

2.4. TABELE PRZEŻYWANIA

Jan KOZŁOWSKI

O zmianach liczebności populacji decydują następujące wskaźniki demograficzne: rozrodczość, śmiertelność, emigracja, imigracja. Populacje, w których migracje nie występują, nazywa się niekiedy zamkniętymi. Zmiany liczebności zależą wtedy od różnicy między rozrodczością i śmiertelnością. W zależności od wartości liczbowych wskaźników demograficznych kształtuje się struktura wiekowa populacji, czyli udział poszczególnych grup wiekowych. Zbadanie struktury wiekowej jest możliwe, jeżeli potrafimy określić wiek organizmów. U ryb wiek można oznaczyć na podstawie rocznych przyrostów łusek, u płazów i gadów — rocznych przyrostów kości na grubość, u ssaków na podstawie kolejności wyrzynania bądź starcia zębów, rocznych przyrostów dentyny lub cementu zębów widocznych na przekroju poprzecznym, stopnia zrośnięcia szwów czaszki, ciężaru soczewki ocznej, który zwiększa się w ciągu całego życia zwierzęcia itp. Ostatnio prowadzi się też badania nad biochemicznymi metodami oceny wieku zwierząt. Wiek drzew można ocenić na podstawie pierścieni przyrostów rocznych (por. rozdz. 2.5.3), a wiek niektórych bylin na podstawie budowy kłączy (por. rozdz. 2.8).

Śmiertelność ogromnej większości roślin i zwierząt jest zależna od wieku. Najbardziej rozpowszechnionym sposobem analizy śmiertelności jest konstruowanie tabel przeżywania. Tabele te wymyślono dla potrzeb towarzystw ubezpieczeniowych w celu przewidywania dalszego trwania życia w populacjach ludzkich. Do ekologii wprowadził je Deevey, (1947), który analizował śmiertelność owiec górskich w Parku Narodowym Mount McKinley na Alasce, na podstawie rogów martwych zwierząt (głównie zagryzionych przez wilki). Na rogach tych można policzyć pierścienie przyrostów rocznych, a więc stosunkowo łatwo określić liczbę zwierząt ginących w każdej klasie wieku.

Punktem wyjścia do konstruowania tabel przeżywania może być śledzenie stopniowego wymierania kohorty osobników*: znamy więc procentowy udział osobników dożywających konkretnego wieku. Tego typu dane można łatwo zebrać dla populacji, w których rejestrowane są urodzenia i zgony poszczególnych osobników, a więc np. dla populacji ludzkiej bądź też dla populacji doświadczalnej, w której zwie-

rzęta są znakowane. Innym sposobem zdobycia takich danych jest śledzenie zmian liczebności poszczególnych grup wiekowych. Osobniki będące w wieku n w roku t będą w wieku $n+1$ w roku $t+1$. Porównując zatem liczebność gupy $n+1$ w roku $t+1$ z liczebnością grupy wiekowej n w roku t można wyciągnąć wnioski o przeżywaniu. Badania takie przeprowadza się powszechnie np. dla populacji ryb.

Rozpatrzmy sposób konstruowania tabel przeżywania z danych opisanego typu. Dane te są zestawione w tabeli 2.4.1. W kolumnie 1 wypisano początek przedziałów wiekowych (x), w kolumnie 2 — kolejne przedziały wiekowe. Kolumna 3, oznaczona symbolem l'_x przedstawia liczbę osobników dożywających do początku klasy wiekowej x . Liczba

Tabela 2.4.1.

Przykładowa tabela przeżywania. Jako materiał wyjściowy służy liczba osobników dożywających do początku poszczególnych klas wiekowych.

x — numer klasy wieku, l'_x — liczba dożywających do początku klasy wieku x , według posiadanego materiału, l_x — liczba dożywających do początku danej klasy wieku, przekształcona tak, aby l wynosiło 100, d_x — liczba zwierząt umierających w klasie wieku x , q_x — wskaźnik śmiertelności (prawdopodobieństwo, iż osobnik, który dożył od początku klasy wieku, umrze w tej klasie), L_x , T_x — wartości pomocnicze, używane przy obliczaniu e_x , e_x — przewidywane dalsze trwanie życia.

x		l'_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
0	0—1	500	100	20	0,20	90	180	1,80
1	1—2	400	80	40	0,50	60	90	1,13
2	2—3	200	40	30	0,75	25	30	0,75
3	3—4	50	10	10	1,00	5	5	0,70
4	4—5	0	0	0	—	0	0	—

osobników nowo urodzonych, czyli w wieku 0, wynosi w naszym przykładzie 500 osobników, jeden rok przeżyło 400 z nich, dwa lata 200 itd. Żaden osobnik nie żył dłużej niż 4 lata ($l_4=0$). Kolumnę l'_x mnoży się zwykle przez taki czynnik, aby wyjściowa liczby osobników wynosiła 100 bądź 1000. W przykładowych danych czynnik ten wynosi 0.2. Tak przekształcone dane są zestawione w kolumnie 4 i oznaczonej jako l_x . Kolumna 5 oznaczona symbolem d_x zawiera liczbę zwierząt umierających w poszczególnych klasach wiekowych. Łatwo można ją wyliczyć z kolumny 4, na przykład: $d_0=l_0-l_1=100-80=20$, czyli liczba umierających w klasie wiekowej od 0 do 1 roku jest równa liczbie zwierząt urodzonych minus liczba zwierząt, które przeżyły rok. Wartości d_x nie mogą służyć jako miara śmiertelności, gdyż liczba zwierząt umierających w danej klasie jest zależna od liczby zwierząt, które dożyły do początku tej klasy. Można zatem wyliczyć wskaźnik śmiertelności q_x (kolumna 6) wg wzoru:

* Kohorta jest tu rozumiana jako grupa osobników równowiekowych

$$q_x = d_x / l_x$$

(1)

Wskaźnik ten oznacza prawdopodobieństwo, że osobnik, który dożył do początku klasy wiekowej x , umrze w tej klasie. Jeśli q_x pomnoży się potem przez 100 lub 1000, otrzymamy wskaźnik wyrażony w procentach lub promilach.

Ostatnia wreszcie kolumna (9), oznaczona symbolem e_x zawiera tak zwane przewidywane dalsze trwanie życia. Jest to przeciętny okres, jaki będzie jeszcze żył osobnik, który dożył do początku danej klasy wiekowej. Właśnie takie dane są najbardziej interesujące dla towarzystw ubezpieczeniowych, ale także ważne z ekologicznego punktu wi-

Tabela 2.4.2

Konstruowanie tabel przeżywania, gdy jako materiał wyjściowy służy liczba zwierząt, które umarły w poszczególnych klasach wiekowych. Dalszą, opuszczoną część tabeli konstruuje się analogicznie jak tabelę 2.4.1 d'_x — liczba zwierząt umierających w klasie wiekowej x . Pozostałe symbole jak w tabeli 2.4.1.

x	d'_x	l'_x
0	100	500
1	200	400
2	150	200
3	50	50
4	0	0

czenia. Dla obliczenia e_x dodaje się jeszcze do tabeli dwie pomocnicze kolumny, to jest L_x i T_x . Wartość L_x można wyliczyć ze wzoru:

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2 \quad (2)$$

Jest to zatem przybliżona liczba osobników dożywających do połowy klasy wiekowej. Wartości T_x otrzymamy, kumulując od dołu kolumnę 7, na przykład: $T_3 = L_4 + L_3$; $T_2 = L_4 + L_3 + L_2$. Wartości e_x wyliczamy ze wzoru *:

$$e_x = (T_x / l_x) a \quad (3)$$

gdzie: a — oznacza długość klasy wiekowej

Innym sposobem zdobywania informacji potrzebnych dla skonstruowania tabeli przeżywania jest określenie wieku zwierząt umierających. w poszczególnych grupach wiekowych (Tab. 2.4.2; d'_x), jesteśmy w sta-

* Uzasadnienie takiego sposobu wyliczenia e_x można znaleźć w podręcznikach demografii.

nie odtworzyć wyjściową liczbę zwierząt czyli l'_0 . Dalsze wartości l'_x obliczamy ze wzoru:

$$l'_x = l'_{x-1} - d'_{x-1} \quad (4)$$

gdyż liczba dożywających do początku pewnej klasy wiekowej jest równa liczbie dożywających do początku klasy poprzedniej, pomniejszonej o liczbę umierających w tej właśnie poprzedniej klasie. Następne kolumny tabeli przeżywania wylicza się w sposób opisany już wcześniej.

Drugi z opisanych powyżej sposobów konstruowania tabeli przeżywania, oparty na liczbie osobników umierających w poszczególnych klasach, daje prawidłowe wyniki tylko wtedy, gdy liczebność populacji nie zmienia się i gdy nie zmieniają się w czasie zależne od wieku wskaźniki śmiertelności. Jeśli oba te warunki są spełnione dostatecznie długo, by ustabilizowała się struktura wiekowa populacji, struktura ta może być również punktem wyjścia dla konstruowania tabel przeżywania. Malejąca w takim przypadku liczebność osobników w kolejnych klasach wiekowych może być traktowana jako wartości l'_x , objaśnione przy dwóch poprzednich sposobach konstruowania tabel.

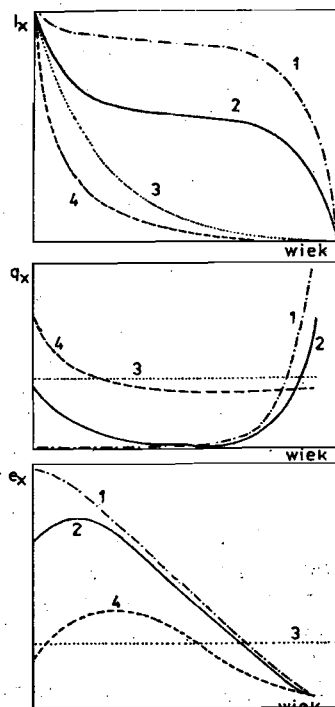
Tabele przeżywania skonstruowane na podstawie śledzenia losu kohorty zwane są tabelami typu kohortowego. Do ich konstruowania nie są wprawdzie potrzebne żadne dodatkowe założenia, ale też ich ogólność nie jest duża: opisują wszak tylko losy jednej kohorty, żyjącej w określonym czasie. Dopiero z tabel dla kilku kohort można wysnuwać ogólniejsze wnioski. Tabele oparte na liczbie osobników umierających w każdej klasie lub na strukturze wiekowej zwane są statycznymi tabelami przeżywania. Uśredniają one procesy śmiertelności dla dłuższego okresu czasu, ale wymagają założenia, że ani liczebność populacji ani struktura wiekowa nie zmieniły się istotnie w okresie, z którego pochodzi materiał wyjściowy.

Liczba osobników dożywających do danej klasy wiekowej — l_x w tabeli przeżywania — może być przedstawiona graficznie (ryc. 2.4.1). Otrzymujemy wtedy krzywą przeżywania. Podobnie kolumna q_x da krzywą śmiertelności, a kolumna e_x — krzywą przewidywanego dalszego trwania życia. W populacjach naturalnych spotyka się kilka typów śmiertelności. Pierwszy z nich charakteryzuje się umiarkowaną śmiertelnością osobników młodych, niewielką zwierząt w średnim wieku i dużą starych (ryc. 2.4.1, krzywa 1). Jako przykład może tu służyć populacja ludzka. Inny typ — to śmiertelność niezależna od wieku; liczba przeżywających zwierząt będzie wtedy maleć z wiekiem w postępie geometrycznym* (ryc. 2.4.1B, krzywa 3). Śmiertelność bardzo wielu zwierząt, na przykład gryzoni, ma charakter pośredni między tymi dwoma typami (ryc. 2.4.1B, krzywa 2). Liczne są też przypadki, gdy

* Jeśli założy się model ciągły — wykładniczo.

śmiertelność młodych osobników jest bardzo wysoka, a zwierząt starszych niezależna już od wieku (ryc. 2.4.1B, krzywa 4). Ten typ śmiertelności występuje między innymi u zwierząt, których młodsze stadia wiekowe są organizmami planktonowymi, starsze natomiast prowadzą osiadły tryb życia, a także u roślin, u których ginie wiele siewek.

Wartości dalszego przewidywanego trwania życia (e_x) zawierają informacje o średniej długości życia zwierząt. Średnia długość życia to



Ryc. 2.4.1. Cztery charakterystyczne typy krzywych przeżywania l_x oraz odpowiadające im krzywe śmiertelności q_x i dalszego przewidywanego trwania życia e_x . Dalsze objaśnienia w tekście.

nic innego, jak przewidywane dalsze trwanie życia zwierząt nowo urodzonych, czyli e_0 . Średnia długość życia t można wyliczyć również ze wzoru:

$$t = (d_1 t_1 + d_2 t_2 + d_3 t_3 + \dots) / (d_1 + d_2 + d_3 + \dots) \quad (5)$$

w którym: d_i oznacza liczbę zwierząt ginących w poszczególnych klasach wiekowych, t_i — kolejne środki przedziałów wiekowych, wynoszące 0,5; 1,5; 2,5... lat. Obie metody wyliczania t , to jest z tabeli przeżywania i jako średnią długość życia poszczególnych osobników, powinny

dać identyczne wyniki. Jest to zatem metoda sprawdzania, czy przy konstruowaniu tabeli przeżywania nie popełniono błędów rachunkowych.

Tabele przeżywania są podstawą do wyliczania miary reprodukcji netto, a także wewnętrznego tempa przyrostu naturalnego zwanego też parametrem maltuzjańskim.

PROPONOWANE ĆWICZENIA

1. Konstruowanie tabeli przeżywania dla populacji sarn.

Naturalna śmiertelność w populacji sarn jest zwykle bardzo niska. Wyjątek stanowią tylko ostre zimy, kiedy ginie niekiedy znaczna część populacji, bądź też powódź, których wpływ ma jednak zasięg raczej lokalny. W normalnych latach na terenach, na których brak drapieżników, prawie wyłączną przyczyną śmiertelności jest odstrzał. Struktura wiekowa odstrzelonych zwierząt jest zatem dobrym punktem wyjścia dla konstruowania tabeli przeżywania. Wiek zwierząt można oznaczyć w przybliżeniu na podstawie starcia zębów trzonowych, dokładnie za pomocą przekrojów poprzecznych zębów. Sposób tworzenia tabeli z tego typu danych został opisany wcześniej. Tabele można wyliczyć dla populacji z kilku terenów o różnym nasileniu odstrzałów w poszczególnych grupach wiekowych zwierząt. Odpowiedni materiał, złożony z żuchw zwierząt odstrzelonych na badanym terenie, można zdobyć na komisjach wycen, przez które przechodzą wszystkie zdobyte w Polsce trofea. Wzorce służące do oceny wieku według starcia zębów trzonowych można wybrać, ustalając wiek zwierząt dokładnie na podstawie słoików przyrostu cementu.

2. Konstruowanie tabel przeżywania dla drzew.

Można się spodziewać, że naturalne drzewostany posiadają strukturę wiekową zbliżoną do stabilnej, tj. nie zmienia się już niemal w czasie udział poszczególnych klas wiekowych danego gatunku. Pozwala to na konstrukcję tabeli przeżywania w oparciu o strukturę wiekową, ocenioną na podstawie odwiertów dokonanych ze wszystkich drzew badanego gatunku na wytyczonej działce. Wiek najmłodszych klas można ocenić na podstawie rocznych przyrostów na wysokość.

Przy wyliczaniu tabeli w ten sposób trzeba sobie zdawać sprawę z jednego niebezpieczeństwa. Jeśli wybrana działka jest zbyt mała, błąd statystyczny lub lokalna katastrofa w przeszłości (np. wywrócenie grupy sąsiadujących ze sobą drzew przez wiatr) może spowodować pewne zaburzenie struktury. W wyniku tego młodsza klasa wiekowa może być nieco mniej liczna od starszej, podczas gdy zmienna l_x jest z definicji funkcją malejącą.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Collier B.O., Cox G.W., Johnson A.W., Miller P.H.C. 1978: Ekologia dynamiczna. PWRiL, Warszawa.
2. Deevey E.S., Jr. 1947: Life tables for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol., 22: 283—314.
3. MacArthur R., Connell J., 1971: Ekologia populacji. PWRiL, Warszawa.
4. Odum E.P., 1982: Podstawy ekologii. PWRiL, Warszawa.