 Da teoria à prática: Life Tables horizontais, verticais ... e intermédias

Só faz sentido biológico falar em evolução do número de indivíduos e respectivas taxas de sobrevivência, quando se está a pensar numa coorte. Idealmente, uma LT deve portanto ser construída sempre a partir de uma coorte. Contudo, não é raro encontrar literatura que se refere à LT de uma *população*. Esta aparente confusão resulta do facto de ecologistas e demógrafos humanos, por vezes, extrapolarem a teoria da coorte para a população (sem que necessariamente o digam). Esta extrapolação tem o forte pressuposto de que a população está *estacionária* (Módulo 6). Só nessa situação é que os números de indivíduos por idade, N_x , ao longo da vida da coorte, são exactamente

iguais aos números de indivíduos por idade na população em qualquer ano do calendário. Há portanto duas formas de reunir os dados necessários para construir uma LT. Uma, correcta, consiste em seguir a vida duma coorte, a outra consiste em estimar a estrutura etária da população e usá-la como se de uma coorte se tratasse. Esta última é, em geral, justificada mais por razões de ordem prática do que por evidência factual de que a população esteja estacionária.

A forma mais correcta de proceder consiste em seguir o destino dum conjunto de indivíduos pertencentes à mesma coorte ao longo da sua vida, registando periódicamente o número de sobreviventes do grupo e calculando as colunas da LT a partir deles. Uma LT construída desta forma é designada por **LT horizontal** ou **LT da coorte**. A construção da LT horizontal implica sempre ter capacidade para monitorizar a população durante um período de tempo mais ou menos longo. O destino dos indivíduos tem de ser seguido, apesar das múltiplas causas de mortalidade que os afectam, da migração e da mistura com indivíduos de outras coortes. Na prática, isto é em geral exequível com plantas e com animais sésseis, mas é muito mais difícil com a grande maioria das populações selvagens de animais. Embora a LT horizontal calcule rigorosamente taxas de sobrevivência por idade, tem um inconveniente importante. É altamente específica de uma coorte e pode não ser facilmente generalizável. Cada coorte pode ter um vector de sobrevivência diferente e específico das condições ambientais que encontrou desde a nascença.

A alternativa imperfeita, mas em geral muito mais fácil, consiste em estimar a estrutura etária da população. A população é amostrada ou recenseada, as idades dos indivíduos são lidas a partir, por exemplo, de anéis de crescimento em peças duras (otólitos, chifres, dentes, escamas, vértebras, troncos etc.), são estimadas as proporções de indivíduos em cada idade, c_x , o número de indivíduos em cada idade é estimado por $N_x = c_x N^*$ (N^* é uma estimativa da abundância total) e a partir daí é construída a LT vertical. Pode-se também estimar o número de mortes por idade ocorrido no período tomado para unidade de tempo (em geral o ano). Todas as colunas da LT são construídas a partir destes dados. Uma LT construída desta forma designa-se por **LT vertical** ou **LT estática**. Se se dispuser apenas do número de indivíduos, as taxas de sobrevivência são calculadas por $S_x = N_{x+1}/N_x$, como habitualmente. Se se dispuser também dos mortos por idade, pode-se usar $S_x = (N_x - D_x)/N_x$. Raramente existem fundamentos sólidos para se assumir estacionaridade da população (Módulo 6). Mesmo assim, este tipo de LT pode fornecer uma ideia grosseira das taxas de sobrevivência por idade e, frequentemente, os ecologistas argumentam que mais vale ter uma LT vertical do que nada, dada a dificuldade em construir a LT horizontal. A Figura 5.1 ilustra contudo o tipo de erros que se podem cometer.

Se o procedimento conducente à LT vertical fôr repetido todos os anos, a partir de certa altura, pode-se evidentemente construir a LT horizontal, pelo menos para as coortes mais recentes. Ao fim de alguns anos de monitorização da população, torna-se possível comparar as sucessivas LT's verticais com as LT's horizontais. Este procedimento tem sido prática comum com populações de grande interesse comercial (caça e pesca) e com populações protegidas em reservas naturais. O ecologista adquire assim um instrumento de avaliação da *variabilidade* do recrutamento e das taxas de sobrevivência de cada idade ao longo dos anos do calendário, que lhe confere, ou não, confiança para projectar o futuro da população, com base no recrutamento e nos valores de S_x mais recentes.

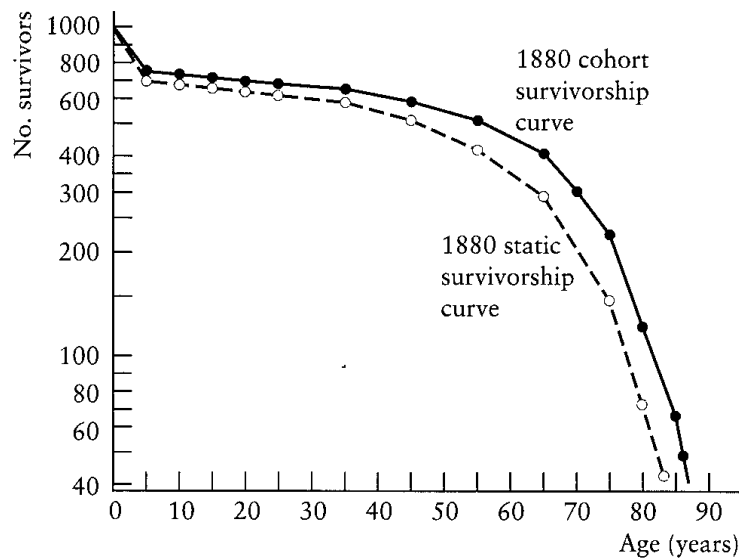


Figura 5.1 A LT vertical pode induzir em erro. Foi feita uma LT vertical da população de Inglaterra e Gales com dados da estrutura etária da população em 1880, tendo-se construído a curva de sobrevivência que está a *tracejado*. Entretanto, foi possível seguir uma amostra representativa de indivíduos da coorte de 1880, tendo-se feito mais tarde uma LT horizontal, a partir da qual se fez a curva de sobrevivência a *cheio* na figura. Os avanços da medicina e das condições sanitárias explica o aumento das taxas de sobrevivência observado na LT horizontal. As pessoas nascidas em 1880 tiveram sobrevivências superiores às que se tinham observado até aí. Previsões sobre a evolução da população feitas com base na LT vertical em 1880 teriam subestimado seriamente a população de Inglaterra+Gales nos anos seguintes. (Fonte: Krebs 1994)

Ainda no que respeita à construção da LT, existe um procedimento intermédio entre a construção horizontal e a vertical. Consiste em estimar taxas de sobrevivência por idade em dois anos do calendário consecutivos, usando para isso todas as coortes presentes na população. A Figura 5.2 ilustra o procedimento. Cada taxa de sobrevivência é calculada trabalhando horizontalmente dentro de uma coorte, o que é correcto, porém, como é usada uma coorte para cada idade, o resultado final é um conjunto de sobrevivências calculadas a partir de outras tantas coortes. O INE, por exemplo, utiliza a mesma filosofia para construir a LT da população portuguesa (INE 2007). Os pormenores técnicos do cálculo, no caso da população humana, é aproximativo e requer três anos consecutivos do calendário por se tratar de uma população de reprodutores contínuos, mas o princípio é o mesmo: calcular a sobrevivência dentro da coorte mas utilizando todas as coortes.

O principal inconveniente deste método é que as coortes podem ter atravessado condições ambientais muito diferentes. Suponhamos, por exemplo, que os recém-nascidos em 2009 foram confrontados com um Inverno particularmente frio, com escassez de alimento e elevada mortalidade. O estado nutricional dos jovens sobreviventes pode também influenciar a sua sobrevivência em anos subsequentes. Suponhamos que o mesmo não aconteceu com a coorte de 2008, em que os recém-nascidos atravessaram um Inverno normal. Ao juntar na mesma LT S_0 da coorte de 2009 com S_1 de 2008, está-se a combinar sobrevivências influenciadas por factores ambientais diferentes. O problema em geral é negligível em populações humanas de países desenvolvidos, numa gama de idades limitada, mas em populações não-humanas pode gerar uma LT que não representa bem nenhuma coorte em particular.

| Idades | 2009 | 2010 | S_x |
|--------|------|------|-------|
| 0 | 900 | 1100 | 0,72 |
| 1 | 800 | 650 | 0,66 |
| 2 | 600 | 525 | 0,71 |
| 3 | 450 | 425 | 0,56 |
| 4 | 300 | 250 | 0,60 |
| 5 | 150 | 180 | 0,00 |

Figura 5.2. A estrutura etária da população em 2009 e 2010 é usada para estimar as taxas de sobrevivência por idade, S_x . Todos os S_x são calculados horizontalmente (por coorte), mas o vector final dos $[S_x]$ é obtido a partir de todas as coortes.

5.4 Esperança média de vida, longevidade e valor reprodutivo

Há duas estatísticas que são habitualmente calculadas a partir da LT e que ainda não apresentei. A sua importância teórica e prática é contudo grande. Uma é a esperança média de vida e a outra é o valor reprodutivo.

Qual é o tempo médio de vida que um indivíduo com x anos de idade ainda espera viver? A resposta a esta pergunta é dada pela **esperança média de vida** da idade x , simbolicamente e_x , por definição o *número de unidades de tempo que ainda vai viver, em média, um indivíduo que chega à idade x* . Antes de fazer contas, vou tentar dar uma ideia intuitiva de como calcular e_x . Considere-se N_x , o número de indivíduos na *coorte* no início da idade x . Ao que será igual a soma de todos os indivíduos que haverá na coorte, em média, em todas as idades que sejam $\geq x$? Vou chamar T_x a esse número,

$$T_x = N_{xm} + N_{x+1m} + N_{x+2m} + N_{x+3m} + \dots$$

Sendo N_{xm} o número médio de indivíduos com x anos. T_x depende do tempo que viver cada um dos N_x indivíduos que iniciam a idade x . Se cada um deles viver *em média* e_x anos (assumindo que a unidade de tempo é o ano), a dita soma será $T_x = N_x e_x$ indivíduos. Esta quantidade, e_x , é a esperança média de vida da idade x e, uma vez conhecido N_x , pode ser calculada se obtivermos T_x .

Tabela 5.3. A Tab. 5.1 com colunas adicionais, necessárias para calcular a esperança média de vida, e_x . L_x é a média aritmética entre N_x e N_{x+1} ; T_x é a soma cumulada de L_x para idades $\geq x$.

| x | N_x | S_x | l_x | D_x | L_x | T_x | e_x |
|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 0 | 115 | 0.22 | 1 | 90 | 70.0 | 116.5 | 1.01 |
| 1 | 25 | 0.76 | 0.217 | 6 | 22.0 | 46.5 | 1.86 |
| 2 | 19 | 0.63 | 0.165 | 7 | 15.5 | 24.5 | 1.29 |
| 3 | 12 | 0.17 | 0.104 | 10 | 7.0 | 9.0 | 0.75 |
| 4 | 2 | 0.50 | 0.017 | 1 | 1.5 | 2.0 | 1.00 |
| 5 | 1 | 0.00 | 0.009 | 1 | 0.5 | 0.5 | 0.50 |
| 6 | 0 | - | 0 | - | 0.0 | 0.0 | 0.00 |

A Tabela 5.3 acrescenta à nossa anterior Tab. 5.1 as colunas necessárias para calcular e_x . A coluna L_x é o número médio de indivíduos que estão na coorte entre duas idades consecutivas, x e $x+\Delta x$. Vimos já que existe uma forma mais adequada para calcular N_{xm} , porém, é tradicional que na LT os autores usem a simplicidade da média aritmética $L_x=(N_x+N_{x+\Delta x})/2$, o que não será mau, desde que Δx seja pequeno. Assim, usando a aproximação $L_x \approx N_{xm}$, a coluna T_x é o número médio de indivíduos que estão na coorte com idade x e mais velhos que x ,

$$T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots$$

Finalmente, a esperança média de vida, dada por,

$$e_x = T_x / N_x$$

é o número médio de unidades de tempo que ainda vai viver um indivíduo que esteja vivo em x .

Um caso particular da esperança média de vida é a esperança média de vida à *nascença*, isto é e_0 . É vulgarmente chamada **longevidade** média da população. Representa o tempo que, em média, um recém-nascido espera viver. Os pardais da Tab. 5.3, por exemplo, têm uma longevidade de $e_0=1.01$ anos. Note-se, contudo, que se ultrapassarem o primeiro ano de vida (=idade 0), a sua esperança de vida sobe para 1.86 anos, uma vez que acabam de ultrapassar a fase da vida em que a mortalidade é maior. Nas populações humanas, é habitual e_x ser calculada por sexo e por grupo etário. Em Portugal, por exemplo, estima-se $e_0 \approx 72$ para os homens e $e_0 \approx 79$ para as mulheres (Tabela 5.4). Note-se, finalmente, que e_x pode ser interpretado também como uma forma de calcular a *idade média com que morre um indivíduo*. Um indivíduo com x anos de idade, em média, morre aos $x+e_x$ anos.

Tabela 5.4 Esperança média de vida da população portuguesa (H=Homens, M=Mulheres) por grupo etário. A longevidade média, e_0 , é 71.68 nos homens e 78.83 nas mulheres. A fonte destes dados (INE, 1998) não dá detalhes sobre o cálculo de e_x , mas o facto da tabela original dizer que esta respeita ao período 1997/98, sugere que foi construída a partir de uma LT vertical e não a partir de uma coorte. Não é indicado também se e_x se aplica ao início ou ao ponto médio dos intervalos de idade apresentados na tabela.

| Grupos Etários | H+M | H | M |
|-----------------------|--------------|--------------|--------------|
| 0 | 75.25 | 71.68 | 78.83 |
| 1-4 | 74.74 | 71.17 | 78.28 |
| 5-9 | 70.89 | 67.33 | 74.43 |
| 10-14 | 65.99 | 62.43 | 69.52 |
| 15-19 | 61.10 | 57.56 | 64.60 |
| 20-24 | 56.31 | 52.85 | 59.71 |
| 25-29 | 51.60 | 48.27 | 54.86 |
| 30-34 | 46.94 | 43.75 | 50.01 |
| 35-39 | 42.31 | 39.28 | 45.20 |
| 40-44 | 37.72 | 34.84 | 40.45 |
| 45-49 | 33.18 | 30.45 | 35.74 |
| 50-54 | 28.71 | 26.12 | 31.11 |
| 55-59 | 24.37 | 21.96 | 26.56 |
| 60-64 | 20.20 | 18.01 | 22.13 |
| 65-69 | 16.26 | 14.37 | 17.86 |
| 70-74 | 12.60 | 11.08 | 13.81 |
| 75-79 | 9.32 | 8.19 | 10.15 |
| 80-84 | 6.41 | 5.60 | 6.93 |
| 85 ou + | 4.14 | 3.61 | 4.42 |

ATENÇÃO – O Valor reprodutivo NÃO é normalmente leccionado nem vem para testes ou exames

Chegamos agora ao conceito de valor reprodutivo da idade x , que vou representar por v_x para não destoar da literatura ecológica. Este conceito foi introduzido por R.A. Fisher (o mesmo da estatística) em 1930, enquanto conjecturava sobre a seguinte questão: Qual é a contribuição de um indivíduo com x anos de idade para as próximas gerações, entre o instante em que ele tem x anos e o instante em que morre? Fisher percebeu que esta questão era importante, porque a acção da selecção natural em cada momento do ciclo de vida deve ser proporcional à referida contribuição. Não admira portanto que v_x seja um conceito importante em ecologia evolutiva e no estudo de estratégias de vida (Pianka 1978, Roughgarden 1979, Yodzis 1989).

Valor reprodutivo, v_x , define-se como o *número de fêmeas que são produzidas neste momento pelas fêmeas de idade x e mais velhas que x , dividido pelo número de fêmeas que têm idade x neste momento*. Ou seja,

$$v_x = \frac{\text{Número fêmeas produzidas agora pelas fêmeas com idade } \geq x}{\text{Número de fêmeas com idade } x \text{ agora}} \quad [5.12a]$$

Quantas fêmeas há neste momento? Se a população está em DEE, o número de fêmeas na idade x do ano t é dado pela equação [6.5] (módulo 6), interpretando B_t como nascimentos só de fêmeas em t . Para ter o número de fêmeas descendentes destas na idade x , há que multiplicar por m_x . O número total de fêmeas descendentes das fêmeas com idade t (para todas as idades $t \geq x$) é o somatório,

$$\sum_{t=x}^L B_t e^{-rt} l_t m_t$$

O número de fêmeas com x anos é, ainda segundo [6.5], $B_t e^{-rx} l_x$. Logo,

$$v_x = \frac{\sum_{t=x}^L B_t e^{-rt} l_t m_t}{B_t e^{-rx} l_x} = \frac{\sum_{t=x}^L e^{-rt} l_t m_t}{e^{-rx} l_x} = \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{t=x}^L e^{-rt} l_t m_t \quad [5.12b]$$

Esta fórmula dá o valor reprodutivo, mas não é muito prática para cálculos numéricos. Mais adiante, dou um método mais expedito, para calcular v_x .

O valor reprodutivo das fêmeas recém-nascidas é sempre igual a 1,

$$v_0 = \frac{e^{r_0}}{l_0} \sum_{t=0}^L e^{-rt} l_t m_t = 1$$

uma vez que $e^{r_0}/l_0=1$ e o somatório é a própria equação de Lotka, ela também igual a 1 (ver módulo sobre estimação de parâmetros). Por essa razão, v_x é por vezes interpretado como sendo v_x/v_0 , o valor reprodutivo de uma fêmea de x anos, relativamente a uma fêmea recém-nascida. Tipicamente, o valor

reprodutivo é baixo ao nascer, reflectindo a probabilidade de um indivíduo poder morrer antes de se poder reproduzir. Depois v_x aumenta monotónicamente com a idade e atinge um pico por volta da idade de primeira maturação. Declina em seguida, devido ao abaixamento dos $l_x m_x$, e chega a $v_x=0$ nas idades pós-reprodutoras.

Podem-se dar outras definições de valor reprodutivo que, uma vez formuladas matematicamente, conduzem também a [5.12b]. Vou exemplificar algumas, a fim de ilustrar outras facetas do significado biológico de v_x . MacArthur e Wilson, num livro de 1967, dizem que “em termos biogeográficos, o v_x de um indivíduo com x anos, pode ser interpretado como o tamanho que terá uma colónia (num futuro remoto) fundada por um propágulo de x anos, dividido pelo tamanho de uma colónia simultaneamente fundada por um propágulo recém-nascido.” Esta definição indica que v_x mede o valor de um indivíduo como “semente” para o futuro crescimento populacional e sugere que o destino de um grupo colonizador depende da sua composição etária. Se fôr constituído por indivíduos em idade pós-reprodutiva ou com sobrevivência muito baixa no novo habitat (e.g. demasiado jovens), o grupo não sobrevive. Os colonizadores mais eficazes são os indivíduos com elevado v_x .

A definição de Roughgarden (1979) e Yodzis (1989) requer uma explicação prévia, mas tem a vantagem de definir a palavra “valor”. *Valor* de um indivíduo é a fracção da população que esse indivíduo representa. Por exemplo, o valor de um indivíduo numa população de $N_i=1000$ indivíduos é $1/1000$. Um indivíduo tem portanto um valor tanto mais alto quanto menor fôr a população onde ele está e vice-versa. Do mesmo modo, o valor dum filho é o inverso de N_i na altura em que o filho nasce. O valor de todas as filhas que uma fêmea vai ter, é a soma dos valores de cada uma delas $=1/N_1+1/N_2+\dots+1/N_i+\dots+1/N_n$ sendo n o total de filhas e N_i o tamanho da população na altura em que nasce a $i^{\text{ésima}}$ filha. (Na prática, a população é recenseada entre intervalos de tempo discretos, portanto, é mais realista pensar que N_i é o tamanho da população na primeira altura em que é recenseada após o $i^{\text{ésimo}}$ nascimento). Posto isto, outra definição possível para v_x , é o *valor total da descendência futura de um indivíduo, relativamente ao valor actual do próprio indivíduo*. Yodzis (1989) mostra que esta definição também conduz a [5.12b].

É possível demonstrar matematicamente que a selecção natural deve actuar por forma a maximizar o valor reprodutivo total da população (Schaffer 1974, Yodzis 1989). Este assunto foge já ao âmbito da demografia, mas não resisto a notar um corolário interessante destas definições. Trata-se da resposta à seguinte pergunta: *que efeito terá na abundância da população dos anos seguintes remover uma fêmea da população?* Evidentemente, o efeito depende da idade da fêmea. Será tanto maior quanto maior o v_x da fêmea. Um predador “prudente” deverá portanto procurar os grupos etários da população presa que têm menor v_x , obtendo assim proteína a troco dum mínimo de efeito negativo na taxa de crescimento da presa. Na verdade, muitos predadores (e parasitas) procuram presas que são muito novas, velhas, ou doentes, de baixo v_x . Não é certo se o fazem por esta razão, porque estas presas em geral requerem menos dispêndio de energia por parte do predador, ou se pelas duas razões.

Finalmente, o cálculo de v_x . Há uma forma muito fácil de efectuar os cálculos, mas para a aplicar vou ter primeiro de transformar [5.12b]. Os leitores que não queiram justificações podem saltar directamente para a equação [5.12c]. Vou relacionar o valor reprodutivo em duas idades consecutivas na LT: v_x e v_{x+1} . Tome-se para já [5.12b] e retire-se a primeira parcela do somatório para fora deste:

$$v_x = \frac{e^{rx}}{l_x} \left[e^{-rx} l_x m_x + \sum_{t=x+1}^L e^{-rt} l_t m_t \right] = m_x + \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{t=x+1}^L e^{-rt} l_t m_t$$

Esta equação decompõe o valor reprodutivo da idade x em m_x , a contribuição actual da idade x , e a contribuição das idades futuras ($x+1, x+2, \dots$), o chamado *valor reprodutivo residual*. Compare-se esta equação com o valor reprodutivo (eq 5.12b) escrito em termos da idade $x+1$:

$$v_{x+1} = \frac{e^{r(x+1)}}{l_{x+1}} \sum_{t=x+1}^L e^{-rt} l_t m_t$$

Fica claro que a relação entre v_x e v_{x+1} é então,

$$v_x = m_x + \frac{e^{rx}}{l_x} \frac{l_{x+1}}{e^{r(x+1)}} v_{x+1} = m_x + \frac{l_{x+1} v_{x+1}}{l_x e^{r[(x+1)-x]}}$$

finalmente, recordando [4.4],

$$v_x = m_x + S_x \frac{v_{x+1}}{e^{r[(x+1)-x]}} \quad [5.12c]$$

A razão para ter $[(x+1)-x]$ no expoente do denominador, em vez de simplesmente 1, justifica-se porque as classes de idade na LT podem não estar todas separadas pelo intervalo de tempo unitário. A idade $x+1$, nesta equação, devia escrever-se $x+\Delta x$. Só não o fiz para simplificar. Porém, se de facto $\Delta x=1$ para *todas* as classes da LT, então [5.12c] simplifica-se ainda mais:

$$v_x = m_x + S_x v_{x+1} e^{-r}$$

Os cálculos de v_x devem iniciar-se com a *última* idade da LT (designo-a por $x=L$) e prosseguir para as idades mais jovens. O valor reprodutivo da última idade é sempre igual a m_L , pois $S_L=0$. O retro-cálculo prossegue para v_{L-1} e assim sucessivamente até v_0 que é sempre igual a 1. Desta forma, dada uma LT, uma vez determinado r , o cálculo dos v_x é trivial e rápido.

Literatura Citada

Carey, J.R. 1993. *Applied Demography for Biologists*. Oxford Univ. Press, Oxford.

INE. 1998. *Estatísticas Demográficas*, Instituto Nacional de Estatística, Lisboa.

- INE 2007. *Tábuas Completas de Mortalidade para Portugal. Metodologia*. Departamento de Estatísticas Demográficas e Sociais. INE, Portugal.
- Kingsland SE. 2nd Ed. 1995. *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Krebs CJ. 1994. 4th Ed. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper Collins College Publ., NY.
- McIntosh RP. 1985. *The Background of Ecology. Concept and Theory*. Cambridge Univ Press, Cambridge.
- Pianka ER. 1978. 2nd Ed. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, NY.
- Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Pub., NY.
- Schaffer, WM. 1974. Selection for optimal life histories: The effects of age structure. *Ecology* **55**:291-303.
- Yodzis P. 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row Publ., NY.