

maximální produkci nových jedinců za ideálních podmínek, kdy je struktura populace pro rozmnožování nejvýhodnější, nemění se a kdy jsou vlivy všech činitelů prostředí příznivé (optimální). V přirozených populacích se může rychlost rozmnožování blížit maximální natalitě jen v krátkém období počátečního růstu populace.

Rychlost rozmnožování populací je druhově příznačná; je přímo závislá na rychlosti metabolismu a naopak nepřímo závislá na velikosti živočicha. U prvoka budeme očekávat mnohem rychlejší množení než např. u slona. Ukazatelé množivosti (natality) zahrnují celou populaci, nikoli jen vybrané jedince, kteří jsou nejproduktivnější nebo jinak nápadní. Při analýzách populací, např. ryb a lovné zvěře, se často vyhodnocuje tzv. věkově specifická natalita, kdy se pro každou věkovou skupinu vyhodnocují ukazatelé rozmnožování zvlášť, což má význam zejména pro obhospodařování a optimální využívání populací.

V literatuře se objevují tři termíny, jejichž obsah není u různých autorů totožný. Pro natalitu u živočichů, rostlin a mikroorganismů volíme český termín množivost (ODUM, 1977), pro lidskou populaci porodnost (viz Mnohojazyčný demografický slovník, 1965). Natalita se vždy týká celé populace. Fekundita, plodivost, je potenciální schopnost muže a ženy plodit, resp. родit děti. Jejím opakem je sterilita neboli fyziologická neschopnost plodění. Fertilita, plodnost, je uskutečněná plodivost, následek fekundity neboli počet potomků na 1 ženu nebo skupinu žen určitých vlastností.

Poslední dva termíny se v uvedeném smyslu používají i v ekologii živočichů. Jejich obsah se kryje s pojetím sovětských, anglosaských a částečně i německých autorů. U francouzských, španělských a některých německých autorů je obsah obou termínů obrácený. Těmto nesrovnalostem lze většinou předejít použitím jednoduchých symbolů nebo matematických formulací, což při vyjadřování jakýchkoli poměrů nebo rychlostí rozmnožování je zcela nezbytné (např. počet potomstva na počet samic některé věkové třídy za rok apod.).

ÚMRTNOST

Přirozeným protikladem rozmnožování živočichů a růstu jejich početnosti je jejich vymírání, úmrtnost neboli mortalita. Úbytek jedinců neboli rychlost vymírání vyjadřujeme počtem uhynulých jedinců za jednotku času nebo jako podíl uhynulých z celé populace nebo její části. Podobně jako u natality rozlišujeme opět ekologickou neboli realizovanou mortalitu a minimální neboli teoretickou mortalitu. Ekologická mortalita se mění podle podmínek v populaci a změn prostředí, je proměnlivá a vyplývá z ní ekologická délka života jedinců. Minimální mortalita je teoretická konstantní úmrtnost jedinců za ideálních podmínek. Ekologická mortalita je vždy větší než minimální úmrtnost, která se v přirozených populacích vyskytuje jen zřídka a krátce.

Ucelený obraz o vymírání i přežívání jedinců v populaci nám poskytují úmrtnostní tabulky (někdy též tabulky přežívání nebo životnosti). Jako příklad pro jejich sestavování jsou uvedena data o úmrtnosti vrabce polního (*Passer montanus*) na jižní Moravě v letech 1968–1974. Ze 370 mláďat kroužkovaných ve hnízdě jich do půl roku po vyhníždění uhynulo 345, tj. 93,3 %, do stáří 1 roku celkem 13 (3,5 %), do 2 roků 9 (2,4 %), do 3 roků 2 (0,5 %) a do stáří 4 roků zbývající 1 jedinec (0,3 %). Ani jediný kroužkovanec se nedožil stáří 5 roků.

Tabulka úmrtnosti vrabce polního (*Casser montanus*) na jižní Moravě v letech 1968–1974
(upraveno podle BALÁTA)

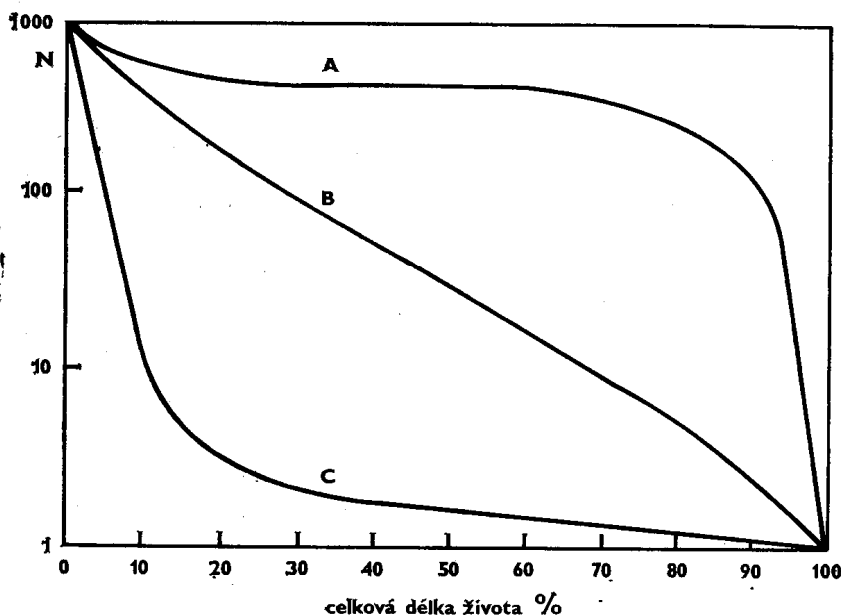
Věková třída	Počet uhynulých ve třídě	Počet uhynulých z 1000 jedinců	Počet přežitých na počátku třídy	Rychlost vymírání v ‰/100 zemřelých	Průměrný počet živých mezi třídami	Očekávaná průměrná délka života
x	d	d_x	l_x	q_x	L_x	e_x
0,5	345	933	1000	933	533,5	0,61
1	13	35	67	522	49,5	1,14
2	9	24	32	750	20,0	0,84
3	2	5	8	625	5,5	0,87
4	1	3	3	1000	1,5	0,50
Celkem	370	1000				

Z těchto základních dat sestavíme tabulku (tab. 14). V prvním sloupci jsou věkové třídy (x), přičemž je vyznačena horní věková hranice (třídy: 0–0,5; 0,6–1,0 rok; 1,1–2,0 rok atd.). V druhém sloupci je uveden počet uhynulých ptáků v příslušné věkové třídě (d , z angl. *dead* = mrtvý). Ve třetím sloupci (d_x) je proveden přepočet uhynulých jedinců na 1000 okroužkovaných mláďat (celkem jich bylo okroužkováno 370) úměrou; např. v první věkové třídě $(345 \cdot 1000)/370$. Součet hodnot ve sloupci d_x je 1000. Další sloupec obsahuje data o počtu přeživších jedinců na počátku každé věkové třídy, vyjádřený opět na základní soubor 1000 jedinců (l_x , z angl. *live* = živý). U první věkové třídy je výchozí počet 1000, u druhé věkové třídy $1000 - 933$, u třetí věkové třídy $67 - 35$ atd. Tato čísla slouží k sestavení křivky přežívání (obr. 83). Sloupec q_x ukazuje rychlost vymírání jedinců v každé věkové třídě (věkově specifická mortalita). Hodnoty jsou vyjádřeny v promile uhynulých jedinců v každé věkové třídě: $q_x = (d_x \cdot 1000)/l_x$. Místo promile se někdy používají procenta; pak výchozí soubor tvoří jen 100 jedinců a procenta se někdy vyjadřují desetinným zlomkem (např. 0,933 místo 93,3 v první věkové třídě), což může vést k nejasnostem.

Předposlední sloupec (L_x) je spíše pomocný a často se v tabulkách neuvádí. Hodnoty vyjadřují průměrný počet živých jedinců mezi dvěma věkovými třídami: $L_{x_1} = (l_{x_1} + l_{x_2})/2$. Hodnoty L_x slouží k výpočtu očekávané průměrné délky života jedinců, kteří se dožili určitého věku (e_x , *expectation* = očekávání). Hodnoty e_x ukazují, jakou průměrnou délku dalšího života můžeme ještě očekávat u jedince, který se dožil určitého věku: $e_{x_1} = (L_{x_1} + L_{x_2} + L_{x_3} + L_{x_4})/l_{x_1}$.

V souvislosti s mortalitou se rozlišují některé další pojmy. Průměrná délka života představuje aritmetický průměr ze součtu délek života jedinců, u nichž jsme délku života zjistili. Vyjadřuje průměr, jakého se jedinci populace dožijí za podmínek panujících v daném čase a prostoru. Je totožný se střední délkou života očekávanou při narození (tj. e_x v první věkové třídě). Obě hodnoty, vypočtené jako průměr x nebo e_{x_1} , jsou víceméně identické.

Celková délka života představuje maximum věku, jakého se jedinci za daných podmínek mohou dožít (ekologická délka života). V našem příkladu činila celková délka života vrabce polního 4,5 roku. Nebyl sice zastížen žádný jedinec starší než 4 roky,



76. Křivky přežívání jedinců: *A* člověk, *B* nezmar rodu *Hydra*, *C* ústřice rodu *Ostrea* (podle ODUMA)

avšak i čtyřletí vrabci měli očekávanou délku života ještě půl roku. Celkovou délku života lze vyjádřit jako 100% (obr. 76) a srovnávat pak životnost (vitalitu) organismů s nejrůznější délkou života.

Z úmrtnostní tabulky vrabce polního je nápadná vysoká úmrtnost mládat. Je to charakteristické pro populace většiny organismů, nejen živočišných. Jestliže vrabci přežijí do stáří 1 roku, mají mnohem větší očekávanou délku života (1,14 roku) než při narození (jen 0,61 roku).

Při srovnávání křivek přežívání různých populací se často používá semilogaritmické měřítko (obr. 76, osa *y*). Jestliže se pak křivka přežívání blíží úhlopříčce (teoretická přímka B_2), znamená to, že věkově specifické přežívání je konstantní. Při malé úmrtnosti mládat i dospělých jedinců je křivka přežívání extrémně vypouklá (obr. 76, *A*), jako je tomu u ovce aljašské (*Ovis dalli*). Mnohem častější jsou případy veliké úmrtnosti juvenilních jedinců, čímž vznikají křivky přežívání silně vyduté (obr. 76, *C*), jako je tomu např. u ústřic i jiných mlžů, ryb, obojživelníků a parazitických živočichů.

Úmrtnostní tabulky lze také interpretovat zkráceně, vynechat některé sloupce, nebo věkové třídy (*x*) vyjadřovat postupnými vývojovými stadii, zejména u hmyzu (tab. 15).

Příklad kanadského škůdce, pupenového obaleče *Choristoneura fumiferana* ukazuje, že ze 200 vajíček, což je maximální počet vajec na 1 samici, dospějí do rozmnožovacího věku pouze 2 jedinci (1%), zatímco 99% jedinců během vývoje uhynie. Největší úmrtnost byla zjištěna při šíření housenek I. instaru a během dalšího larválního vývoje, kdy housenky II. a IV. instaru trpí parazity, chorobami a predátory, zejména ptáky. Tento

Tabulka 15

Příklad zkrácené tabulky úmrtnosti pro smrkového pupenového obaleče *Choristoneura fumiferana* z Kanady. Věkové skupiny jsou vyjádřeny pouze vývojovými stadii (podle SOLOMONA)

Věkový interval x	Počet přežívajících na začátku věkového intervalu l_x	Činitelé úmrtnosti	Počet uhynulých	
			během věkového intervalu d_x	v % z l_x $100 q_x$
vajíčko	200	paraziti predátoři aj.	10 20	5 10
			celkem 30	15
housenka: I. instar	170	rozlézání	136	80
II.–VI. instar	34	paraziti choroby predátoři aj.	13,6 6,8 10,2	40 20 30
			celkem 30,6	90
kukla	3,4	paraziti predátoři aj.	0,35 0,55	10 15
			celkem 0,90	25
dospělec	2,5	různí	0,5	20
celkově přežili 2 jedinci (1 %) úmrtnost za generaci 198 jedinců (99 %) Poměr pohlaví 1:1				

příklad také ukazuje, jak vysoká úmrtnost postihuje potomstvo, takže početnost populace zůstává vyvážená a neroste do extrémů.

ROZPTYLOVÁNÍ, ŠÍŘENÍ A STĚHOVÁNÍ

Nejnápadnějším znakem právě živočišných populací je jejich pohyb, prostorová aktivita, stěhovavost. Je podmíněna jednak druhově příznačnou pohyblivostí (vagilitou, mobilitou) jedinců, jednak interakcí vnějších činitelů. U přisedlých (sesilných) živočichů se pohyblivost omezuje jen na juvenilní stadia, podobně jako u rostlin.

Nejjednodušší je pohyb jedinců v prostoru populace, jejich přemísťování, přebí-