

Hayat tablolarının entomolojik arařtırmalarda kullanılması

F. Önder*

A. Zümreođlu**

Summary

The use of life - tables in entomological researches

Life tables are widely used by insect ecologists to analyze the mortality factors of insect populations systematically. It is one of the most important approaches used to define the population dynamics of insects. In this article, historical cases and explanations of life tables are given with some examples studied by several research ecologists and entomologists.

Giriř

Hayat tabloları uzun yıllar sigorta řirketleri tarafından, sigortalıların ortalama ömrünün tayininde kullanılmıřlardır. Southwood (1966)'a göre Richards (1940) ve bazı diđer ekologlar bilahare bu yöntemi hayvanlara ve böceklerle uygulamıřlarsa da, gerçek anlamda hayat tablolarının entomoloji alanında kullanılmasını yaygınlařtıran ve önemini belirten Deevey (1947) olmuřtur. Daha sonraları Morris and Miller (1954), Harcourt (1963), Le Roux et al. (1963), Embree (1965), Beaver (1966), Berryman (1973) gibi arařtırmacılar çeřitli zararlı böcekler üzerine hayat tablolarını uygulamıřlardır. Southwood (1966), Varley et al. (1973), Manly (1977) gibi arařtırmacılar da hayat tablolarının kullanılması ile ilgili modelleri oluřturarak analiz yöntemlerini geliřtirmişlerdir.

Hayat tablolarının tarifi

Deevey (1947)'e göre hayat tabloları bir populyasyonda meydana gelen ölüm faktörlerinin sistematik bir analizidir. Diđer bir deyiřle zararlı böcek-

* : Ege Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Entomoloji ve Zirai Zooloji Kürsüsü, Bornova - İzmir.

** : Bölge Zirai Mücadele Arařtırma Enstitüsü, Bornova - İzmir.

Alınıř (Received) : 10. 7. 1981

lerin populasyon dinamiğini açıklayan en önemli bir yöntemdir. Hayat tabloları, doğal koşullarda bir böceğin tüm hayat dönemleri içindeki kantitatif değişimleri içerir. Bu tabloların laboratuvar ve doğal döllere uygulanabilme olanaklarının bulunduğu türlerde de, yapılacak bir kıyaslama ile döllere arasında çevre koşullarının farklı olması nedeniyle populasyon gelişimleri arasında önemli farklar görülür ve doğal popülasyondaki ölüm faktörleri ve buna neden olan kritik biyolojik dönem ve faktörlerin (key-factor) saptanması mümkün olur (Boller et al., 1977). Metcalf and Luckmann (1975) de bu konunun zararlıları yönetim sistemindeki önemine değinmekte ve şöyle demektedirler : «Zararlıları kimyasal savaşım yolu ile kontrol, genellikle zararlının en zayıf dönem ve noktasında savaşımı amaçlamaktadır. Ancak modern insektisitlerin geliştirilmesi ve koruyucu ilaçlamaların daha sık olarak uygulanması sonucu bu önemli nokta ihmal edilmiş ve unutulmuştur. Tüm savaşta zararlıların en zayıf olduğu bu dönemler mutlaka programa alınmalıdır».

Southwood (1966) hayat tablolarını ikiye ayırmaktadır.

1. Bireyin biyolojik dönemini veya yaşını esas alan hayat tablosu (age-specific life-table) :

Birbirine karışmayan bir tek neslin çeşitli biyolojik dönemlerinde meydana gelen ölüm faktörlerini inceleyen hayat tablosu ki entomoglar tarafından en yaygın olarak kullanılan tablo tipidir. Bunda tüm verilerde biyolojik yaş veya dönemler (cohort) esas alınmaktadır. Populasyon sabit veya dalgalanma gösterebilir.

2. Zamanı esas alan hayat tabloları (time-specific life tables) :

Bu tip tabloda esas olan bireyin herhangi bir zaman birimi içinde yaş strüktürüne göre saptanan dönemi üzerinde gözlemlerdir. Populasyonun sabit olduğu varsayılır, oysaki populasyon dalgalanmakta ve döllere birbirine karışmaktadır. Bu nedenle veriler biyolojik döneme göre değil de zamana göre değerlendirilir.

Price (1975)'a göre biyolojik döneme dayanan tipik bir hayat tablosu aşağıdaki parametreleri ihtiva eder.

- X = Biyolojik dönem
- L_x = Başlangıçta bu biyolojik döneme ait birey sayısı
- dx_f = Her biyolojik dönemdeki ölüm faktörleri
- dx = Ölüm faktörleri nedeniyle her döneme ait saptanan ölü birey sayısı
- 100qx = Her biyolojik dönem için ölüm yüzdesi

Bu parametrelere dayanan hayat tabloları dönemler üzerinde sık gözlemler yapmak ve her gözlemlerde X ve Lx 'e ait değerleri kaydetmekle kolaylıkla düzenlenebilir.

Hayat tablolarının uygulanması ve bunlara ait örnekler

Doğal koşullarda tamamen sayısal verilere dayanarak düzenlenen hayat tabloları bize tam hayat tablosunu verir. Ancak hayat tablolarının laboratuvar koşullarında üretilen döllere uygulanmasının da mümkün olduğu hallerde kısmi hayat tabloları (partial life tables) da düzenlenebilir. Burada 2 önemli hayat tablosunun düzenlenmesi gerekir. Birincisi doğadan elde edilecek P nesline ait yumurtalardan elde edilecek P-F₁ neslini laboratuvar koşullarına adapte ederek bir hayat tablosu elde etmek ve bunu laboratuvar koşullarına adapte olmuş (en az F₅) bireylerden elde edilecek verilere göre hazırlanan hayat tablosu ile kıyaslayarak kritik faktörleri saptamaktır (Cetvel 1).

Cetvel 1. Kiraz Sineği (*Rhagoletis cerasi* L.) kısmi hayat tablosu
(Boller et al., 1977'den)

Hayat dönemi x	Her döneme ait başlangıçtaki birey sayısı	İzafi % lx	(x) dönemi boyunca ölen birey sayısı (dx)	Her döneme ait ölüm %'si dx/x
Yumurta	200	100	40	20,0
Larva (açılan yumurta)	160	80	85	53,1
Pupa	75	37,5	13	17,3
Ergin	62			
Döl veren	25	12,5	5	25,0
Dişi	29	14,5	4	13,8
Azalan üreme* (% 20)	20	10,0		

(*) : F₅'in üreme potansiyeli ile kıyaslama sonucu saptanmıştır.

Cetvel 1'de görüldüğü gibi yumurta döneminde başlangıçta bulunan 200 bireyin 40 adedi (% 20) ölmüştür. Larva dönemi boyunca ölen birey adedi ise 85 olup % 53,1 oranındadır. Pupa döneminde ise ölen birey sayısı 13 olup

Cetvel 2. Teorik bir hayat tablosu modeli (*) (Brower and Zar 1973'den)

Yaş	Yaş dönemi X	Her yaş dönemine ait birey sayısı Lx	Başlangıçtaki canlı birey sayısı lx	Her dönemde ölen birey sayısı dx	Her dönem boyunca ölüm olasılığı qx	Her dönem boyunca canlılık olasılığı Sx	Yıl olarak yaşam süresi Tx	Uzayabilecek yaşam süresi (sınır) ex	
0 - 1 Yıl	0	33	46	26	0,57	0,43	63	1,37	Yıl
1 - 2 »	1	16	20	8	0,40	0,60	30	1,50	»
2 - 3 »	2	9	12	6	0,50	0,50	14	1,17	»
3 - 4 »	3	4	6	4	0,67	0,33	5	0,83	»
4 - 5 »	4	1	2	2	1,00	0,00	1	0,50	»
5 - 6 »	5	0	0	—	—	—	—	—	—

(*) : Cetvelde yer alan (x) ve (Lx) değerleri bir hayvan popülasyonundan elde edilmiş, diğer sütunlardaki veriler ise bu iki veriden metinde açıklandığı şekilde türetilmiştir.

oranı % 17,3'tür. *R. cerasi*'de eşeyssel oran 1/1'dir veya ona çok yakındır. 62 Adet erginin 29'u dişi olarak saptanmış ve 25 adedi üreme yeteneğinde bulunmuştur. F_3 ile kıyaslandığında P-F₁ neslinin üreme potansiyeli % 20 eksik görülmüştür.

Brower and Zar (1977) bir popülasyondan elde edilen X ve Lx verilerinden diğer tüm verilerin kolaylıkla türetilebileceğini matematiksel bir modelle göstermişlerdir (Cetvel 2).

Burada Lx her hayat dönemi ortasına ait birey sayısıdır. Örneğin cetveldeki Lx'e ait ilk sütunda bulunan 33 bireyin 0-1 yaşlarının tam ortası olan 0,5 yaşında olduğu varsayılabilir. Lx'de x dönemine veya yaşına ait bireylerin başlangıçtaki canlı sayısıdır. Böylelikle Lx'i

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

olarak tanımlayabiliriz. Buradan;

$$l_x = 2 L_x - l_{x+1} \quad (2) \text{ elde edilir.}$$

Cetveldeki	$L_0 = 33$
	$L_1 = 16$
	$L_2 = 9$
	$L_3 = 4$
	$L_4 = 1$
	$L_5 = 0$ değerlerine (2) nolu eşitliği uygular-

sak;	$l_5 = 0$
	$l_4 = 2 (1) - 0 = 2$
	$l_3 = 2 (4) - 2 = 6$
	$l_2 = 2 (9) - 6 = 12$
	$l_1 = 2 (16) - 12 = 20$
	$l_0 = 2 (33) - 20 = 46$ olur.

$$(x) \text{ dönemi boyunca ölen birey sayısı } d_x = l_x - (l_{x+1})' \text{dir} \quad (3)$$

Buradan;

$$\begin{aligned} d_0 &= 46 - 20 = 26 \\ d_1 &= 20 - 12 = 8 \\ d_2 &= 12 - 6 = 6 \\ d_3 &= 6 - 2 = 4 \\ d_4 &= 2 - 0 = 2 \text{ olur.} \end{aligned}$$

Not : $\sum d_x$ 'in l_0 'a eşit olduğu unutulmamalıdır.

$$d_x = l_0 = 46$$

Spesifik yaş ölüm oranı, dönem boyunca ölen birey sayısının dönem başındaki birey sayısına olan oranıdır. Diğer bir deyişle bir bireyin dönem boyunca ölüm olasılığıdır ve

$$q_x = dx/l_x \text{ ile ifade edilir (4)}$$

Cetveldeki verilere göre;

$$\begin{aligned} q_0 &= 26/46 = 0,57 \\ q_1 &= 8/20 = 0,40 \\ q_2 &= 6/12 = 0,50 \\ q_3 &= 4/6 = 0,67 \\ q_4 &= 2/2 = 1,00 \end{aligned}$$

Spesifik yaş canlılık oranı ise (x için) başlangıçtaki canlı birey sayısının dönem boyunca canlı kalan (ölmeyen) bireylerin adedine oranıdır. Diğer bir deyişle dönem boyunca canlı kalabilme ihtimalidir ve

$$S_x = 1 - q_x \text{ ile ifade edilir (5)}$$

Cetveldeki verilere göre;

$$\begin{aligned} S_0 &= 1,00 - 0,57 = 0,43 \\ S_1 &= 1,00 - 0,40 = 0,60 \\ S_2 &= 1,00 - 0,50 = 0,50 \\ S_3 &= 1,00 - 0,67 = 0,33 \\ S_4 &= 1,00 - 1,00 = 0 \quad \text{bulunur.} \end{aligned}$$

Bu hesaplamalardan sonra hayat sınırlarını (life expectancy, genellikle insan popülasyonları için uygulanır) da hesaplayabiliriz.

T_x 'i (x) dönemi başlangıçtaki zaman ünitesi olarak kabul edelim. Bu L_x değerlerinin genel toplamıdır.

$$T_x = \sum_{i=x}^{\infty} L_i \quad (6)$$

$$\text{veya } T_x = L_x + T_{x+1} \text{ 'dir. (7)}$$

T zaman ünitesi olduğundan;

$$\begin{aligned} T_4 &= L_4 = 1 \text{ Yıl} \\ T_3 &= 4 + 1 = 5 \text{ Yıl veya} \\ T_3 &= L_3 + T_4 = 4 + 1 = 5 \text{ yıl olur} \\ T_2 &= 9 + 4 + 1 = 14 \text{ Yıl veya} \\ T_2 &= L_2 + T_3 = 9 + 5 = 14 \text{ Yıl olur} \\ T_1 &= 16 + 9 + 4 + 1 = 30 \text{ Yıl veya} \\ T_1 &= L_1 + T_2 = 16 + 14 = 30 \text{ Yıl olur} \end{aligned}$$

$$T_0 = 33 + 11 + 9 + 4 + 1 = 63 \text{ Yıl veya}$$

$$T_0 = L_0 + T_1 = 33 + 30 = 63 \text{ Yıl olur.}$$

Böylelikle bir bireyin (x) yaşına ait hayat sınırları

$$e_x = T_x / l_x \quad (8) \text{ olur.}$$

Cetveldeki verilere göre;

$$e_0 = 63 \text{ yıl} / 46 \text{ birey} = 1,37 \text{ yıl}$$

$$e_1 = 30/20 = 1,50 \text{ »}$$

$$e_2 = 14/12 = 1,17 \text{ »}$$

$$e_3 = 5/6 = 0,83 \text{ »}$$

$$e_4 = 1/2 = 0,50 \text{ »}$$

Hayat sınırı, bir bireyin (x) yaşına eriştikten sonra yaşayabileceği ortalama ilave zamanı göstermektedir.

Farklı populasyonların kıyaslamasında, ölü birey (dx) ve canlı birey (lx) sayılarının genellikle 0 yaşında veya başlangıçta, 100 veya 1000 olduğu varsayılır. Örneğin, $l_0 = 46$ ve $l_1 = 20$ olsun. Eğer başlangıçtaki popülasyonu 100 kabul edersek l_1 değeri $20/46 \times 100 = 43,5$ olacaktır. Diğer bir deyişle popülasyonda doğan her 100 bireyin 43,5'i bir yaşına canlı olarak geçecektir. Eğer $l_0 = 100$ varsayımı ile başlarsak, şüphesiz $\sum dx = 100$ olacaktır.

Bazı ekologlar L_x yerine l_x veya dx üzerinde devamlı gözlemler yaparak verilerini bunlar üzerinden elde etmeyi tercih ederler. Böyle hallerde 1-3 nolu eşitliklerde bazı basit değişiklikler yaparak hayat tablosundaki aynı değerler elde edilir.

Yaş ve döneme göre değişen ölüm faktörlerini de aynı döl içinde kıyaslamak ve sınıflandırmak mümkündür (Cetvel 3).

Cetvel 3. Holometabol başkalaşım gösteren bir böcek türünde ölüm faktörlerinin kıyaslamasını gösteren değerler (Southwood 1966'dan)

Dönem	l_x	dx	Belirgin ölüm (1) %	Gerçek ölüm (2) %	Engel olunamayan ölüm (3) %	Ölüm/Canlılık(4) %
Yumurta	1000	500	50	50	3	1,00
Larva	500	200	40	20	2	0,66
Pupa	300	270	90	27	2,7	9,00
Ergin	30					

1. Belirgin ölüm (Apparent mortality)

Bireyler üzerinde dx'in lx'e olan % oranı ile saptanan veya gözlenen değerlerdir. Örneğin yumurta döneminde başlangıçtaki 1000 bireyin 500'ü ölmüştür. Ölüm oranı % 50'dir. Larva dönemine geçen 500 bireyin de 200'ü yani % 40'ı bu dönem süresince ölmüştür.

2. Gerçek ölüm (Real mortality)

Bu dölün başlangıçtaki popülasyon yoğunluğuna göre $100 \times \frac{d_i}{l_i}$ formülü ile hesaplanan ölüm oranıdır. Burada d_i , i yaşına gelmiş bireylerdeki ölüm, l_i ise o dölü başlangıçta temsil eden dönemin simgesidir. Örneğin başlangıçtaki popülasyon (yumurta) 1000'dir. Bu yumurtaların 500'ü aynı dönemde öldüğüne göre gerçek ölüm de, belirgin ölüme olduğu gibi % 50'dir. Ancak hesaplamada devamlı olarak başlangıçtaki popülasyon yoğunluğu (1000 yu-

murta) alındığı için larva için gerçek ölüm $\frac{100 \times 200}{1000} = 20$, pupa içinse

$$\frac{100 \times 270}{1000} = 27 \text{ olmaktadır.}$$

3. Gerekli veya engel olunamayan ölüm oranı (Indispensable or irreplaceable mortality)

Dölün herhangi bir döneminde ölümün olmadığı varsayımı ile hareket edildiğinde birbirini takip eden biyolojik dönemlerde ölüm oranlarının sınırlarını belirleyen ölüm oranıdır. Örneğin Cetvel 3'te başlangıçta mevcut popülasyon yoğunluğu (1000 adet yumurta) bir sonraki döneme intikal etseydi (larva), larvadaki % 40 belirgin ölüm oranına göre 600 bireyin pupa haline gelmesi sonucu ve pupa döneminde saptanan % 90 belirgin ölüm faktörüne göre 600 bireyden 60 canlı birey (ergin) kalacaktır. Oysaki, belirgin ölüm oranına göre saptanan ergin miktarı 30'dur. Diğer bir deyişle yumurtadaki ölüm oranı dikkate alındığında ergin canlı sayısı 30 kadar (% 50) eksik olmaktadır. Buna göre mani olunamayan ölüm oranı $= \frac{30}{1000} \times 100 = \% 3$ 'tür.

Aynı hesaplama larva dönemi için yapıldığında $\frac{20}{1000} \times 100 = \% 2$ ve pupa

$$\text{dönemi için yapıldığında } \frac{27}{1000} \times 100 = 2,7 \text{ bulunur.}$$

4. Ölüm - canlılık oranı (Mortality/survivor rate)

Bess (1945) tarafından tanımlanan bu terim populyasyonda sorun olan faktörün bulunmadığı hallerde olabilecek oranı belirtmektedir. Eğer nihai populyasyon bu oran ile çarpılacak olursa ölüm faktörü sonucu mani olunamayan ölüm oranını verir. Örnek olarak Cetvel 3'teki ilk populyasyon yoğunluğunu (yumurta) alabiliriz. 1000 Adet yumurtanın 500'ü ölmüş, 500'ü sağ

kalmıştır (larva). Ölü/canlı oranı $\frac{dx}{lx} = \frac{500}{500} = 1$ 'dir. Larva için $\frac{dx}{lx} = \frac{200}{300} = 0,66$, pupa için $\frac{dx}{lx} = \frac{270}{30} = 9,00$ 'dur.

Sonuç

Hayat tablolarında, her yaş aralığında veya her biyolojik dönemde meydana gelen ölüm oranlarından başka bu ölümlere neden olan faktörlere de yer verilebilir.

Belirli bir tür için düzenlenmiş hayat tablolarının analizinden, gelişmenin belli bir döneminde bir veya iki anahtar ölüm faktörü saptanır. Örneğin doğal ölüm, parazitlenme, aşırı nem v.s. Bu faktör veya faktörler o türün populyasyon dalgalanmasında gerçekten büyük bir öneme sahiptir. Ele alınan türle yapılacak bir savaşta bu anahtar faktör veya faktörler daima öncelikle ele alınmalı ve savaş bu faktörlere uygun düşecek şekilde planlanmalı ve gerçekleştirilmelidir.

Özet

Hayat tabloları, ekologlar tarafından geliştirilmiş, entomolojik araştırmalarda yaygınca kullanılan, böcek populyasyonlarında meydana gelen ölüm faktörlerini sistematik bir şekilde analiz eden ve böcek populyasyon dinamiğini açıklayan en önemli yöntemlerden biridir. Bu makalede hayat tablolarının kökeni, tanımı ve entomolojik araştırmalarda uygulanması ile ilgili örnekler verilmiştir.

Literatür

- Beaver, R. A., 1966. The development and expression of population tables for the bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). *Anim. Ecol.*, **35** : 27 - 41.
- Berryman, A. A., 1973. Population dynamics of the fir engraver, *Scolytus ventralis* (Coleoptera : Scolytidae). Analysis of population behaviour and survival from 1964 to 1971. *Can. Entomol.*, **105** : 1465 - 1488.

- Bess, H. A., 1945. A measure of the influence of natural mortality factors on insect survival. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 38 : 472 - 482.
- Boller, E. F., B. I. Katsoyannos and M. Remund, 1977. Life table measurements for monitoring the production of *Rhagoletis cerasi* in Switzerland. pp : 125 - 128 in *Quality Control* edited by E. F. Boller and D. L. Chambers. *WPRS Bulletin* 1977/5, 162 s.
- Brower, J. E. and J. H. Zar, 1977. Fields and laboratory methods for General Ecology. Wm. C. Brown Company Publishers, 194 s.
- Deevey, E. S., 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22 : 283 - 314.
- Embree, D. G., 1965. The population dynamics of the winter moth in Nova Scotia, 1954 - 1962. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 46 : 1 - 57.
- Harcourt, D. G., 1963. Major mortality factors in the population dynamics of the diamondback moth, *Plutella maculipennis* (Curt.) (Lepidoptera : Plutellidae). *Ibid.*, 32 : 55 - 56.
- Le Roux, E. J., R. O. Paradis and M. Hudon, 1963. Major mortality factors in the population dynamics of the eye-spotted bud moth, the pistol casebearer, the fruit tree leaf roller and the European corn borer in Quebec. *Ibid.*, 32 : 67 - 82.
- Manly, B. F. C., 1977. The determination of key factors from life table data. *Oecologia (Berl.)*, 31 : 111 - 117.
- Metcalf, R. L. and W. Luckmann, 1975. Introduction to insect pest management. J. Wiley and Sons, New York, 587 s.
- Morris, R. F. and C. A. Miller, 1954. The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.*, 32 : 283 - 301.
- Price, P. W., 1975. *Insect Ecology*. J. Wiley and Sons, New York, 514 s.
- Richards, O. W., 1940. The biology of the small white butterfly (*Pieris rapae*) with special reference to the factors controlling abundance. *J. Anim. Ecol.*, 9 : 243 - 288.
- Southwood, T. R. E., 1966. *Ecological methods with references*. Imperial College, University of London, 391 s.
- Varley, G. C., G. R. Grædwell and M. P. Hassell, 1973. *Insect population ecology and an analytical approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 212 s.