

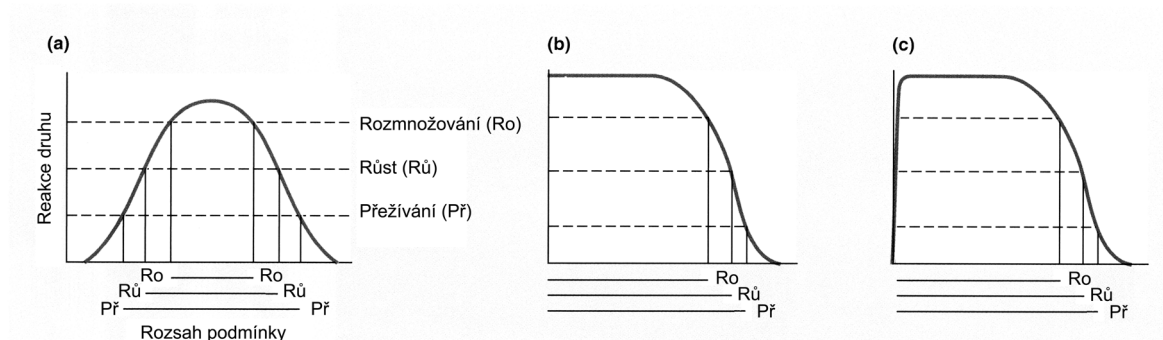
1 Ekologická nika

Organismy má smysl studovat jen v prostředí, které mohou obývat. Základními složkami, které rozhodují o jeho obyvatelnosti, jsou podmínky a zdroje, které toto prostředí nabízí. Podmínky a zdroje lze formálně vymezit jako ekologickou niku.

1.1 Podmínky

Podmínky jsou zpravidla abiotické (neživé) faktory prostředí (např. teplota, relativní vlhkost, pH, salinita, koncentrace znečišťujících látek), které - na rozdíl od zdrojů - nejsou organismem spotřebovávány (Tilman 1982). Nicméně, úspěšnost organismu je závislá na intenzitě jejich působení. Teplota, relativní vlhkost a jiné fyzikálně-chemické podmínky totiž vyvolávají v organismu řadu fyziologických procesů, které určují, zda je prostředí obyvatelné.

Existují tři základní typy odpovědi organismu na podmínky prostředí (obr. 1.1A-C). V prvním případě (obr. 1.1A) jsou extrémně nízké a extrémně vysoké koncentrace letální, ale mezi těmito dvěma extrémy je kontinuum příznivějších podmínek. V typickém případě jsou organismy způsobilé přežít v celém kontinuu příznivějších podmínek, ale aktivního růstu jsou schopné jen v užším rozsahu a rozmnožování jen v optimální zóně. Tak vypadá typický průběh reakce organismu například na rozsah teplot nebo pH. V druhém případě (obr. 1.1B) jsou podmínky letální jen při vysokých intenzitách. To je typické pro jedy; při nízkých koncentracích (zpravidla) neškodí, ale obvykle existuje práh, po jehož překročení rychle klesá nejprve reprodukce, pak růst, a nakonec i přežívání. Třetí případ (obr. 1.1C) se hodí na situace, kdy jsou podmínky vyžadovány v nízkých koncentracích, ale vysoké koncentrace jsou toxické. To se týká některých minerálních látek (jako je např. kuchyňská sůl), které jsou v nízkých dávkách esenciálními (nezbytnými) zdroji, ale ve vysokých koncentracích jedy.



Obr. 1.1. Křivky popisující reakci organismu na podmínky prostředí. Rozsah podmínek na ose x ovlivňuje přežívání, růst a reprodukci na ose y . (A) extrémní podmínky jsou letální, příznivější podmínky umožňují růst a nepříznivější podmínky reprodukci. (B) Ovlivnění přežívání, růstu a reprodukce jako v (A), ale při vysoké intenzitě jsou podmínky letální. (C) Jako (B), ale v nízké koncentraci jsou podmínky zdrojem. Podle Townsenda et al. (2003).

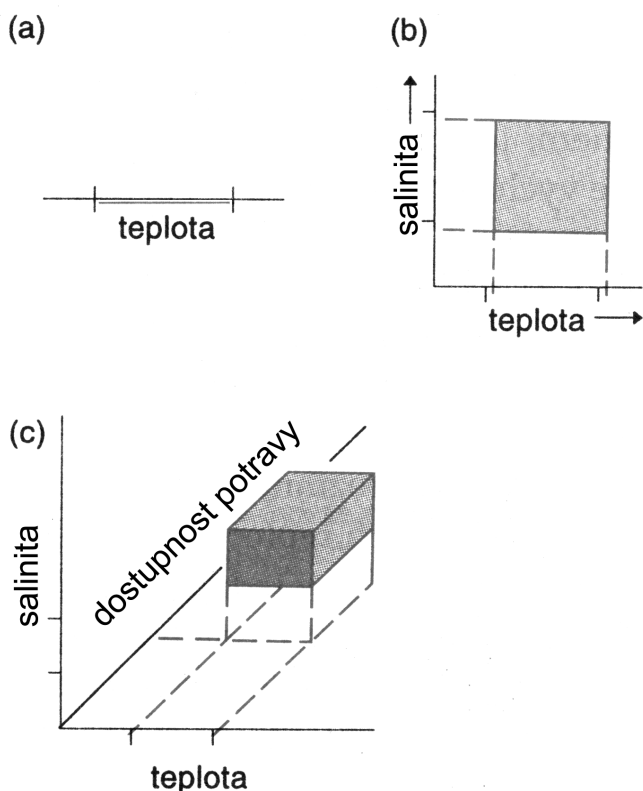
1.2 Zdroje

Zdroje, jak jsme již uvedli, jsou na rozdíl od podmínek v průběhu růstu a reprodukce organismem konzumovány. Tak pro zelené rostliny bude zdrojem sluneční záření, anorganické molekuly (CO_2 , H_2O) a minerální živiny (N, P, S, K, Ca, Mg, Fe a stopové prvky), zatímco pro chemotrofní bakterie např. metan, sirovodík, či amonné a železité ionty. Všechny ostatní organismy používají jako zdroj těla jiných organismů. Co je přitom podstatné - každý zdroj, který byl zkonzumován, se stává nedostupným pro jiného konzumenta - a organismy proto mohou o sdílené zdroje soupeřit. Je totiž nasnadě, že králík, kterého sežere orel, už bude nedostupný pro jiného orla; podobně kvantum sluneční energie, které bylo absorbováno a fotosyntetizováno jedním listem, už bude nedostupné pro jiný list.

1.3 Definice niky

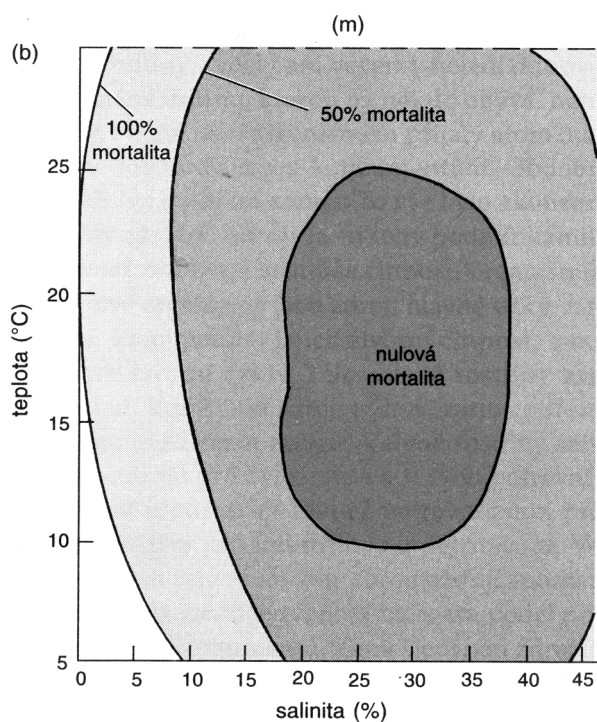
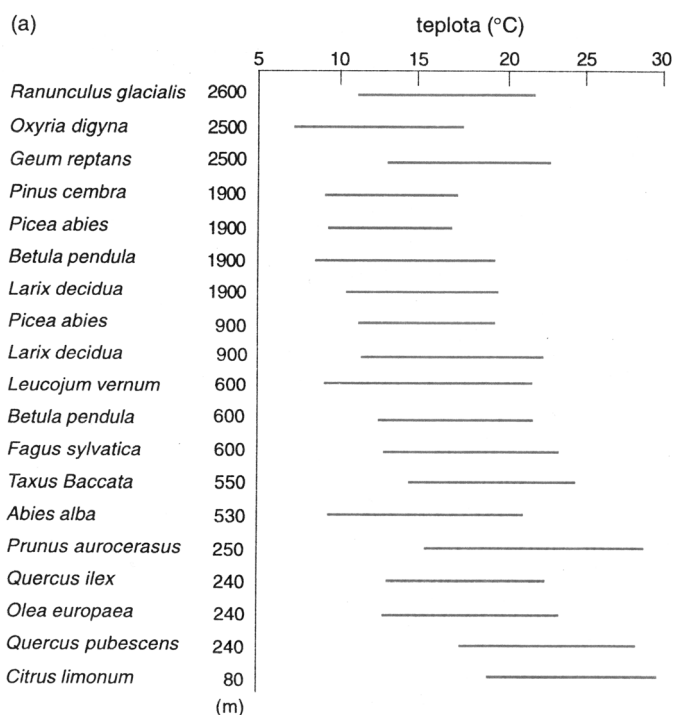
Reakce organismů na podmínky a zdroje popisuje ekologická nika. V podstatě jde o definici souhrnu podmínek a zdrojů, které daný organismus - na straně jedné - vyžaduje, a - na straně druhé - toleruje. Termín začal nabývat svého současného vědeckého významu, když Charles Elton začal hovořit o nize jako o způsobu života organismu „ve smyslu, ve kterém hovoříme v lidské společnosti o řemeslech, živnostech a zaměstnáních“ (Elton 1933). Moderní definice ekologické niky pochází od Evelyny Hutchinsona, který formálně definoval metodu, jíž lze popsat způsob života organismu pomocí vymezení požadavků, tolerancí a jejich vzájemných interakcí.

Hutchinsonova (1957) definice se nejlépe ilustruje na příkladech. Tak organismy jakéhokoli druhu mohou přežívat, růst, rozmnožovat se a zachovávat životaschopnou populaci jen v určitém rozmezí teplot. Tento teplotní rozsah je ekologickou nikou daného druhu v jednom rozměru (obr. 1.2A; skutečný příklad je na obr. 1.3A). Jistě, na organismus ale nebude působit jen teplota. Daný organismus může kupříkladu zároveň tolerovat pouze určitý rozsah salinity. Uvažujeme-li o obou faktorech současně, stává se ekologická nika dvourozměrnou a může být zobrazena jako plocha (obr. 1.2B a skutečný příklad na obr.



1.3B). Vezmeme-li v úvahu další podmínky a zdroje (což bychom nepochybně měli), pak je dalším krokem trojrozměrná nika, kterou můžeme znázornit jako objem (obr. 1.2C). Je nasnadě, že začlenění více než tří rozměrů již nelze graficky znázornit. Nicméně, nic nám nebrání pokračovat v tomto procesu abstraktně, a ekologickou niku si představit jako *n-rozměrný nadprostor*. Takové pojetí je dnes jedním z úhelných kamenů ekologického myšlení.

Obr. 1.2. Teoretická definice niky podle Hutchinsona (1957). Ekologická nika (A) v jednom (teplota), (B) dvou (teplota a salinita) a (C) třech (teplota, salinita a dostupnost potravy) rozměrech. Upraveno podle Begona et al. (1997).



Obr. 1.3. Praktické příklady (A) jedno- a (B) dvourozměrné ekologické niky. (A) optimální rozmezí teplot pro čistou fotosyntézu rostlin pocházejících z různých nadmořských výšek Alp (Podle Piseka et al. 1973). (B) Rozmezí 0, 50 a 100% mortality samiček garnáta *Crangon septemspinosa* v závislosti na teplotě a salinitě. Podle Haefnera (1970).

Ekologická nika tak shrnuje nejen všechny podmínky a zdroje, které organismus potřebuje ke svému životu, ale měří i jejich rozsah (byť nás nenutí, abychom měření skutečně dělali). Je ale důležité si uvědomit, že ekologická nika není něco, co můžeme vidět. Ekologická nika není místo - je to myšlenka (a ta existuje, i když není vidět). Nemůže proto například říci, že les je ekologickou nikou pro datlovité ptáky. Je pravda, že tyto ptáky žijí v lese, ale les je jejich stanovištěm (biotopem), nikoli ekologickou nikou. A samozřejmě, stanoviště je místo - ale jako takové poskytuje mnoho ekologických nik. Les bude poskytovat ekologické niky nejen pro jednotlivé druhy datlovitých ptáků, ale také pro ptáky z jiných skupin, nemluvě o nikách pro stromy, veverky, pavouky a nesčetné další organismy. Mimoto - niky stejných organismů se mohou na různých stanovištích lišit, a to někdy i dosti podstatně.

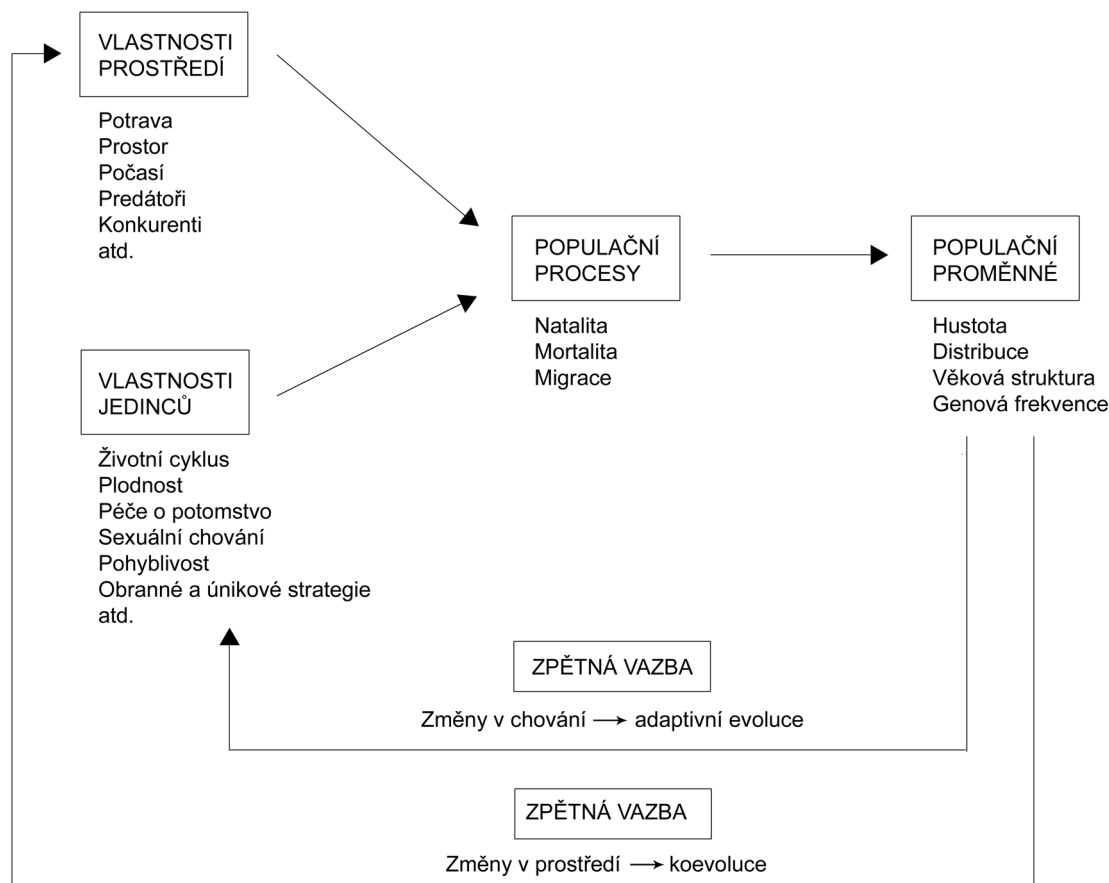
2 Populace

Všechny ekologické otázky - ať jsou jakkoli vědecky zásadní či aktuální s ohledem na zájmy a aspirace člověka - lze redukovat na pokus porozumět hojnosti a zastoupení organismů, které jsou závislé na plodnosti, úmrtnosti a pohybu organismů v prostoru. V této kapitole se budeme věnovat právě těmto základním ekologickým otázkám.

2.1 Vymezení populace

Pro vymezení populace použijme schématu, který ukazuje vzájemnou vazbu jedinců s vlastnostmi prostředí, ve kterém žijí, a s populačními procesy a proměnnými, které vytvářejí (obr. 2.1). Biologické vlastnosti jedinců a vlastnosti prostředí, ve kterém žijí, formují populační procesy: natalitu (porodnost), mortalitu (úmrtnost) a migraci. Tyto procesy rozhodují o stavu populačních proměnných: populační hustotě (počet jedinců na jednotku plochy nebo objemu), distribuci v prostoru, věkové struktuře a genové frekvenci. Procesy a proměnné jsou navzájem propojeny zpětnými vazbami. První typ zpětné vazby, zpětná vazba způsobená vlastnostmi jedinců, působí v krátkodobém měřítku změny v chování a v dlouhodobém měřítku adaptivní evoluci. V dlouhodobém měřítku, tedy na úrovni adaptivní evoluce, může pak vést k trvalým změnám věkové struktury a genové frekvence. Druhý typ zpětné vazby, zpětná vazba způsobená vlastnostmi prostředí, vede v krátkodobém měřítku k změnám prostředí a v dlouhodobém měřítku k vzájemné koevoluci (dlouhodobému přizpůsobení) jedinců a prostředí.

Jako příklad působení zpětných vazeb si uvedme zvýšení populační hustoty. Pokud jde o první typ zpětné vazby, způsobené vlastnostmi jedinců, vysoká populační hustota může v krátkodobém měřítku, tedy na úrovni změn v chování, například zvýšit agresivitu jedinců, a to může vést například ke zvýšené emigraci. V dlouhodobém měřítku, tedy na úrovni adaptivní evoluce, může pak mít trvalé důsledky pro věkovou strukturu a genovou frekvenci. Pokud jde o druhý typ zpětné vazby, působené vlastnostmi prostředí, při vysoké populační hustotě může, v krátkodobém měřítku, dojít například ke znečištění prostředí; pokud má taková populace dlouhodobě přežít, musí dojít ke vzájemné koevoluci prostředí a jedinců.



Obr. 2.1 Vzájemná vazba jedinců s vlastnostmi prostředí, ve kterém žijí, a s populačními procesy a proměnnými, které vytvářejí. Upraveno podle Berrymana (1981).

Populace je tedy tvořena skupinou jedinců se vzájemnými vazbami mezi sebou a se svým prostředím. Tito jedinci žijí v určitém čase, ve kterém se rodí, umírají a případně migrují dovnitř nebo ven z vymezené populace. Tím vytvářejí populační proměnné a procesy, které jsou charakteristické pro populaci jako celek. Samozřejmě, narození, migrace a smrt jsou pro každého jedince individuální události; je jasné, že teprve soubor individuálních vlastností všech jedinců vytváří populační procesy a populační proměnné. Populační procesy a proměnné tak představují *průměrné hodnoty* pro jedince z celé populace a nutně nemusí odpovídat *individuálnímu* chování a vlastnostem žádného jedince dané populace.

2.2 Populační růst

Růst populace můžeme odvodit z počtu jedinců a procesů, které vedou ke změnám počtu jedinců - tedy natality, mortality a migrace (obr. 2.1). Uvažujme o změnách počtu mezi dvěma libovolně vymezenými časovými úseky. Označme počet jedinců určitého druhu, kteří se nyní, v čase t (z anglického *time* = čas), vyskytují ve vymezené populaci, jako N_t (z anglického *Number* = počet). Počet N_t ovšem závisí na počtu jedinců v předchozím časovém úseku, N_{t-1} , a samozřejmě také na změnách v populačních procesech, které nastaly od předchozího časového úseku do současnosti. Jak jsme již uvedli, změny v populačních procesech ve vymezeném časovém úseku jsou přitom dány počty nově narozených jedinců, B

(z anglického *Birth* = narození), čili natalitou, a počty zemřelých jedinců, D (z anglického *Death* = úmrtí), čili mortalitou. A samozřejmě, je-li populace otevřená, N_t se navíc zvětšuje o nově příchozí, I , čili imigranty, a zmenšuje o ty, kteří populaci opustili, E , čili emigranty. Tedy:

$$N_t = N_{t-1} + B - D + I - E.$$

V následujícím časovém úseku, N_{t+1} , můžeme očekávat:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E.$$

Při hodnocení populačního růstu je naším cílem porozumět hodnotě N_t a předpovědět hodnotu N_{t+1} , a to na základě rozboru populačních procesů (natality, mortality a migrace). Začneme libovolným sezónou, kterou označíme jako rovnou nule, a jí odpovídající počáteční velikost populace N_0 . Pro jednoduchost zatím předpokládejme uzavřenou populaci (tedy populaci bez migrace), ve které přesně o jednu sezónu později každý jedinec zahynul, a byl nahrazen v průměru potomstvem λ (lambda). Potom, když N_1 nazveme velikostí populace po jedné sezóně,

$$N_1 = \lambda N_0.$$

V druhé sezóně bude

$$N_2 = \lambda N_1 = \lambda (\lambda N_0) = \lambda^2 N_0,$$

ve třetí sezóně

$$N_3 = \lambda N_2 = \lambda (\lambda^2 N_0) = \lambda^3 N_0$$

a obecně po t sezónách

$$N_t = \lambda^t N_0. \tag{1}$$

Ve vztahu (1) je N_t velikost populace v sezóně t a hodnotu λ nazýváme **konečnou rychlostí růstu**. Důležité přitom je, že konečná rychlost růstu, která charakterizuje rychlost růstu populace, je *bezrozměrné* číslo. To znamená, že její hodnota nezávisí na časovém měřítku; je obecně vztažena k rychlosti růstu jakéhokoli jedince za sezónu. Exponenty λ v předchozích rovnicích jsou přitom členy geometrické řady. Model popisující konečnou rychlost růstu λ se proto nazývá geometrický, či - častěji - **exponenciální model růstu**.

Model (1) je zvláště vhodný pro představu neomezeného růstu populace. Představme si například samičku nějakého škodlivého motýla, jehož housenky ožírají listy ovocných stromů. Pro jednoduchost předpokládejme, že v sezóně N_0 se na jednom ovocném stromě úspěšně vylíhne pět samiček, z nichž každá naklade 200 vajíček. Za předpokladu, že polovinu vajíček tvoří samičky, bude podle rovnice (1) za tři roky velikost populace $N_3 = 100^3 \times 5 = 5.000.000$ samiček.

Tato rychlost názorně ukazuje, proč hmyz, vyskytující se v jednom roce na neškodné úrovni, se může v následujícím roce "z ničeho nic" stát obtížným škůdcem. Dosažená rychlost růstu λ (tedy počet kladených vajíček) je přitom zcela realistická; celá řada druhů hmyzu (a dalších organismů) je schopna se rozmnožovat ještě podstatně rychleji. Jistě, na druhou stranu, dosažená velikost populace realistická není. To, co bude bránit jejímu dosažení, jsou zpětné vazby znázorněné na obr. 1.1. V našem modelu (1) zatím máme jen pozitivní zpětnou vazbu – čím více bude jedinců, tím rychlejší bude růst populace. Ve skutečnosti se musí začít projevovat také negativní zpětné vazby, které budou rychlost růstu zpomalovat. O nich budeme hovořit poté, až si v následující kapitole ukážeme neomezený růst v poněkud složitější podobě.

2.3 Tabulky přežívání a množivosti

Populace jsou ale často tvořeny jedinci různého stáří, kteří se v závislosti na svém věku liší hodnotami natality a mortality. K vyjádření jejich populačního růstu pak budeme potřebovat tabulky přežívání a množivosti (life tables), které mají odlišné parametry natality a mortality v závislosti na věku jedinců. V nejjednodušším případě jsou takové tabulky konstruovány na základě pozorování stejně starých jedinců, sledovaných od narození až do smrti, které označujeme jako věkové kohorty. Příkladem je tabulka 2.1

Tabulka 2.1. Tabulka přežívání kohorty tisíce samiček hypotetického druhu. x = časový úsek; $S(x)$ = počet samiček žijících na počátku intervalu; $D(x)$ = počet samiček uhynulých v průběhu intervalu; $q(x) = D(x)/S(x)$, věkově specifická úmrtnost; $p(x) = 1 - q(x)$, pravděpodobnost, že samička přežije věkový interval; $l(x) = S(x)/S(0)$, věkově specifické přežívání; $m(x)$ = věkově specifická plodnost; H.R.R. = hrubá reprodukční rychlost, $R_0 = \sum_x l(x)m(x)$, čistá reprodukční rychlost. Podle Mertze (1970).

X	S(x)	D(x)	q(x)	p(x)	l(x)	m(x)	l(x)m(x)
0	1000	200	0,2	0,8	1	0	0
1	800	300	0,375	0,625	0,8	0	0
2	500	200	0,4	0,6	0,5	3	1,5
3	300	200	0,667	0,333	0,3	2	0,6
4	100	100	1,0	0	0,1	0	0
5	0	0			0		

$$\text{H.R.R.} = 5 \quad R_0 = 2,1$$

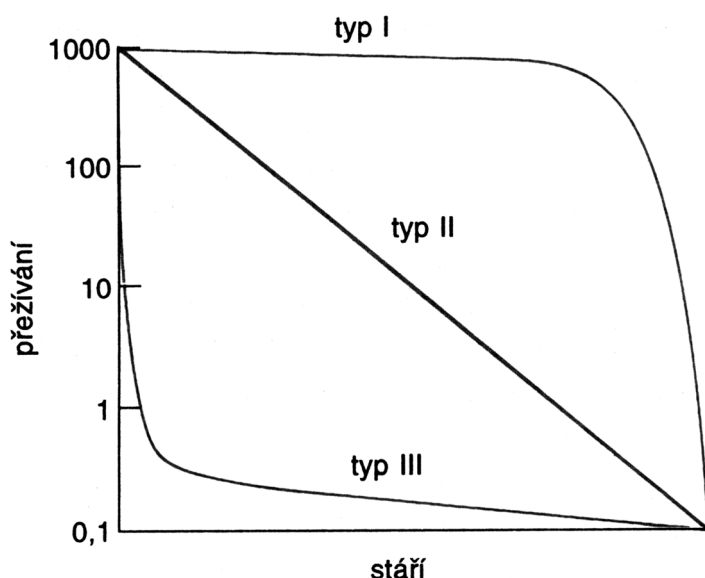
Tabulky přežívání jsou pro organismy s odděleným pohlavím zpravidla sestavovány pouze pro samičky a celková velikost populace je pak odhadnuta vynásobením počtu samiček poměrem pohlaví v dané populaci. V naší tabulce 2.1 sledujeme kohortu tisíce samiček v průběhu pěti časových úseků. Tabulka je hypotetická (nejde tedy o pozorování žádného konkrétního druhu), a to z důvodu jednoduchosti výpočtů. Časové úseky popisuje **parametr x** v prvním sloupci. Pod tímto úsekem si můžeme představit jakýkoli **časový interval**, od minuty, přes hodiny a dny až po roky - jeho délka bude záviset pouze na délce života organismu. Časový úsek $x = 0$ však většinou bude odpovídat novorozeným samičkám. Druhý sloupec tabulky, **$S(x)$** (z anglického Survivorship = přežívání), popisuje počet samiček skutečně žijících na počátku každého věkového intervalu x . Protože $S(0) = 1000$, sledujeme 1000 novorozených samiček. Budou-li pro náš hypotetický druh hodnoty x například roky, maximální délka života samičky tedy bude čtyři roky. Třetí sloupec tabulky, **$D(x)$** (z anglického Death = úmrtnost), popisuje počet samiček uhynulých v průběhu intervalu x . Tak například, protože $D(0) = 200$, od narození do počátku prvního roku života uhynie 200 samiček.

Čtvrtý sloupec tabulky, **$q(x)$** , popisuje **věkově specifickou úmrtnost**. To je pravděpodobnost, že samička žijící na počátku intervalu zemře v jeho průběhu. Je definována jako $q(x) = D(x)/S(x)$. Tak například věkově specifická úmrtnost novorozených samiček je $q(0) = 200/1000 = 0,2$. Pátý sloupec tabulky, **$p(x)$** (z anglického probability = pravděpodobnost), je doplňkem předchozího parametru a popisuje **pravděpodobnost, že samička věkový interval přežije**: $p(x) = 1 - q(x)$. Tak pravděpodobnost přežití novorozené samičky do počátku prvního roku života je $p(0) = 1 - 0,2 = 0,8$. Šestý sloupec tabulky, **$l(x)$** ,

popisuje **věkově specifické přežívání**. Je to poměr samic žijících od narození do věku x : $l(x) = S(x)/S(0)$. Pro novorozence je přežívání definováno jako $l(0) = 1$. Tak věkově specifické přežívání od narození do počátku prvního roku života je $l(1) = 800/1000 = 0,8$.

Věkově specifické přežívání $l(x)$ má často charakteristický tvar, specifický pro organismy s určitým způsobem života. Tradičně se rozlišují tři typy, označované římskými písmeny: typ I s minimální pravděpodobností úmrtí až do pozdního věku, typ II s pravděpodobností úmrtí nezávislou na věku a typ III s vysokou pravděpodobností úmrtí na začátku života, ale malou pravděpodobností v pozdějším věku (obr. 2.2).

Sedmý sloupec tabulky, $m(x)$, je **věkově specifická plodnost**. Náš hypotetický druh se začíná rozmnožovat ve druhém roce života, kdy každá samička produkuje v průměru tři potomky. Ve třetím roce má každá samička v průměru dva potomky. V posledním, čtvrtém roce života, se již nerozmnožuje.



Obr. 2.2. Klasifikace křivek věkově specifického přežívání $l(x)$ podle Pearl (1928) a Deeveyho (1947). Typ I (konvexní) - mortalita je minimální až do konce života (např. lidská populace v bohatých zemích). Typ II (přímkový) - pravděpodobnost úmrtí se s věkem nemění (např. semena v půdě). Typ III (konkávní) - mortalita je vysoká na počátku života, ale přeživší jedinci jsou dlouhověcí (např. mořské ryby, které produkují milióny jiker, z kterých jen velmi málo přežívá do dospělosti).

Součet všech potenciálních potomků jedné samičky, uvedený na konci sedmého sloupce, se označuje **H.R.R., hrubá reprodukční rychlost**, a v našem případě je roven pěti. Většina samic se však nerozmnožuje hrubou reprodukční rychlostí. Pravděpodobnost, že se samička dožije druhého roku, kdy se začíná rozmnožovat, je totiž jen $l(2) = 0,5$ a pravděpodobnost dožití třetího roku jen $l(3) = 0,3$. Skutečný počet potomků produkovaných samičkou věku x je dán součinem pravděpodobnosti, že se samička věku x dožije, a počtu potomků, která samička věku x produkuje: tedy součinem $l(x)m(x)$ z posledního sloupce tabulky. Součet těchto hodnot, uvedený na konci sloupce, se nazývá **čistá reprodukční rychlost, R_0** . Její vzorec je

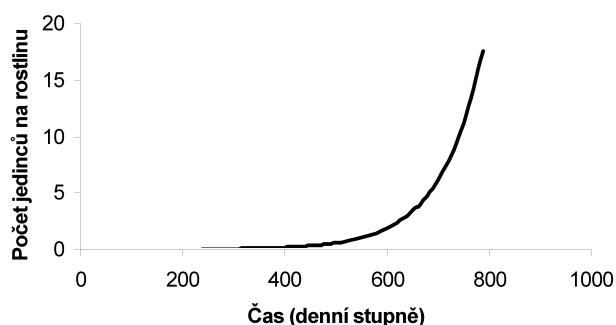
$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l(x)m(x) \quad (2),$$

kde symbol $\sum$ znamená součet, a $x=0$ pod tímto symbolem a ∞ nad tímto symbolem značí, že se má provést součet hodnot přes všechny věkové kategorie x . Čistá reprodukční rychlost je tak očekávané množství nových samic, které se v průměru narodí v průběhu celého života samičce vstupující do populace.

Čistá reprodukční rychlost R_0 bude realisticky popisovat růst populace jen tehdy, jestliže se parametry natality a mortality v jednotlivých věkových skupinách nebudou měnit v

čase. Ale v přírodních populacích se mění vlastnosti prostředí, a tím i vlastnosti jedinců a na ně navazující populační procesy a populační proměnné (obr. 2.1) Jsme-li však schopni získat odhad populačních procesů v měnícím se prostředí, můžeme pomocí tabulek přežívání stále porozumět hodnotám N_t a předpovídat hodnoty N_{t+1} . K tomu je možné použít postupu, založeného na maticovém počtu [takzvané Leslieho matice; Leslie (1945, 1948)]. Při použití počítače je pak možné sledovat i populační růst, který kolísá z roku na rok díky změnám prostředí a populační hustoty (např. Darwin a Williams 1964). Úvod do použití Leslieho matic čtenář najde např. v pracích Williamsona (1967, 1972) a Ushera (1972).

Pokud v populaci zůstávají konstantní parametry přežívání $l(x)$ a plodnosti $m(x)$, populace bez ohledu na počáteční podmínky směřuje ke stabilnímu věkovému rozložení. Když je stabilní věkové rozložení dosaženo, dále se nemění, a výsledná rychlost růstu je zase konečná rychlost růstu λ (vyjádřená na jedince za sezónu) (Sharpe a Lotka 1911). To tedy znamená, že po dosažení stabilního věkového rozdělení se populační růst zase stává exponenciálním. Příklad takového exponenciálního růstu je na obr. 2.3.



Obr. 2.3. Populační růst mšice kyjatky travní (*Metopolophium dirhodum*) po jarní migraci na ozimou pšenici. (Data podle Hoňka, nepublikováno).

Jelikož konečná rychlost růstu λ je výsledná rychlost zvětšování populace vyjádřená na jedince a na jednotku času bez ohledu na délku generace, a jelikož tato rychlost zvětšování je dosažena bez ohledu na počáteční věkové rozdělení, je jasné, že λ je jeden z nejdůležitějších parametrů charakterizujících populaci a její vývoj. Ale ekologové při popisu populačních charakteristik

obvykle nepoužívají λ , konečnou rychlost růstu, ale spíše její přirozený logaritmus ve tvaru:

$$r = \log_e \lambda \quad (3).$$

Hodnota r se nazývá **vnitřní rychlost růstu**. Z rovnice (3) vyplývá, že $\lambda = e^r$, kde e je základ přirozených logaritmů.

2.4 Populační regulace

V předchozí kapitole jsme vůbec nemluvili o tom, jak mohou být populační procesy ovlivněny zpětnými vazbami přes vlastnostmi prostředí a vlastnostmi jedinců (obr. 2.1).

Definujme se nyní populační změnu ΔN mezi dvěma časovými úseky jako $\Delta N = N_t - N_{t-1}$.

Vydělením populační změny ΔN velikostí populace na počátku časového intervalu dostaneme rychlost růstu R , vztahenou na jednoho jedince:

$$R = \frac{\Delta N}{N_{t-1}} = \frac{N_t - N_{t-1}}{N_{t-1}} \quad (4)$$

Ze vztahu (4) vyplývá, že velikost populace na konci časového úseku N_t bude, po jednoduché algebraické úpravě $RN_{t-1} = N_t - N_{t-1}$, rovna

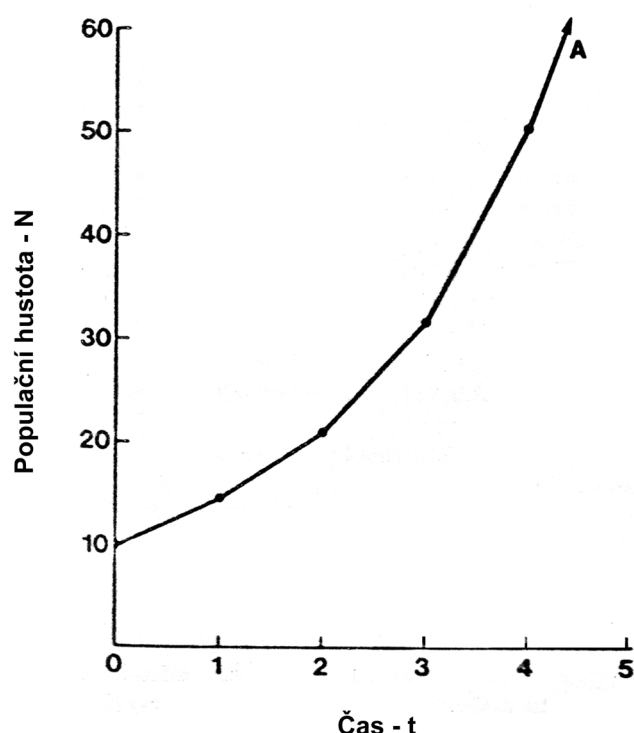
$$N_t = N_{t-1} + R N_{t-1} \quad (5).$$

Z rovnice (5) pak můžeme počítat velikost populace na konci časového intervalu N_t z velikosti populace na jeho začátku, N_{t-1} , a rychlosti růstu na jedince, R . Jako ukázkou populačního růstu podle vztahu (5) si definujeme populaci s počáteční velikostí $N_0 = 10$ a konstantní rychlostí růstu na jedince $R = 0,5$. V časovém úseku N_1 a N_2 pak podle rovnice (5) dostaneme:

$$N_1 = 10 + 0,5 \times 10 = 15$$

$$N_2 = 15 + 0,5 \times 15 = 22,5$$

Když budeme dosazovat pro další časové úseky (a čtenář by si to měl vyzkoušet; pohodlně se tyto příklady řeší např. v tabulkovém procesoru, který Vám k tomu může automaticky malovat i grafy), dostaneme růst populace znázorněný na obr. 2.4. Ten odpovídá exponenciálnímu neboli geometrickému růstu (rovnice 1), který jsme si znázornili na obr. 2.3.



Obr. 2.4. Populační dynamika ovládaná pozitivní zpětnou vazbou podle vztahu (5). Počáteční velikost populace $N_0 = 10$, $R = 0,5$. Podle Berrymana (1981).

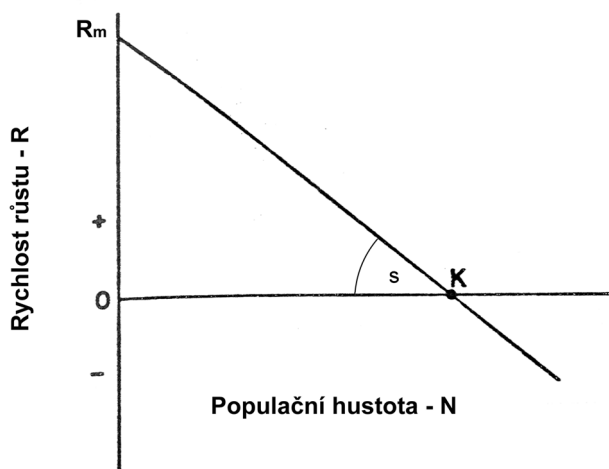
V roce 1798 reverend Thomas Malthus dokončil dílo „An Essay On the Principle of Population As It Effects the Future Improvements of Society“. Psal o tom, že v populacích, které jsou příliš početné, začíná intenzivní boj o zmenšující se zdroje a předpokládal, že k tomu dochází tehdy, když požadavky na zdroje přesáhnou zásoby. Podle Malthuse (1798) pak rovnováha mezi zásobami a požadavky může být obnovena jedině změnami v populačních procesech: natalitě, mortalitě a migraci.

Toto pojetí vyvolalo ve své době řadu ideologických sporů, které úplně neutichly dodnes. Moderní pohled na tuto problematiku z hlediska růstu lidské populace a dostupnosti zdrojů pro tento růst čtenář najde v kapitole xx. Malthusův koncept boje o život však každopádně vedl přímo k Darwinově (1859) a Wallaceově evoluční teorii, hrál velmi důležitou roli v základech matematické ekologie, která byla

budovaná Verhulstem (1838), Lotkou (1925) a Volterrou (1926), a významně se uplatňuje v ekologické teorii dodnes – Thomas Malthus bývá mnohými ekology pokládán za "otce populační ekologie".

Přijmeme proto Malthusovu teorii a pokračujeme v modelování: rychlost růstu na jedince, R , bude závislá na populační hustotě. Při nízké populační hustotě bude velká natalita a imigrace a malá mortalita a emigrace. Rychlost růstu na jedince se bude blížit svému maximu, které označíme R_m . Jak bude populační hustota vzrůstat, natalita a imigrace budou klesat, zatímco mortalita a emigrace budou vzrůstat. Tím bude klesat rychlost růstu na

jedince. Za předpokladu lineárního poklesu rychlosti růstu se vzrůstající populační hustotou získáme vztah, znázorněný na obr. 2.5.



Obr. 2.5. Lineární pokles rychlosti růstu na jedince R se vzrůstající populační hustotou N . K je populační hustota odpovídající nosné kapacitě prostředí a s je interakční koeficient. Podle Berrymana (1981).

dostupných zdrojů. Malthusiánský pojem boje o přežití je vyjádřen součinem sN této rovnice. Jak vzrůstá populační hustota, sílí boj o limitující zdroje. To se formálně projeví růstem součinu sN a poklesem rychlosti růstu R . Tímto způsobem je rychlost růstu regulována populační hustotou; říkáme, že populace je vystavena *hustotně závislé regulaci*.

Interakční koeficient s z rovnice (6) však nutně nemusí být negativní. V případě, kdy jedinci kooperují, např. při získávání potravy nebo při úniku predátorům, může mít také pozitivní hodnotu. Navíc, přinejmenším teoreticky, ale v některých přirozených populacích i pro značný rozsah skutečných populačních hustot, nemusí při určitých populačních hustotách docházet k žádným patrným interakcím mezi populační hustotou a rychlostí růstu. Pak bude interakční koeficient s nulový a rychlost růstu na jedince bude rovna svému maximu, protože rovnice (6) se redukuje na $R = R_m$. Zcela obecně můžeme psát:

$$\left\langle \begin{array}{l} \text{Realizovaná rychlost} \\ \text{růstu na jedince} \end{array} \right\rangle = \left\langle \begin{array}{l} \text{Maximální rychlost} \\ \text{růstu na jedince} \end{array} \right\rangle + \left\langle \begin{array}{l} \text{Intenzita interakce} \\ \text{mezi jedinci} \end{array} \right\rangle \times \left\langle \begin{array}{l} \text{Populační} \\ \text{hustota} \end{array} \right\rangle$$

$$R = R_m + s N$$

V případě, že interakční koeficient s je negativní, je tento zápis totožný s rovnicí (6). Interakční koeficient v tomto případě popisuje sílu **vnitrodruhové konkurence**.

Začleněním hustotně závislé regulace do našeho populačního modelu získáme systém složený ze 2 procesů: pozitivního růstového procesu, popsaného rovnicí (5) $N_t = N_{t-1} + R N_{t-1}$ a negativního růstového procesu, popsaného rovnicí (6) $R = R_m - sN$. Regulační proces je celkově ovládán negativní zpětnou vazbou, protože výstupní proměnná R v rovnici (6) je

Lineární pokles rychlosti růstu na jedince je matematicky vyjádřen přímkou s negativním sklonem:

$$R = R_m - sN \quad (6),$$

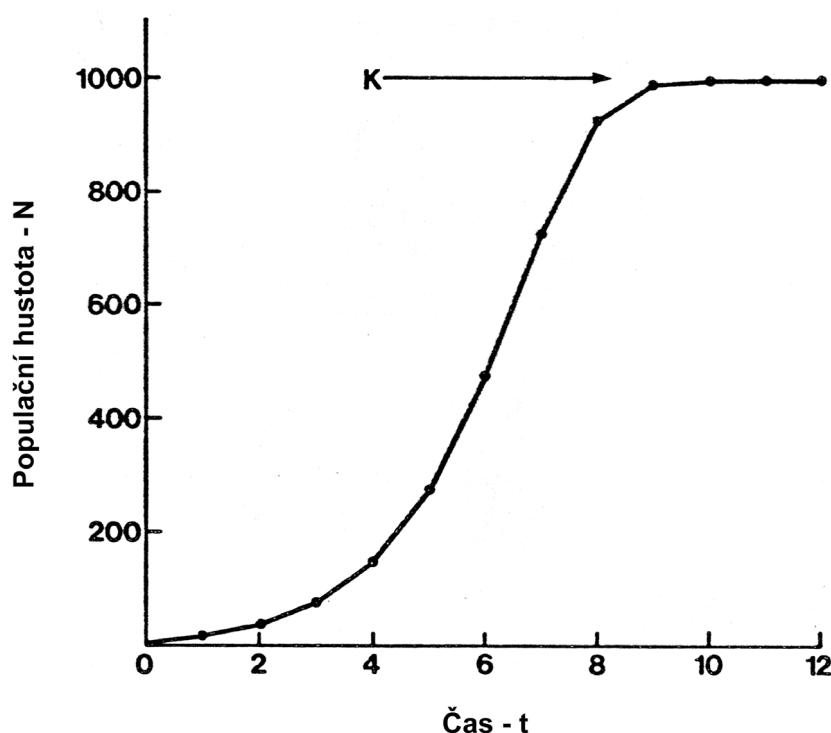
kde R_m , průsečík s osou y , je maximální rychlost růstu na jedince a s je sklon přímky, který reprezentuje sílu interakce mezi jedinci v populaci, a označuje se jako *interakční koeficient*. Negativní znaménko před s znamená, že každý jedinec má negativní vliv na ostatní členy populace. Jinými slovy, každý nový jedinec v populaci inhibuje reprodukci a přežívání o velikost s , protože odstraňuje určitou část

nepřímo úměrná vstupní proměnné, populační hustotě N . Tedy, čím *větší* je populační hustota, tím *menší* bude rychlost růstu. A naopak: čím *menší* bude populační hustota, tím *větší* bude rychlost růstu.

Populační model popisující hustotně závislou regulaci získáme dosazením hodnoty rychlosti růstu na jedince R z rovnice (6) za hodnotu R v rovnici (5):

$$N_t = N_{t-1} + (R_m - s N_{t-1}) N_{t-1} \quad (7).$$

Při hodnocení dynamiky navrženého modelu (7) začneme určitou populační hustotou, např. $N_0 = 10$ jedinců, maximální rychlostí růstu na jedince v daném prostředí $R_m = 1$ a interakčním koeficientem v daném prostředí $s = 0,001$. Populační hustota podle rovnice (7) bude v prvním časovém úseku $N_1 = N_0 + (R_m - s N_0) N_0$. Tedy, po dosazení počátečních hodnot, $N_1 = 10 + (1 - 0,001 \times 10) \times 10 = 19,9$. V druhém časovém úseku dostaneme $N_2 = 19,9 + (1 - 0,001 \times 19,9) \times 19,9 = 39,4$. Když budeme stejným způsobem postupovat ve výpočtech dále (a čtenář by si měl výpočty skutečně zkusit, nejlépe zase v tabulkovém procesoru) dostaneme růstovou křivku znázorněnou na obr. 2.6.



Obr. 2.6. Rozdílový logistický růst populace pro počáteční populační hustotu $N_0 = 10$, maximální rychlost růstu na jedince $R_m = 1$, interakční koeficient vnitrodruhové konkurence $s = 0,001$ a nosnou kapacitu prostředí $K = 1000$. Podle Berrymana (1981).

Obrázek ukazuje, že populace roste nejprve rychle, ale pak se rychlost zpomaluje s tím, jak se velikost populace blíží k rovnovážné populační hustotě 1000 jedinců. Rovnovážná hustota, označená na obr. 2.6 (a předchozím obr. 2.5) jako K , je charakteristickou hodnotou modelu, která je dosažena, když rychlost růstu populace na jedince poklesla na nulovou hodnotu. Je označována jako *nosná kapacita prostředí*, protože to je populační hustota v okamžiku, kdy je všechen životní prostor plně využit a neexistuje další prostor pro růst populace.

Z obr. 2.5 vidíme, že nosná kapacita prostředí K má vztah k maximální rychlosti růstu na jedince R_m i k interakčnímu koeficientu s , který charakterizuje pokles rychlosti růstu v závislosti na populační hustotě. Protože interakční koeficient popisuje sklon přímky, rovný

tangentě úhlu, s může být vyjádřen jako $s = \frac{R_m}{K}$. Nosná kapacita prostředí K je v tomto vztahu rovna $K = \frac{R_m}{s}$. Skutečně, v našem příkladu na obr. 2.6 je $K = \frac{1}{0,001} = 1000$.

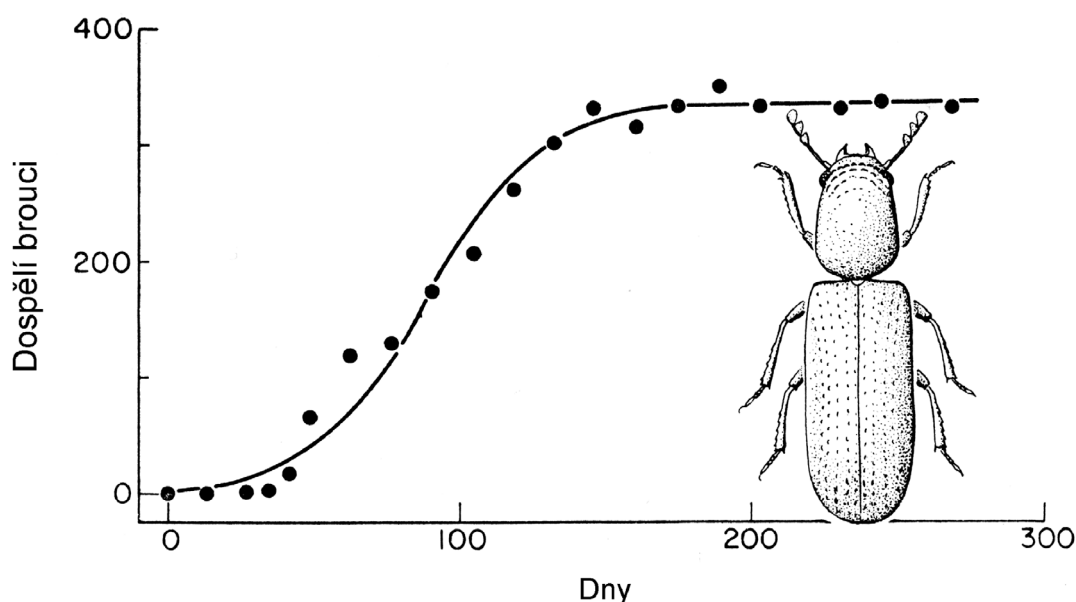
Samozřejmě, rovnici (7) může přepsat tak, že za interakční koeficient s dosadíme $\frac{R_m}{K}$ a tak do rovnice dostaneme nosnou kapacitu prostředí:

$N_t = N_{t-1} + (R_m - \frac{R_m N_{t-1}}{K}) N_{t-1}$. Vytknutím R_m před závorku dostaneme tvar:

$$N_t = N_{t-1} + R_m (1 - \frac{N_{t-1}}{K}) N_{t-1} \quad (8).$$

Tato formulace je již podobná tzv. *logistické rovnici* populačního růstu, která byla (nikoli v našem rozdílovém, ale v diferenciálním tvaru) navržena již v první polovině devatenáctého století matematikem Verhulstem (Verhulst 1839). Termín „logistický“ je převzatý z angličtiny a znamená „týkající se přesunů, ubytování a zásobování vojska“; odvolává se tedy na problém přidělování nedostatkových zdrojů pro rozšířenou populaci.

„Ekonomika“ je v tomto systému zobrazována členem $\frac{N}{K}$, který představuje vztah mezi požadavky a zásobami. K , nosná kapacita tohoto systému, je definovaná jako celková populace, které zdroje v daném prostředí mohou uživit. Příklad logistického růstu populace je na obr. 2.7.



Obr. 2.7. Logistický růst zrnažravých brouků *Rhizopertha dominica* v deseti gramech pšeničných obilí. Podle Crombieho (1945).

2.5 Populační regulace s časovým zpožděním

Z rovnice (7) a (8) je patrné, že populační hustota v čase t je určována populační hustotou v předchozím časovém intervalu $t+1$. Růst populace přestává být neomezený, zpomaluje se s tím, jak roste velikost populace, a úplně se zastavuje v okamžiku, kdy populace dosáhne nosné kapacity prostředí.

Samozřejmě, v negativní zpětné vazbě ale může být zabudováno i delší časové zpoždění než je jeden časový úsek (například za situace, kdy jarní množství pastvy bude záviset na intenzitě spásání, a tedy populační hustotě skotu, v předchozím roce).

Předpokládejme nyní, že hustotně závislé interakce jsou ovlivněné velikostí populace před dvěma časovými úseky. Rovnice systému bude buď

$$N_t = N_{t-1} + (R_m - sN_{t-2})N_{t-1} \quad (9),$$

jestliže použijeme rozdílový vztah s interakčním koeficientem s , a nebo

$$N_t = N_{t-1} + R_m \left(1 - \frac{N_{t-2}}{K}\right) N_{t-1} \quad (10),$$

jestliže použijeme rozdílový vztah s nosnou kapacitou prostředí K .

Dynamiku těchto rovnic nyní hodnotíme při použití stejných hodnot parametrů, jaké jsme použili při hodnocení znázorněném na obr. 2.6. Abychom mohli výpočet zahájit, potřebujeme znát populační hustotu ve dvou časových úsecích před začátkem pozorování. Položme $N_0 = N_1 = 10$ a zahajme výpočet třeba podle rovnice (9):

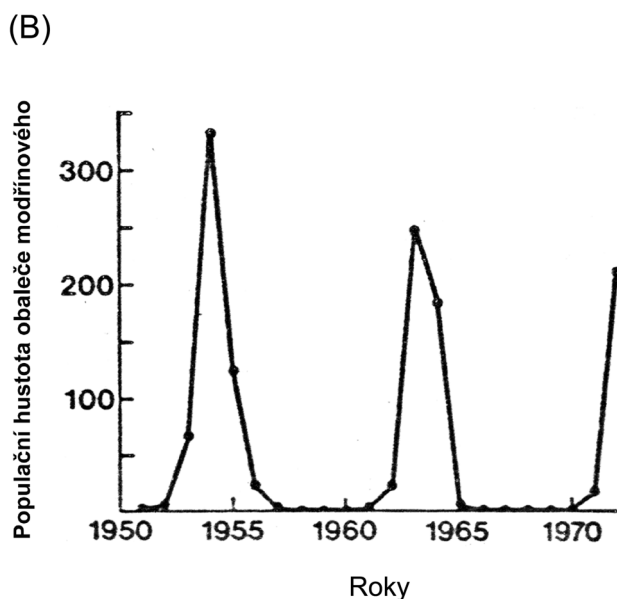
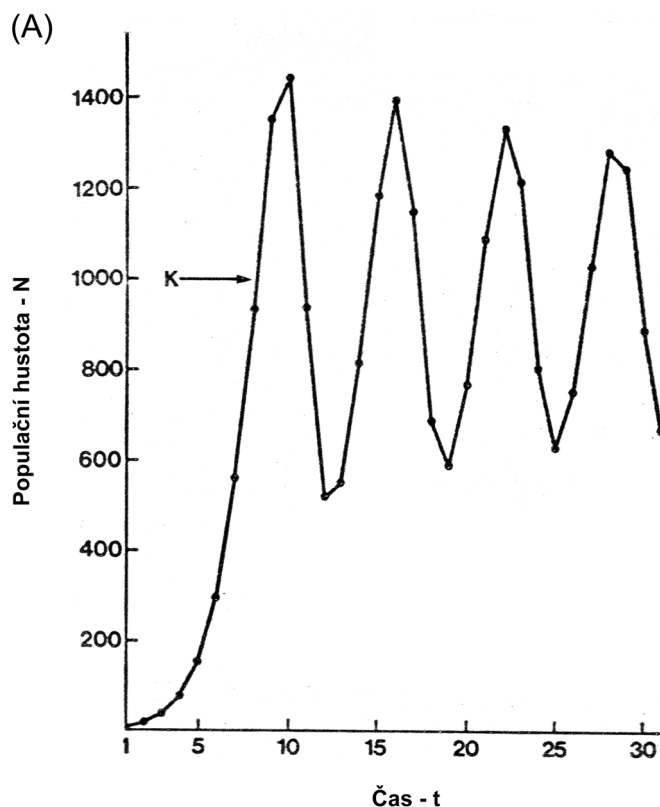
$$N_2 = N_1 + (R_m - sN_0)N_1 = 10 + (1 - 0,001 \times 10) \times 10 = 19,9$$

$$N_3 = 19,9 + (1 - 0,001 \times 10) \times 19,9 = 39,6$$

$$N_4 = 39,6 + (1 - 0,001 \times 19,9) \times 39,6 = 78,4$$

Budeme-li pokračovat, dostaneme populační dynamiku znázorněnou na obr. 2.8A. Jak vidíme, delší časové zpoždění v negativní zpětné vazbě způsobilo, že populace, která se blížila k rovnovážnému stavu bez oscilací (obr. 2.6), se nyní chová cyklicky. Její chování tak připomíná pravidelné populační cykly, jejichž příklad je na obr. 2.8B.

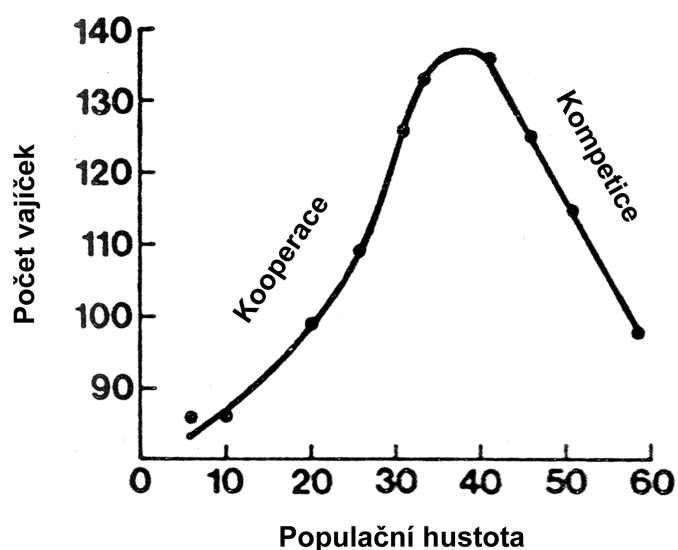
Populační cykly jsou tedy vyvolávány delším časovým zpožděním v působení regulační negativní zpětné vazby. Rozhodující roli v chování cyklujících populací hraje prostředí a charakter negativní zpětné vazby, která v něm působí. Tak např. v případě obaleče modřínového na obr. 2.8B to je množství sekundárních metabolitů v jehličí stromů, které brání žíru housenek. Množství těchto metabolitů v jehlicích kolísá, protože jeho energeticky náročná produkce je ovlivněna intenzitou žíru housenek.



2.6 Mnohonásobné rovnovážné stavy

V kapitole 2.4 jsme konstatovali, že interakční koeficient s může být pozitivní i negativní. Podívejme se nyní na případy, kdy interakční koeficient s s rostoucí populační hustou skutečně roste a má tedy pozitivní znaménko. To je typické pro sociálně žijící živočichy se složitým kooperativním chováním a dělbou práce (jako jsou mravenci, včely nebo termity); v tomto případě mají kooperativní procesy pozitivní zpětnovazebný vliv, protože je nasnadě, že šance průměrného jedince na přežití poroste s populační hustotou. Ale, při extrémně nízkých populačních hustotách, se bude kooperativní pozitivní zpětná vazba uplatňovat i pro jiné skupiny živočichů, a to přinejmenším pro ty, kteří se rozmnožují pohlavně. Samozřejmě, kooperace je vždy nutná při nalézání partnera - a při extrémně nízkých populačních hustotách bude tedy prudce stoupat pravděpodobnost vymření populace. Jak však populační hustota roste, začíná zpravidla dominovat negativní zpětná vazba. Takže, vztah mezi rychlostí růstu na jedince a populační hustotou je zpravidla *unimodální*, jak ukazuje obr. 2.9.

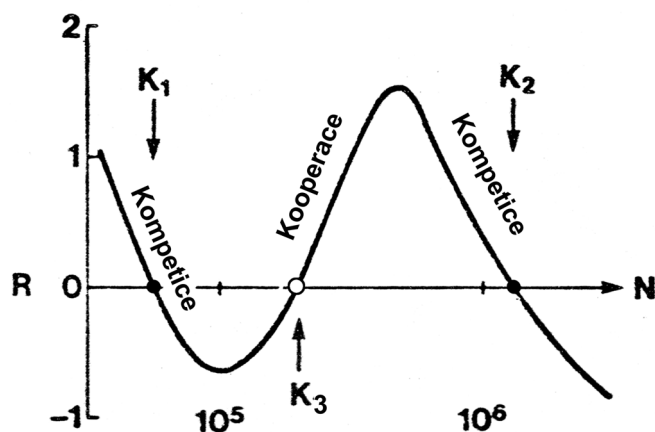
Obr.2.8. (A) Populační dynamika podle modelu (9). Počáteční populační hustota $N_0 = N_1 = 10$, maximální rychlost růstu na jedince $R_m = 1$, interakční koeficient vnitrodruhové konkurence $s = 0,001$ (nosná kapacita prostředí $K = 1000$), časové zpoždění $T = 2$. (B) Populační cykly obaleče modřínového (*Zeiraphera griseana*) v horských lesích švýcarských Alp. Podle Berrymana (1981).



Obr. 2.9. Vztah mezi populační hustotou a natalitou (počet vajíček kladených samičkou) zavíječe *Ephestia kuehniella*. Podle Berrymana (1981).

Ale pozitivní a negativní zpětná vazba spolu mohou interagovat i složitějšími způsoby a vést ke komplexním změnám populační dynamiky. Názorný příklad poskytuje populační dynamika agresivních lýkožrovitých brouků (obr. 2.10). Zdravé stromy se proti útoku brouků brání vylučováním pryskyřice, a tak brouci, kteří napadnou zdravý strom, brzy zahynou. Ale brouci mají agregační feromon: první imigranti, kteří na stromě přistanou, vylučují látky, kterými lákají k útoku na stejný strom další jedince. Při silném napadení jsou tak schopni zdolat i zdravý strom „hromadným útokem“. Samozřejmě, při nízkých populačních hustotách jsou schopni napadat pouze

mrtvé nebo silně oslabené stromy. Jejich populační hustota bude řízena negativní zpětnou vazbou a ustálí se na nosné kapacitě K_1 (obr. 2.10), která odpovídá množství mrtvých a beztak umírajících stromů. Je nasnadě, že při této nosné kapacitě lýkožrout škodit nebude. Ovšem, díky kalamitám, např. po rozsáhlých vichřicích, se lýkožrout může dramaticky namnožit. Potom, zvláště např. v stejnověkových smrkových monokulturách, může „hromadným útokem“ překonat obranné mechanismy zdravých stromů. První „padlí“ brouci v této bitvě jsou díky agregačním feromonům rychle nahrazováni novými útočníky, zdravé stromy rychle podléhají a populace lýkožrouta roste díky pozitivní zpětné vazbě. Rychlost růstu se bude zvětšovat tak dlouho, než se populace začne blížit nové nosné kapacitě prostředí (na našem obrázku K_2). Ta, jak se dá očekávat, odpovídá zničenému lesu. V celé interakci se tedy bude tak, jak se mění charakter zpětné vazby, střídát negativní (vnitrodruhová konkurence) a pozitivní (vnitrodruhová kooperace) znaménko interakčního koeficientu s .

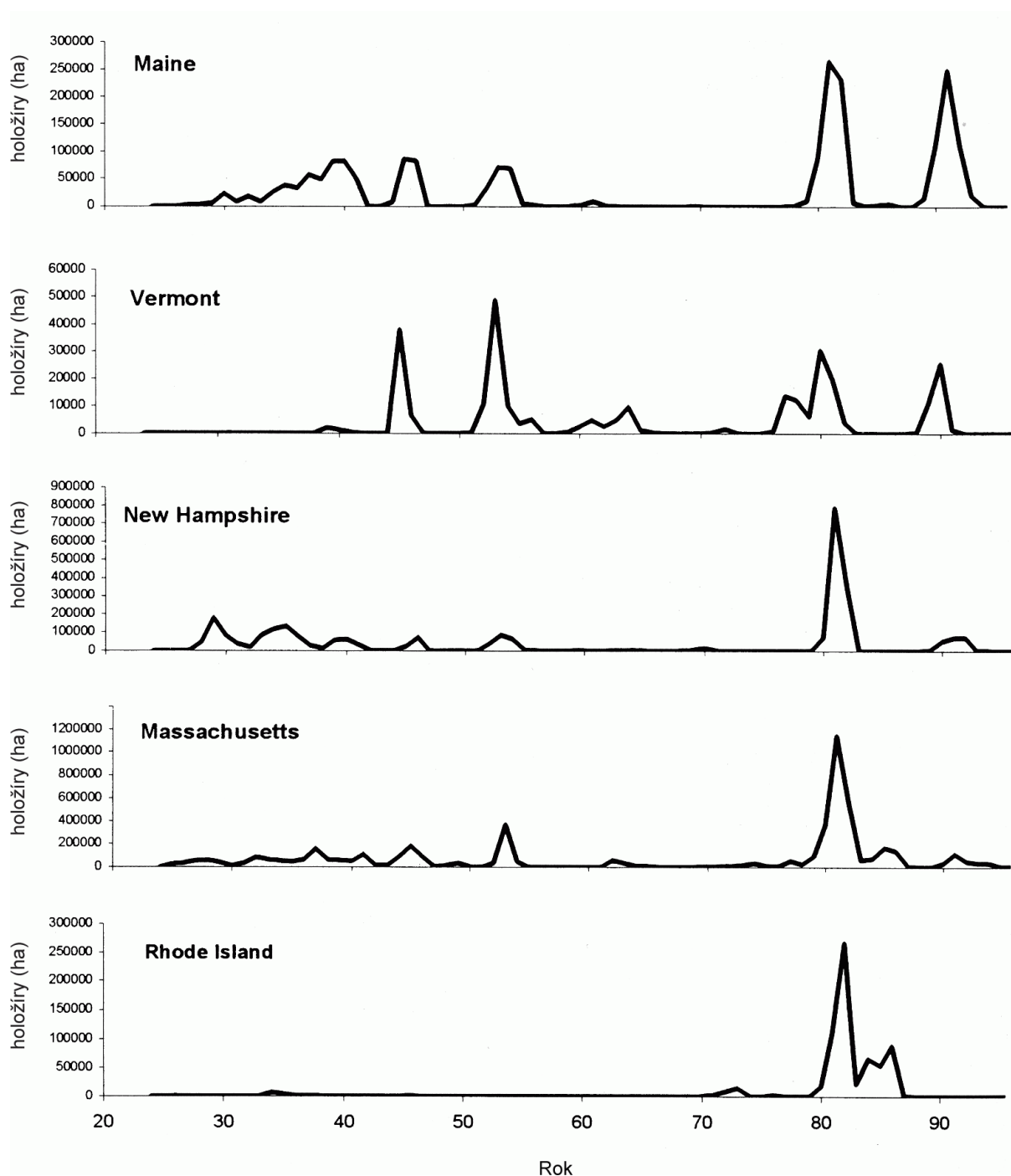


Obr. 2.10. Multimodální vztah mezi rychlostí růstu na jedince R a populační hustotou N lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). K_1 a K_2 jsou dvě nosné kapacity, oddělené nestabilním prahem K_3 . Podle Berrymana (1981).

Na celém příběhu je nejpodstatnější nestabilní práh. Na obr. 2.10 je označený jako nosná kapacita K_3 , která od sebe odděluje dva stabilní stavy K_1 a K_2 , charakterizující nízkou a vysokou rovnovážnou populační hustotu. Populace, která bude v blízkosti nestabilního prahu K_3 , bude mít kritickou velikost: buď K_3 nedosáhne a vrátí se zpět na nízkou rovnovážnou populační hustotu, a nebo K_3 přesáhne a poroste až do dosažení vysoké rovnovážné hustoty K_2 . V této souvislosti se někdy hovoří o *endemické* (K_1) a *epidemické* (K_2) velikosti populace. Je nasnadě, že prognóza epidemické gradace se může opírat o znalost nestabilního

prahu K_3 . V našem případě bude rozhodovat o tom, zda bude lýkožrout napadat jen mrtvé a oslabené stromy, a nebo se přemnoží a způsobí ekologickou katastrofu. Bohužel, jako řada jiných podstatných věcí v životě, tato kritická populační hustota se velmi obtížně odhaduje.

Jistě, koncept několika rovnovážných stavů, navzájem oddělených nestabilními prahy, má velký aplikační potenciál. I populace řady jiných škůdců mají patrně velmi často přinejmenším dva rovnovážné stavy s endemickou a epidemickou úrovní velikosti populace, které jsou oddělené nestabilním prahem (viz např. Clark 1964). V případě, že taková populace zachovává po dlouhou dobu víceméně ustálenou populační hustotu, a pak náhle prochází extrémně velkými oscilacemi, hovoříme o populačních gradacích. Příklady populačních gradací jsou na obr. 2.11.



Obr. 2.11. Gradace housenek bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*) v pěti amerických státech. Podle Liebholda et al. (2000).

Jistě nepřekvapí, že koncept mnohonásobných rovnováh oddělených nestabilními prahy má využití i při managementu užitečných populací, kdy nám jde naopak o udržení populace na vysoké rovnovážné populační hustotě. Politováníhodné příklady, často patrně nenávratného náhlého poklesu populační hustoty, lze najít v rybích populacích, a to z oblastí, kde se soustřeďuje ekonomicky nejvýznamnější část světového rybolovu. Právě populace

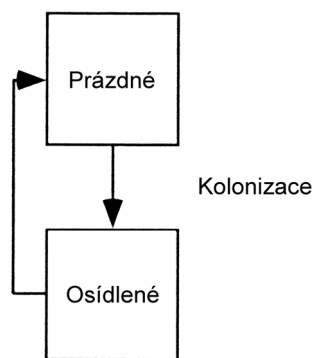
hospodářsky nejdůležitějších ryb, jako jsou ančovičky, sledi a sardinky, skutečně mají rovnovážnou populační hustotu, zajišťující trvale udržitelný výnos, ale, bohužel, také kritickou populační hustotu, odpovídající nestabilnímu prahu, po jejímž překročení (a lhostejno, že zpravidla nezáměrným přelovením) se populace nevrátí do původního rovnovážného stavu, ani když intenzita rybolovu dramaticky poklesne. Drastické změny v celosvětových zásobách užitkových ryb tak mohou nastat jen při malé změně intenzity lovu. A dokonce, drastický pokles může nastat i při nezměněné intenzitě lovu, jestliže poklesne nosná kapacita prostředí díky zhoršení podmínek, např. při nepřízní počasí.

Poznání mnohonásobných rovnovážných stavů může být důležité i pro management celých ekosystémů na regionální úrovni a pro pochopení globálních změn, souvisejících s rostoucí koncentrací CO₂ v atmosféře, oslabením ozónové vrstvy, kácením tropických pralesů, šířením pouští, populační explozí v subsaharské Africe atd. Všechny tyto případy mohou dobře vést ke komplexním, nelineárním odpovědím populací, ale i celých ekosystémů, a my musíme být schopni je předvídat.

2.7 Metapopulační dynamika

Na závěr této kapitoly se vraťme ještě jednou k obr. 2.1 a podívejme se blíže na vliv dalších populačních proměnných. Doposud jsme hovořili zejména o populační hustotě. Ale pro dynamiku růstu populací bude velmi důležitá i distribuce populace. Ve skutečnosti je většina populací tvořena víceméně izolovanými částmi, a populační dynamika může být v jednotlivých částech zcela odlišná díky vlivu prostředí. Samozřejmě, v jednotlivých částech populace se mohou podstatně lišit i vlastnosti jedinců. Toho si jako první všimli populační genetici, kteří záhy zjistili rozdíly v genové frekvenci a začali modelovat tok genů a genetickou izolaci v rámci fragmentovaných populací. Jak se dalo očekávat, ukázalo se, že populace mnoha druhů nejsou tvořeny izolovanými populacemi, ale jsou složeny z lokálních populací, navzájem propojených migranty.

Levins (1969, 1970) zavedl pojem „metapopulace“ pro fragmentovanou populaci, ve které můžeme populační dynamiku sledovat na dvou úrovních: v rámci lokálních populací, které obývají individuální stanoviště, a mezi lokálními populacemi. V nejjednodušší podobě jedinci v rámci jedné metapopulace kolonizují neosídlená stanoviště, ale po určité době tam zase vymřou. Ovšem, co je podstatné, tento cyklus se může opakovat, protože jedinci mohou v rámci metapopulace znovu migrovat z osídlených stanovišť. Schématicky tyto přechody mezi osídlenými a neosídlenými stanovišti znázorňuje obr. 2.12. V důsledku rovnováhy mezi náhodným vymíráním a rekolonizací může metapopulace trvale přežívat, a to přesto, že její lokální populace jsou nestabilní, tedy vymírají a znovu rekolonizují jednotlivá stanoviště.



Obr. 2.12. Přechody mezi osídlenými a neosídlenými stanovišti v rámci jednoduchého metapopulačního modelu. Podle Hastingse (1997).

Hanski se svými spolupracovníky (Hanski 1991, 1999; Hanski et al. 1995) ukázal, že velikost lokálních populací může stoupat jednak s tím, jak roste poměr osídlených stanovišť, protože s rostoucím poměrem osídlených stanovišť má metapopulace v průměru více kolonizátorů, a že zároveň, s rostoucí velikostí lokálních populací, může klesat pravděpodobnost vymření. Některé složitější metapopulační modely proto předpokládají, že rychlost vymírání klesá s rostoucím poměrem osídlených stanovišť. Je zajímavé, že tyto modely často znovu vedou k mnohonásobným rovnovážným stavům, navzájem odděleným nestabilními prahy. Nad nestabilním prahem jsou velikosti lokálních populací dostatečné na to, aby rychlost vymírání byla malá, a takové metapopulace přežívají na relativně velkém poměru stanovišť, který můžeme

přirovnat k vysoké rovnovážné populační hustotě K_2 z obr. 2.10. Naopak, pod nestabilním prahem je průměrná velikost lokálních populací nedostatečná na to, aby zabránila masivnímu vymírání, a poměr osídlených stanovišť klesne na hodnotu, kterou můžeme přirovnat k nízké rovnovážné populační hustotě K_1 . Rovnovážná hodnota pod nestabilním prahem buď může být tak nízká, že populace přežívá pouze na nejpriznivějších stanovištích, a nebo, v horším případě, bude rovna nule a celá metapopulace vymře.

Lze proto očekávat, že různé populace stejného druhu mohou obývat buď nízký nebo vysoký poměr z celkového počtu dostupných stanovišť (tj., odpovídat alternativním rovnovážným stavům), ale nikoli poměr, který leží mezi těmito hodnotami (a blíží se nestabilnímu prahu). Některé populace se tak skutečně chovají a mají v rámci jednotlivých metapopulací bimodální rozložení četnosti osídlení (tedy takové, že je osídleno hodně nebo málo stanovišť, ale nikoli intermediální počet). Je nasnadě, že identifikace alternativních rovnovážných metapopulačních stavů a jejich nestabilního prahu má opět, stejně jako v nefragmentovaných populacích, ohromný praktický význam. Jestliže jsme v nefragmentovaných populacích zdůrazňovali význam mnohonásobných rovnováh pro regulaci škůdců a hospodářsky využívaných populací, je zřejmé, že v případě metapopulací bude mít identifikace mnohonásobných rovnovážných stavů význam zejména v ochraně ohrožených druhů, a to zejména tehdy, jestliže při poklesu pod nestabilní prah bude poměr kolonizovaných stanovišť roven nule. Všimněte si zejména jednoho podstatného faktu plynoucího z metapopulačních modelů s několika rovnovážnými stavy: velikost celé metapopulace může velmi náhle vzrůst, ale bohužel, také dramaticky poklesnout až k úplnému vymření, a to při malém posunu v poměru obývaných stanovišť v okolí nestabilního prahu.

3 Mezidruhové interakce

Mezidruhové interakce mohou nabývat nesčetných podob. Nicméně, podobně jako nejrozmanitější typy populačních dynamik, se kterými jsme se seznámili v minulé kapitole, byly v posledku zapříčiněny pouze třemi základními populačními procesy - natalitou, mortalitou a migrací - všechny mezidruhové interakce jsou rovněž zapříčiněny několika základními vlivy (byť s nesmírným množstvím variací), které lze klasifikovat jako pozitivní (+), negativní (−) nebo neutrální (0) (tabulka 3.1).

Tabulka 3.1. Symbolické vyjádření vlivu dvou druhů na vzájemné přežívání, růst a plodnost (+ = pozitivní vliv, - = negativní vliv, 0 = žádný vliv). ++ = mutualismus, 0 + = komensalismus, - + = predace, 0 0 = neutralismus, - 0 = amensalismus, - - = konkurence.

	Druh 1	Druh 1	Druh 1
Druh 2	++		
Druh 2	0 +	0 0	
Druh 2	- +	- 0	- -

Interakce typu 0 + se označuje jako komensalismus. Příkladem snad může být saprofytický vztah mezi houbou a vyšší rostlinou (problematicnost komensalismu si můžeme ozřejmit přirovnáním k hostu a hostiteli – host může být za určitých okolností vždy nevítaným, například když je hostitel nemocný nebo stresovaný). Opakem komensalismu je interakce - 0, označovaná jako amensalismus. Často citovaným, byť poněkud problematickým příkladem je allelopatie rostlin, kdy toxické metabolické produkty produkované jedním druhem brání růstu druhého druhu (viz Harper 1977). Pokud organismy nevykazují vzájemný vliv (0 0), hovoříme někdy o neutralismu. Ostatními třemi případy, mezidruhovou konkurencí (- -), mutualismem (++) a predací (- +), se nyní budeme zabývat podrobněji.

3.1 Konkurence

Mezidruhová konkurence je jedním z nejzákladnějších ekologických jevů, který ovlivňuje nejen současné zastoupení organismů, ale také jejich evoluci. Její podstata tkví v tom, že plodnost, délku života nebo růst jedinců jednoho druhu omezují jedinci jiného druhu, a to v důsledku přímých (interferenčních) nebo nepřímých (exploatačních) mechanismů odčerpávání společně sdílených zdrojů.

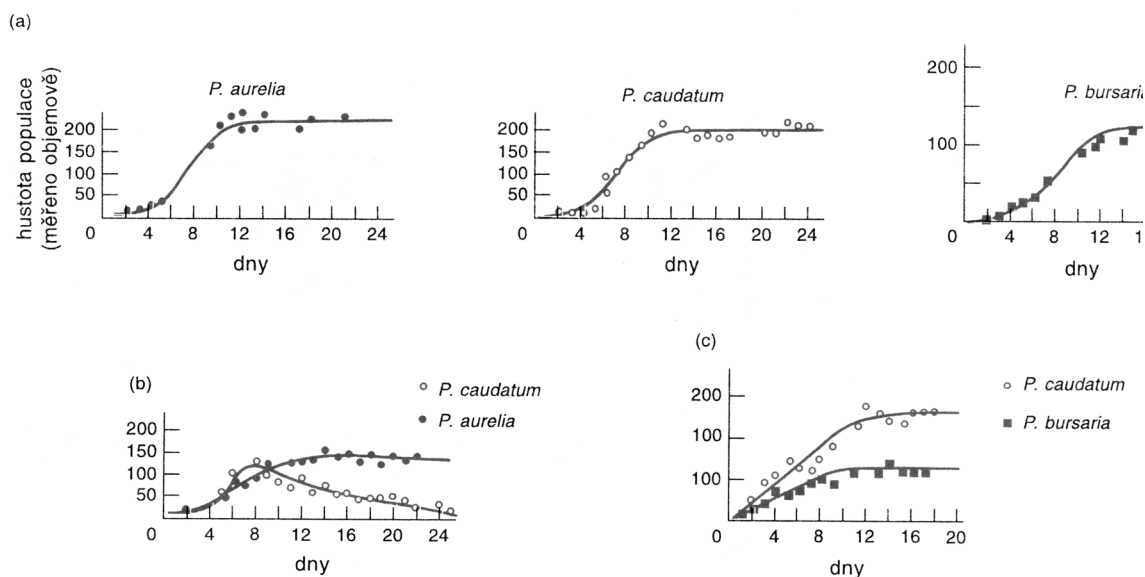
3.1.1 Základní a realizovaná ekologická nika

Začněme klasickými konkurenčními experimenty známého ruského ekologa G.F. Gause. Gause (1934, 1935) prováděl laboratorní pokusy se třemi druhy trepek (prvoci ze skupiny nálevníků), *Paramecium aurelia*, *P. caudatum* a *P. bursaria*, které byly pěstovány ve zkumavkách s tekutým médiem. V něm konzumovaly bakterie nebo kvasinky, kterým sloužily jako potravní zdroj pravidelně doplňované ovesné vločky.

Byl-li každý druh pěstován izolovaně, každá populace brzy dosáhla stabilní úrovně, odpovídající nosné kapacitě prostředí (obr. 3.1A). Byla-li však pěstována dohromady populace *P. aurelia* a *P. caudatum*, populace *P. caudatum* byla vytěsněna, a zůstala čistá kultura *P. aurelia* (obr. 3.1B).

Trepka *P. caudatum* by normálně nebyla vytěsněna tak rychle, jak napovídá obr. 3.1B. Ale Gause denně odstraňoval 10% experimentální kultury. Druh *P. aurelia* byl tedy konkurenčně úspěšný proto, že v blízkosti populační hustoty, odpovídající nosné kapacitě prostředí, jeho populace měla ještě 10% denní přírůstek, zatímco konkurenční populace *P. caudatum* jen 1,5% (Williamson 1972).

Naproti tomu, když byly pěstovány dohromady populace *P. caudatum* a *P. bursaria*, obě populace koexistovaly, přestože počty jedinců byly mnohem nižší, než když byla pěstována každá populace zvlášť (obr. 3.1C). Koexistující populace tedy byly stále ve vzájemné konkurenci. A při bližším pohledu se ukázalo, že - ačkoli spolu žily ve stejných zkumavkách - byly prostorově odděleny. *P. caudatum* byla převážně rozptýlena v médiu a živila se suspendovanými bakteriemi, zatímco *P. bursaria* byla koncentrována u dna, kde se živila kvasinkami.



Obr. 3.1. Konkurence trepek z rodu *Paramecium* (prvoci ze skupiny nálevníků). (A) Byla-li každá populace (*P. aurelia*, *P. caudatum* a *P. bursaria*) pěstována izolovaně, rostla logisticky a dosáhla nosné kapacity prostředí. (B) Při společném pěstování *P. aurelia* vytěsnila *P. caudatum*. (C) Při společném pěstování *P. caudatum* koexistovala s *P. bursaria*, ale při nižších populačních hustotách, než když byla každá populace pěstována zvlášť. Podle Clamphana (1973), data podle Gause (1934).

Uvedený příklad je dokladem toho, že si jedinci různých druhů mohou konkurovat. To sotva někoho překvapí. Jde o příklad, který je (pohříchu) laboratorní, ale čtenáře patrně nepřekvapí ani tvrzení, že konkurence je častá i v přírodních podmínkách (to znamená, že lze v přírodě naměřit mezidruhové snížení početnosti či plodnosti či délky života konkurujících si druhů). To dokládají přehledy publikovaných studií o mezidruhové konkurenci (Schoener 1983; Connell 1983; Gurevitch et al. 1992), které však - v neznámé míře - výskyt konkurence zveličují (vzhledem k tendenci výzkumníků vybírat systémy, kde je výskyt konkurence pravděpodobný, a tendenci publikovat pouze pozitivní výsledky).

Všimněme si, že náš příklad ukazuje, že konkurenční druhy mohou buď jeden druhého vyloučit (jako v případě *P. aurelia* a *P. caudatum*), a nebo, že druhy, které si konkurují, mohou koexistovat (jako v případě *P. caudatum* a *P. bursaria*), přičemž každý využívá stanoviště poněkud jiným způsobem. Základní otázkou tedy je, jaké obecné podmínky umožňují koexistenci konkurujících si druhů, a jaké okolnosti vedou ke konkurenčnímu vyloučení. Abychom byli schopni na tuto otázku odpovědět, vrátíme se k Hutchinsonově definici ekologické niky z úvodní kapitoly.

Hutchinson (1957) nazval, v případě nepřítomnosti konkurenčních druhů, svoji niku základní nikou a specifikoval ji jako niku, kterou může druh potenciálně - tj., za optimálních podmínek - obývat. Tato základní nika je však podle Hutchinsona za přítomnosti konkurenčních druhů omezena na realizovanou niku, jejíž přesný charakter je závislý na vlastnostech konkurenčních druhů.

Rozlišení na základní a realizovanou niku bere v potaz, že mezidruhová konkurence snižuje plodnost a přežívání, a že v důsledku mezidruhové konkurence může nastat situace, kdy konkurenčně podřízený druh v určitých částech své základní niky nebude schopen reprodukce ani přežívání. To znamená, že bude postrádat část realizované niky. A je nasnadě,

že v případě konkurenčního vyloučení nastane situace, kdy bude konkurenčně slabší druh postrádat celou realizovanou niku.

Naše trepky, byl-li každý druh pěstován izolovaně, obývaly celou základní niku. Ovšem, pokud *P. aurelia* a *P. caudatum* byly v konkurenčním vztahu, realizovanou niku měla pouze *P. aurelia*. *P. caudatum* byla konkurenčně vyloučena - jinými slovy, byla připravena o celou realizovanou niku. V případě konkurence mezi *P. aurelia* a *P. bursaria* měly oba druhy realizovanou niku, ovšem tyto niky byly odlišné. *P. aurelia* se pohybovala v tekutém médiu, kde lovila bakterie, zatímco *P. bursaria* se soustřeďovala u dna, kde se živila buňkami kvasinek. Koexistence tak byla spojena s diferenciací realizovaných nik.

3.1.2 Princip konkurenčního vyloučení

Co znamená diferenciací realizovaných nik konkurujících si druhů? Je nasnadě, že musí docházet k dělení společně sdílených podmínek a zdrojů. V případě našich trepek půjde o dělení potravních zdrojů, a protože každý potravní zdroj byl vázán na jiné stanoviště, došlo i k prostorové diferenciaci - jeden druh zůstal rozptýlen v médiu, zatímco druhý se soustřeďoval u dna.

Tento, a mnoho podobných případů, lze zobecnit do **principu konkurenčního vyloučení** (někdy označovaného, právě podle pokusů Gause, také jako „Gauseův princip“), který říká: pokud koexistují dva *skutečně* si konkurující druhy - a to ve *stabilním* prostředí - pak je tato koexistence možná pouze v důsledku nikové diferenciací, tedy díky částečnému odlišení realizovaných nik konkurujících si druhů. Pokud jsou niky obou druhů stejné, a nebo prostředí brání jejich odlišení, pak konkurenčně silnější druh vytěsňuje druh konkurenčně slabší. K tomuto vyloučení dojde v okamžiku, kdy realizovaná nika silnějšího druhu úplně zaplní všechny části realizované niky slabšího druhu.

Princip konkurenčního vyloučení byl odvozen na základě úvah, které vycházejí ze skutečných experimentů, z nichž (jeden z nejznámějších) jsme si ilustrovali jako příklad. Nicméně, formulace tohoto principu – a mnoho současných diskusí o něm – se těsně váží na teoretické matematické modely mezidruhovú konkurence, které jsou, podle svých nezávislých tvůrců, zpravidla označovány jako Lotka-Volterrovy modely mezidruhovú konkurence (Volterra 1926; Lotka 1932). Popis těchto modelů najde čtenář například v českém vydání učebnice Begona et al. (1997).

Jak ale uvidíme dále, není rozumné předpokládat, že každý případ koexistence druhů s odlišnými realizovanými nikami je důsledek mezidruhovú konkurence. Princip konkurenčního vyloučení hovoří o *skutečně* si konkurujících druzích ve *stabilním* prostředí. To, že si druhy skutečně konkurují, lze ověřit pouze manipulativními pokusy s jejich početností, ve kterých pečlivě zaznamenáváme, jak druhy na změny početnosti reagují (viz Jarošík 1987). A stabilní prostředí je takové, ve kterém se nemění podmínky a zásoby zdrojů přinejmenším do té doby, než jeden druh eliminuje druhý, a nebo se nediferencují realizované niky těchto druhů. Takové stabilní prostředí se ale vyskytuje převážně jen v laboratoři, ze které pochází i náš příklad s trepkami. Přírodní prostředí ovšem většinou nevypadá jako laboratoř, ve které se udržují konstantní podmínky a stálá zásoba zdrojů. Jak se výsledky konkurence změní, jestliže se podmínky a zdroje budou měnit v prostoru a čase? To je otázka, kterou se budeme zabývat v další kapitole.

3.1.3 Heterogenita prostředí

Skutečné prostředí je obvykle mozaikou příznivých a nepříznivých stanovišť. Části této mozaiky většinou existují jen dočasně a často se objevují v nepředvídatelnou dobu na nepředvídatelných místech. I když se mezidruhovú konkurence projevuje, nemusí pokračovat až do úplného konce. Vzájemné interakce nemusí nezbytně dosáhnout rovnováhy a nadřazení konkurenti nemusí mít vždy dost času k potlačení slabších druhů.

Jak vidno, mít na zřeteli samotnou mezidruhovou konkurenci ve skutečném, heterogenním prostředí, vždy nepostačuje. Uveďme si několik příkladů, které ukazují, proč heterogenita prostředí vede k tomu, že princip konkurenčního vyloučení zdaleka není univerzální odpovědí ve všech případech, kdy nás zajímá výsledek interakce dvou navzájem si konkurujících druhů.

Tak konkurenčně slabší druh může být úspěšnější např. v kolonizaci proměnlivého prostředí (příklad viz Paine 1979); a nebo, výsledek konkurence může záviset na tom, který druh obsadí prostředí jako první (příklad viz Harper 1961). A je-li prostředí dostatečně proměnlivé, rovnovážný výstup konkurence nemusí být vůbec důležitý. Tak např. v planktonních společenstvech přežívá mnoho druhů řas, a to přesto, že prostředí poskytuje málo diferencovaných ekologických nik. Toto prostředí je však sezónně značně proměnlivé, a ke změnám prostředí dochází zpravidla mnohem dříve, než určitý druh dosáhne rovnovážného stavu a stačí konkurenčně vytěsnit druhy slabší (Hutchinson 1961). Podobně, dočasné (efemérní) biotopy, jako jsou například periodické tůně (ale také např. rozkládající se rostlinné a živočišné zbytky nebo plodnice hub) umožňují koexistenci konkurenčně nadřazeného a konkurenčně podřízeného druhu, má-li konkurenčně podřízený druh rychlejší vývoj (příklad viz Brown 1982).

A konečně, obecné počítačové simulace (Atkinson a Shorrocks 1981; Shorrocks a Rosewell 1987) ukazují, že shloučená distribuce silnějšího konkurenta způsobí, že bude negativněji ovlivňovat vlastní populaci než populaci konkurenčně slabšího druhu. V efemérním a mozaikovitém prostředí bude taková shloučená distribuce zároveň znamenat, že na mnoha místech se konkurenčně nadřazený a podřízený druh nebudou vyskytovat společně, takže konkurenčně slabší druh bude mít prostorová refugia bez mezidruhové konkurence. Praktické příklady přinášejí studie Hanského a Kuusela (1977) a Soty et al. (1994) v živočišných společenstvech a Stolla a Pratiho (2001) v rostlinných společenstvech.

V uvedených příkladech opakovaně vidíme, jak heterogenní prostředí upevňuje koexistenci, aniž by došlo ke zřetelnému rozlišení nik. Heterogenita obecně vede ke stabilitě – v našem případě ke koexistenci navzájem si konkurujících druhů. Navíc, heterogenita se nemusí týkat jen časoprostorových rozměrů, kterými jsme se zabývali doposud. Begon a Wall (1987) ukázali, že v rámci konkurujících si populací může rovněž individuální proměnlivost v konkurenční schopnosti podpořit koexistenci – koexistence je tak zajištěna i v případech, kdy by v homogenních populacích konkurenčně silnější druh vytěsnil konkurenčně slabšího.

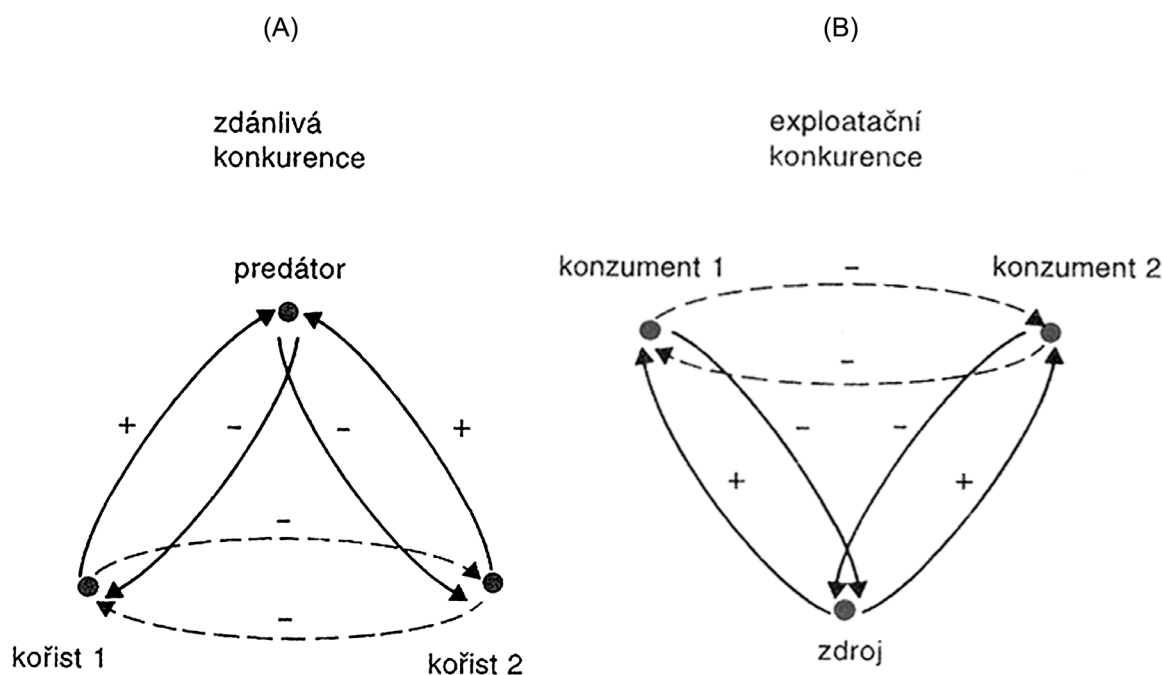
Skutečně – heterogenita (prostorová, časová i individuální) může mít na ekologické interakce stabilizující vliv. A týká se to nejen mezidruhové konkurence. O stabilizujícím vlivu heterogenity v rámci metapopulační dynamiky jsme hovořili v kapitole 2.7; o stabilizujícím vlivu heterogenity v systémech dravec-kořist budeme hovořit v kapitole 3.2 (Predace).

3.1.4 Prostor bez nepřátel

Dalším důvodem k opatrnosti při diskusi o vlivu mezidruhové konkurence je existence toho, co Holt (1977, 1984) nazval „zdánlivou konkurencí“ a jiní (Jeffries a Lawton 1984, 1985) „konkurencí o prostor bez nepřátel“.

Představme si jeden druh predátora, který napadá dva druhy kořisti. Na obr. 3.2A jsou oba druhy potlačovány působením predátora (proto mají interakce vedoucí od predátora ke kořisti negativní znaménko), ale na predátora populace kořisti naopak působí příznivě (interakce vedoucí od kořisti k predátorovi mají pozitivní znaménko). Navíc tím, jak predátor konzumuje kořist 1, zvyšuje početnost vlastní populace, což vede ke zvýšení tlaku jeho populace nejen na kořist 1, ale i na kořist 2. Byť nepřímou (přerušované čáry) tak kořist 1 nepříznivě působí na kořist 2 a naopak kořist 2 na kořist 1 (negativní znaménka přerušovaných čar). Obr. 3.2B pak ukazuje, že z hlediska těchto dvou druhů kořisti jsou typy interakcí na obr. 3.2A nerozlišitelné od těch, které ukazuje obr. 3.2B. Ale, obr. 3.2B ve

skutečnosti ukazuje úplně jiný příběh – exploatační konkurenci dvou druhů o společný zdroj! Protože jsou však exploatační konkurence o společný zdroj a sdílení společného predátora neodlišitelné podle znamének interakcí, hovoří Holt (1984) právem o „zdánlivé konkurenci“.



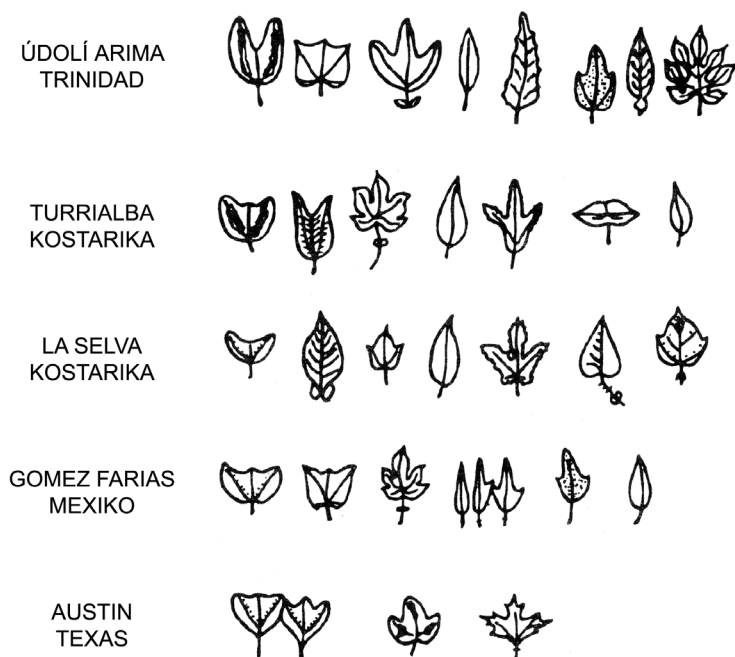
Obr. 3.2. Pokud jde o znaménka + a - , pak interakce (A) dvou druhů kořisti, které jsou napadeny společným predátorem („zdánlivá konkurence“), je nerozlišitelná od interakce (B) dvou druhů, které konzumují společný zdroj (exploatační konkurence). Plné čáry označují přímé interakce, přerušované čáry nepřímé interakce. Podle Holta (1984).

Termín „konkurence o prostor bez nepřátel“ se ale zdá, jak uvidíme, stejně vhodný. Holt (1977) ukázal pomocí jednoduchého, ale názorného modelu, že podmínkou mezidruhové koexistence kořisti 1 a kořisti 2 je - z pohledu kořisti 1 - omezení útoku ze strany predátora, který současně napadá i kořist 2. Jak toho kořist 1 dosáhne? Je nasnadě, že osídlením stanoviště, nebo změnou tvaru těla či modelu chování, kterými se dostatečně odliší od kořisti 2. Stručně řečeno, koexistenci bude podporovat způsob života, který velí „být odlišný“. Jinými slovy, způsob života vedoucí k odlišení realizované niky – ale tentokrát ne proto, aby se snížila mezidruhová konkurence, ale proto, aby se zmenšila konkurence o prostor bez nepřátel. Je tedy zřejmé, že diferenciaci realizovaných nik nemusí být pouze důsledkem mezidruhové konkurence.

Na závěr si uvedme příklad, kde je niková diferenciaci, projevující se změnou tvaru těla, patrně důsledkem právě konkurence o prostor bez nepřátel. Gilbert (1975) tvrdí, že počet druhů a tvar listů neotropických rostlin rodu *Passiflora* je v každé oblasti určován převážně predáčním tlakem motýlů rodu *Heliconius*. Jednotlivé druhy motýlů jsou přísně oligofágní (specializované na určitý druh rostliny) a při hledání živných rostlin se řídí zrakem. Druhová rozmanitost rostlin v každé oblasti pak může být limitována počtem tvarů listů, které jsou dostatečně odlišné, aby si je motýli navzájem nepletli. Naproti tomu tvary listů z různých oblastí jasně tvarově konvergují (obr. 3.3). Divergence tvaru listů tak může být důsledkem selekčního tlaku predátorů. Přírodní výběr mohl na rostliny z rodu *Passiflora* působit tak, že

byli upřednostňováni jedinci, kteří se od sebe dostatečně tvarově odlišovali, a tak se vyhýbali zesílenému predačnímu tlaku specializovaných predátorů.

Podívejme se proto blíže na případy, kdy může mezidruhová konkurence působit právě jako evoluční síla.



Obr. 3.3. Divergence sympatrických (společně se vyskytujících) druhů rostlin rodu *Passiflora*, které jsou potravou housenek motýlů rodu *Heliconius*. Podle Gilberta (1975).

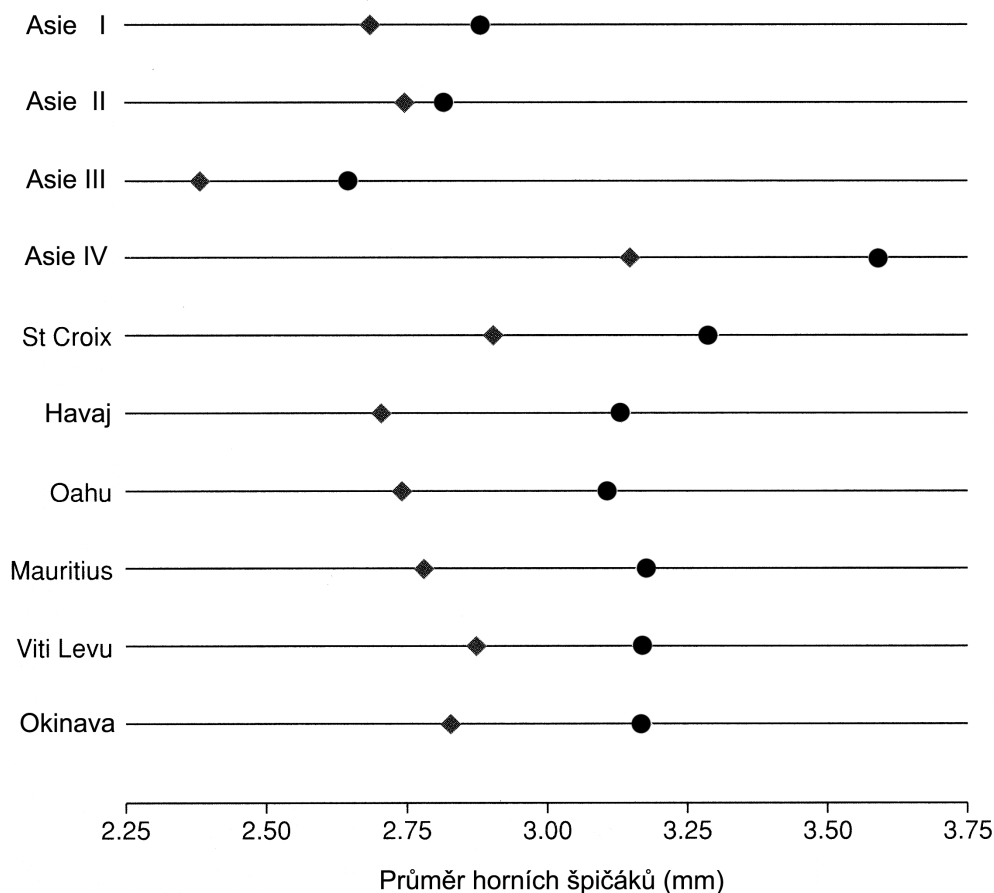
3.1.5 Evoluční působení

Začneme příkladem, kde je niková diferenciace spojena se změnou tvaru těla. Takové případy se označují jako **posun znaků** (character displacement).

Drobná cibetkovitá šelma, promyka *Herpestes javanicus*, koexistuje v západní části svého asijského areálu s jedním nebo dvěma většími druhy téhož rodu, *H. edwardsii* a *H. smithii*. Tyto druhy ale chybí ve východní části areálu *H.*

javanicus. Simberloff se svými spolupracovníky (Simberloff et al. 2000) zkoumal variabilitu velikosti horních špičáků *H. javanicus*, které jsou hlavním nástrojem k usmrcování kořisti (obr. 3.4). Špičáky samiček i samců jsou větší ve východní části areálu (oblast IV na obr. 3.4), kde se tento druh vyskytuje sám, než v západních částech areálu (na obr. 3.4 oblast I-III), kde koexistuje s *H. edwardsii* a *H. smithii*. Taková distribuce je vysvětlitelná hypotézou, že špičáky *H. javanicus* se zmenšují v oblasti, kde žijí velmi podobní, ale větší predátoři, protože přírodní výběr bude v tomto prostředí preferovat jedince *H. javanicus* menší velikosti. Takoví jedinci budou mít menší pravděpodobnost, že si budou konkurovat s většími druhy *H. edwardsii* a *H. smithii*, protože menší jedinci *H. javanicus* budou lovit v průměru menší kořist.

A co je zvlášť zajímavé, přibližně před sto lety byla promyka *H. javanicus* introdukována na mnoho ostrovů mimo původní areál (často díky dobře míněné, ale naivní snaze, že bude regulovat populace zavlečených hlodavců). Na těchto ostrovech se větší konkurenční druhy promyk nevyskytují, a velikost *H. javanicus* v průběhu 100-200 generací vzrostla tak, že je přechodná mezi velikostí v oblastech, kde koexistuje s většími druhy, a velikostí v oblastech, kde se vyskytuje samotná (obr. 3.4). Tomuto jevu se říká **konkurenční uvolnění** (competitive release). Je připisováno zvětšení realizované niky v nepřítomnosti konkurenčních druhů (viz Diamond 1975; Abramsky a Sellah 1982).



Obr. 3.4. Maximální průměr horních špičáků promyky *Herpestes javanicus* ve čtyřech částech původního areálu (I – oblast společného výskytu s *H. edwardsii* a *H. smithii*; II – s *H. edwardsii*; III – s *H. edwardsii* a *H. smithii*; IV – pouze *H. javanicus*) a na několika ostrovech, kam byla promyka uměle introdukována. Kosočtverečky pro samičky, kolečka pro samce. (Všimněte, že samičky promyky jsou menší než samci). Podle Simberloff et al. (2000).

Shrňme si naše dosavadní poznatky. Doposud jsme viděli, že konkurenční druhy se mohou buď vylučovat, a nebo - pokud dojde k diferenciaci jejich realizovaných nik - mohou koexistovat (kapitola 3.1.1 a 3.1.2). Mimoto jsme ale také zaznamenali, že mezidruhová konkurence se nemusí projevit ani jedním z těchto efektů – to tehdy, jestliže heterogenita prostředí zabrání tomu, aby mezidruhová konkurence proběhla až do konce (kapitola 3.1.3). A v této kapitole jsme si ukázali, že evoluce může působit tak, že ekologické niky původně si konkurujících druhů se nakonec mohou odlišovat natolik, že druhy mohou navzájem koexistovat bez známek zjevné konkurence.

Ale, ačkoli si *dnes* takové druhy nekonkurují, mohly si konkurovat jejich předci - v evoluční *minulosti*. A jistě můžeme očekávat, že druhy se skutečně vyvíjely tak, aby si navzájem co nejméně konkurovaly, a (bohužel), stejně jistě můžeme očekávat, že druhy, které dnes koexistují a navzájem si konkurují, mohou vypadat velmi podobně jako koexistující druhy, které se vyvinuly tak, aby se konkurenci vyhnuly. A přitom *dokázat*, že se druhy vyvinuly tak, aby si nekonkurovaly - to znamená, dokázat evoluční efekt kompetice, tedy něčeho, co se mohlo stát, ale co nemůžeme pozorovat - lze velmi těžko.

Smiřme se proto s tím, že zjistit již samotný fakt mezidruhové konkurence (nemluvě o jeho reálném vlivu na strukturu a funkci ekologického společenstva, viz např. Begon et al. 1996, kapitola 20) je často pozoruhodně obtížné. Proto nechme této kapitole otevřený konec. Místo jednoznačné odpovědi na otázku: „Jak je mezidruhová konkurence důležitá a jakým mechanismem působí?“ si uveďme právě příklad s otevřeným koncem, který je v ekologické literatuře dobře známý jako „Lackovy sýkorky“ (Lack 1971).

David Lack prováděl v šedesátých letech minulého století poblíž Oxfordu, v listnatém lese zvaném „Marley Wood“, pamětihodnou studii o pěti druzích sýkorek: sýkoře modřince (*Parus caeruleus*), sýkoře koňadře (*P. major*), sýkoře babce (*P. palustris*), sýkoře lužní (*P. montanus*) a sýkoře uhelníčku (*P. ater*). Čtyři z pěti druhů váží v průměru mezi 9,3 a 11,4 gramu (sýkora koňadra 20,0 g); všechny mají krátké zobáky a potravu hledají hlavně na listech a větvičkách, a občas na zemi; všechny se celoročně živí hmyzem, a v zimě zároveň semeny; a všechny hnízdí v dutinách. Nicméně, přes všechnu vzájemnou podobnost (tedy překryv ekologických nik), všechny druhy ve studovaném lese hnízdily, a tři z nich, modřinka, koňadra a babka, byly hojné. Stručně řečeno, všechny sýkorky koexistovaly, a přitom se zdálo, že jsou si velmi podobné - v tom, kde žijí, kde hnízdí, a co žerou.

Ovšem, čím podrobněji Lack tyto sýkorky studoval, tím více se ujišťoval v závěru, že se tyto druhy po většinu roku odlišují v tom, kde přesně se na jednotlivých stromech živí, jak velkou kořist loví, a jak tvrdá semena požírají. Rovněž zjistil, že toto odlišení bylo provázáno (byť často malými) rozdíly v celkové váze a ve velikosti a tvaru zobáků. Jinými slovy, navzdory vzájemné podobnosti tyto koexistující druhy využívaly poněkud jiné zdroje, a to poněkud jiným způsobem.

Má to ovšem něco společného s konkurencí? Lack se domníval, že ano. Věřil, že druhy koexistují díky mezidruhové konkurenci v evoluční minulosti. O tom ovšem neexistuje žádný přímý důkaz. Nemůžeme jít zpátky do minulosti, abychom ověřili, zda si sýkorky někdy v minulosti konkurovaly více než teď; a navíc, zjištění současného rozsahu mezidruhové konkurence nebylo součástí Lackovy studie. Ve skutečnosti si lze představit nejméně pět alternativních a přijatelných interpretací pozorovaných dat (Townsend et al. 2003):

1. Druhy si konkurují právě teď, a koexistují na základě pozorované diferenciaci realizovaných ekologických nik.
2. Druhy si konkurovaly v minulosti, ale v současné době si nekonkurují – nicméně, jejich niková diferenciaci, která umožňuje jejich koexistenci, se vyvinula jako odpověď na minulou konkurenci.
3. Minulá konkurence eliminovala mnoho fosilních druhů, zachovávajíc pouze ty, které *byly* různé ve způsobu využívání společného stanoviště. Konkurenční minulost tedy působila jako ekologická síla *odstraňující* druhy, nikoli jako evoluční síla *měňící* druhy.
4. Druhy reagovaly v průběhu evoluce na přírodní výběr různými, ale navzájem nezávislými způsoby. Jde o různé druhy, které mají různé niky. Ale tyto druhy si nekonkurují a nikdy si nekonkurovaly; vždycky byl každý jiný. Jejich vzájemná koexistence a celá struktura společenstva, jehož jsou součástí, nemá s konkurencí nic společného.
5. Konečně, ač niky jednotlivých druhů jsou různé, jejich rozrůzněnost by byla nedostatečná pro vzájemnou koexistenci v případě, že by prostředí bylo neměnné a konkurence by byla trvalá. Ale mezidruhová konkurence nikdy neběží až do konce - a druhy vděčí za vzájemnou koexistenci reakcím na nejistý a stále se měnící svět.

3.2 Mutualismus

Mutualismus je velmi významný vztah mezi organismy, na jehož vzájemné výhodnosti pro zúčastněné organismy patrně závisí většina světové biomasy. Tak například kořeny většiny rostlin jsou těsně spjaty s houbami; živočišní polypové korálových útesů závisí na jednobuněčných řasách; mnoho kvetoucích rostlin závisí na opylovačích; a u značného počtu živočichů závisí trávení na mikroorganismech. Z výzkumného hlediska jde přitom doposud spíše o podceňovanou oblast.

3.2.1 Vymezení

Mutualismus je interakce mezi dvěma druhy, která těmto druhům přináší vzájemný užitek (viz Boucher et al. 1984; Bronstein 1994). Jedinci v populaci mutualistického druhu tak rostou, přežívají nebo se rozmnožují lépe než bez přítomnosti partnerského druhu. (Pojem *symbióza*, často používaný jako synonymum k pojmu mutualismus, poukazuje na úzké spojení jedinců

3.2.3 Mutualismus spojený s pěstováním rostlin a chovem zvířat

Aniž bychom provedli příslušný experiment, dovedeme si patrně představit, jaké důsledky na světové populace obilovin a hospodářsky využívaných zvířat by mělo vymření člověka, či jaký vliv na populaci člověka by naopak mělo vymření obilovin a domácích zvířat. Jistě, nejdramatičtější příkladem ekologického mutualismu je zemědělská činnost člověka. Počty rostlin pšenice, ječmene, ovsa, žita, kukuřice, rýže a dalších plodin mnohonásobně převyšují počet, kterého by dosáhly, pokud by nebyly pěstovány; totéž platí o skotu, ovcích a dalších domácích zvířatech. Nárůst lidské populace od doby lovců a sběračů je pak měřítkem reciproké hodnoty mutualistických vztahů s pěstovanými rostlinami a chovanými zvířaty pro člověka.

Podobné vztahy se vyvinuly také v dalších societách živočichů s komplexním kooperativním chováním, jako jsou mravenci a termiti. Tak například u mravenců lze sledovat evoluci způsobů výživy velmi podobnou evoluci v lidské společnosti. Nejprimitivnější mravenci (podobně jako lidé v nejranějších stádiích civilizace) jsou lovci. Jsou převážně masožraví a často nemají stálá sídliště. Dalším stádiem v evoluci výživy mravenců jsou pastevcí a sběrači – mravenci, kteří „navštěvují“ a „dojí“ mšice pro jejich cukerné výkaly (medovici) a kromě masité stravy také sbírají nektar a další rostlinnou potravu. Některé druhy přímo chovají mšice ve svých podzemních hnízdech – přinášejí je do hnízd a upevňují je na kořinky rostlin. Nejvyšším stádiem jsou usedlí mravenci - zemědělci, kteří se živí pěstovanými houbami (viz Cherrettt et al. 1989). Nejznámější jsou jihoameričtí mravenci rodu *Atta*. Vytvářejí dutiny v půdě o objemu dva až tři litry, v nichž pěstují specializované houby na listech, které ostříhávají z okolní vegetace. Na těchto houbách potravně závisí celá kolonie. Vztah je ryze mutualistický – houba je živena i šířena; nové královny mravence, opouštějící hnízdo, plní pro účely nově zakládané kolonie váček v hrdle inokulem houby, která se stává základem nového pěstebního cyklu. Samotná houba nebyla nikdy nalezena mimo mravenčí hnízda.

3.2.4 Mutualismus spojený s rozšiřováním pylu a semen

Opylování, tedy přenos pylu z tyčinek na bliznu u semenných rostlin, je v zásadě pohlavní styk na dálku. Živočichové, kteří v tomto vztahu (jako „poštovní doručovatelé“) vystupují, opylují rostliny a získávají jako odměnu nektar. Přitom se zdá, že nektar nemá pro rostlinu jiný význam než jako lákadlo živočichů, a představuje cenu, zejména v podobě glycidů, jež mohla rostlina využít k růstu nebo k nějaké jiné činnosti. Přínosem pro rostlinu je tak patrně výhradně opylení. Obdobně nákladnou investici u mnoho druhů rostlin představují dužnaté plody, které přitahují živočichy a poskytují jim obživu. Za tento přínos živočichové na oplátku napomáhají šíření semen, obsažených v plodech.

Mutualismus rostlin a živočichů spojený s opylováním a šířením semen je rozsáhlou oblastí ekologie, která významně zasahuje, na straně jedné, do oblasti ekologie populací a společenstev, a, na straně druhé, do populační genetiky a evoluční ekologie. Je proto nasnadě, že podrobnější popis celé problematiky je nad rámec naší knihy. Základní přehled o problematice získá čtenář například v knize Thompsona (1995).

3.2.5 Trávicí symbionti

U většiny živočichů je trávicí trakt mikrosvětlem mikrobiálního života. Klíčovou roli hrají trávicí symbionti u býložravců, kde jsou zpravidla plně odpovědní za trávení celulózy, a často patrně i za syntézu vitamínů. Jejich trávicí trakt funguje jako kultivační tank, kde se trávená směs provzdušňuje a promíchává, a kde je přesně regulována teplota a pH štěpeného substrátu; přitom neustále odtéká odpad, takže zde nezůstávají zplodiny produkce. Celý systém je tak věrnou obdobou kádě, ve které probíhá kvašení (fermentace) - podobné postupy reguluje například sládek při výrobě piva.

„Fermentační tank“ býložravců může být tvořen z různých částí zažívacího traktu (viz Stevens 1988); nejznámějším příkladem je patrně čtyřdílný žaludek přežvýkavců. Hrubě rozkousaná potrava, hojně promíchaná se slinami, prochází jícnem z prvé do druhé části žaludku, odkud je vydavována zpět do dutiny ústní a znovu přežvykována. Natrávená kaše pak jde zpět do koncové části žaludku, kde probíhá hlavní trávení v bachoru.

Mikroorganismy trávicího traktu přitom představují složitě uspořádané společenstvo. Přestože býložravci z valné části postrádají enzymy, schopné trávit celulózu, mikroorganismy jejich trávicího traktu (bakterie a prvoci) zdaleka nejsou generalisté, univerzálně vlastní enzymy, které jsou schopné celulózu trávit.

Bakteriální společenstva, která jsou téměř výlučně tvořena obligátními anaeroby (mnohé druhy hynou bezprostředně poté, co jsou vystaveny působení kyslíku), závisí na metabolických produktech koexistujících druhů bakterií. Některé druhy tráví výlučně celulózu, další celulózu společně s celobiózou a xylózou, zatímco další tráví vedle celulózy i škrob. Navíc, k flóře bachoru patří i specialisté, kteří mohou spotřebovávat coby energetický zdroj například pouze vodík či mravenčan, a nebo škrob a jeho deriváty. Tyto druhy zaujímají v prostředí trávicího traktu specializované metabolické niky.

I střevní prvoci tvoří složitou směs specializovaných forem. Nejznámější jsou stejnobrví a pásmobrví nálevníci, z nichž bachořci (Entodiniomorpha) představují skupinu, známou jen z prostředí bachoru přežvýkavců. Prvoci bachoru jsou ve stálém prostředí, ale jsou vystaveni intenzivní konkurenci ze strany obrovského množství doprovodných mikrobů. Seleční tlaky tak vedou k obrovské morfologické rozrůzněnosti. Jen malá část prvoků má vlastní celulózy a jen někteří mohou celulózu trávit s pomocí bakteriálních symbiontů. Mnozí prvoci požívají bakterie a někteří bachořci se dokonce živí jinými prvoky. V mikrosvětě bachoru tak nacházíme všechny procesy konkurence, predace a mutualismu, a prakticky celé potravní řetězce charakteristické pro suchozemská a vodní společenstva ve volné přírodě. A protože interakce uvnitř trávicího traktu probíhají ve velmi příznivém a stálém prostředí se silnou mezidruhovou konkurencí, mají tato společenstva takovou produktivitu a druhovou rozmanitost, že bývají srovnávána s tropickými pralesy (Hungate 1975).

Hlavní produkty trávení mikroorganismů jsou těkavé mastné kyseliny (octová, propionová a máselná), čpavek, oxid uhličitý a metan. Mastné kyseliny jsou přežvýkavcem absorbovány a tvoří primární zdroj jeho uhlíkatých živin.

Podobné asociace trávicích symbiontů jako u býložravců nacházíme u termitů (všekazů; sociální hmyz, žijící v koloniích podobně jako mravenci). Někteří termiti (podčeleď Macrotermitinae) se živí pěstováním hub, které tráví dřevo: tyto termiti se pak živí (stejně jako někteří mravenci, viz kapitola 3.2.3) houbami. Jiní termiti se živí přímo dřevem, přičemž nejpokročilejší skupiny termitů mají vlastní celulózy (Hogan et al. 1988). U ostatních druhů jsou celulóza, hemicelulózy a ligniny z valné části tráveny v přední části segmentovaného zadního střeva, jež je opět mikrobiálním fermentačním tankem. Za trávení jsou odpovědní především specializovaní prvoci a základními produkty jsou stejně jako v bachoru přežvýkavců těkavé mastné kyseliny, které jsou absorbovány zadním střevem termitů. Navíc, bakterie ve střevě některých termitů jsou schopné vázat plyný dusík (Breznak 1975); to je jistě velmi cenná vlastnost symbiontů organismu, který se živí tak málo nutričně hodnotnou potravou jako je dřevo. Kromě toho termiti požívají své vlastní výkaly, takže potravní materiál prochází střevem dvakrát. To je ovšem vlastnost, která není typická jen pro termity - stejně si počínají například sloni a králíci. Tím se zdvojnásobuje doba, po kterou je potrava vystavena mikrobiálnímu trávení (včetně doby, po kterou mohou mikrobiální symbionti produkovat vitamíny); mimoto, mikrobiální buňky vytvořené při prvním průchodu mohou být napodruhé stráveny.

Ve všech případech, které jsme si uvedli jako příklady, je přitom mutualistický charakter spojení živočichů s trávicími symbionty zřejmý: mikrobiální populace získává stálý přísun potravy a stabilní prostředí; živočich získává stravitelné zdroje z potravy, z které je jeho vlastní enzymy nedokážou uvolnit.

3.2.6 Soužití houby a řasy – lišejníky

Houby, které nežijí v lišejnících či mikorhizách (viz kapitola 3.2.8), mají omezený výběr stanovišť – jsou buď parazity rostlin či živočichů, a nebo rozkladači mrtvého organického materiálu. Únik do mutualistického spojení s řasou – lichenizace – podstatně rozšiřuje výběr jejich stanovišť, a to jak z hlediska osidlování konkrétních substrátů (např. skalnaté povrchy, kmeny stromů), tak z hlediska osidlování celých stanovišť (např. suché pouště, arktické a alpské oblasti, které jsou mnoha jiným životním formám nepřístupné).

Lišejníky získávají od své symbiotické řasy produkty fotosyntézy. Prospěch, který má z tohoto vztahu řasa (má-li vůbec nějaký), nebyl dosud zcela uspokojivě objasněn.

Všechny lišejníky jsou velmi výkonnými akumulátory minerálních kationtů, které zřejmě extrahují z dešťové vody a z kapek stékajících z větví stromů. Schopnost hromadit minerální látky je činí zvláště citlivými vůči kontaminaci prostředí znečišťujícími látkami jako jsou těžké kovy a fluor. Z tohoto důvodu patří mezi nejcitlivější ukazatele znečištění životního prostředí.

3.2.7 Soužití řasy a živočicha

Téměř všichni koráli, medúzy a mořské sasanky (a mnozí měkkýši v mělkých tropických mořích) obsahují jako vnitrobuněčné symbionty jednobuněčné zelené řasy (obvykle bičíkovce rodu *Symbiodinium*). Většina uhlíku získaná fotosyntézou těchto řas je uvolňována do těl živočišných symbiontů. Živočichové naopak poskytují řasám bezpečné místo k životu. V případě korálů je vedlejším účinkem aktivní fotosyntézy řas rovněž srážení uhličitane vápenatého, což umožňuje vytváření korálové struktury - bez symbiotických řas by neexistovaly korálové útesy.

3.2.8 Mykoriza

Většina lesních stromů má povrch mělkých kořenů hustě porostlý houbami. Vlákna houby se šíří do půdy a zároveň pronikají mezi buňky hostitelských kořenů. Tato zvláštní morfologická struktura se označuje jako mykoriza (nebo mykorhiza). Jiný typ mykorizy má většina bylin. Houba se také šíří do půdy, ale zároveň proniká i dovnitř kořenových buněk, a vytváří s nimi intimní vnitrobuněčné propojení. V obou případech rostlina dodává houbě energeticky bohaté cukerné sloučeniny, zatímco houbová vlákna čerpají pro rostlinu z okolní půdy fosfor, a patrně i další minerální látky (viz Harley a Smith 1983). Skutečně, to, co čerpá živiny z půdy, je u většiny rostlin spíše mykoriza než kořen. A protože skoro všechny stromy, trávy a vytrvalé byliny jsou mykoritické, mykoriza je v suchozemském prostředí zodpovědná za vytváření většiny biomasy.

Fosilní doklady nejstarších suchozemských rostlin ukazují, že i tyto rostliny měly kořeny silně infikované mycelii hub. Těmto druhům chybělo kořenové vlášení, v některých případech dokonce kořeny vůbec. Kolonizace souše tak zřejmě mohla značně záviset na přítomnosti mykorických hub.

3.2.9 Mutualistická fixace dusíku

Ze symbiontů, kteří žijí přímo uvnitř hostitelských buněk, jsou zvláště důležité hlízkové bakterie rodu *Rhizobium*. Tyto bakterie infikují kořeny bobovitých rostlin, kde stimulují tvorbu speciálních hlízek, ve kterých poutají vzdušný dusík a zároveň získávají metabolické zdroje z hostitelské rostliny (viz Sprent a Sprent 1990). Dusíkem poutaným bakteriemi je zásobovaná celá rostlina, která se tak stává nezávislou na čerpání dusičnanových a amonných iontů z půdy.

Rostlina se přitom do určité míry chová tak, jako kdyby pro účely vlastní výživy bakterie „lovila“ a „ochočovala“. Ukazuje se, že bakterie jsou aktivovány vylučováním speciálních látek na povrchu a v bezprostředním okolí kořenového vlášení rostlin. Bakterie se na kořenovém vlásku dělí a vytvářejí kolonie. Tyto kolonie stimulují aktivní dělení buněk uvnitř kořene. Bakterie se dostávají dovnitř kořenového vlásku, kde vytvářejí „infekční vlákna“, která se větví a roznáší infekci do dalších buněk. Ty pokračují v dělení a postupně vytvářejí tělo hlízky. Bakterie se množí v infikovaných buňkách tak dlouho, až je zcela zaplní. Pak mění svou formu na nedělicí se, zduřelé bakteroidy. V hostiteli se současně vyvíjí speciální cévní systém, který zásobuje pletivo hlízky produkty fotosyntézy, a odvádí sloučeniny vázaného dusíku (zejména aminokyselinu asparagin) do jiných částí rostliny.

Bakterie rodu *Rhizobium* jsou v půdě široce rozšířené a jsou schopné růstu a dělení bez přítomnosti hostitelských rostlin. Ovšem v tomto volném stavu nepoutají vzdušný dusík, protože fixace atmosférického dusíku je proces, který probíhá bez přítomnosti kyslíku. Takové prostředí se vytváří až uvnitř hlízky.

Hlízky sice umožňují pomocí zvláštní sloučeniny leghaemoglobinu, která má vysokou afinitu ke kyslíku, rychlou difúzi tohoto prvku a tím aerobní dýchání bakterií, ale na druhou stranu je uvnitř hlízky koncentrace

kyslíku extrémně nízká, což umožňuje fixaci dusíku pomocí anaerobního bakteriálního enzymu nitrogenázy. Je zajímavé, že klíčové molekule tohoto systému, leghaemoglobinu, poskytuje haem bakterie a globin hostitelská rostlina – jde tedy o biochemický mutualismus.

3.3 Predace

Na predáčních vztazích bylo pravděpodobně uděláno více experimentálního a teoretického výzkumu než na kterémkoli jiném ekologickém procesu. Tento zájem nepřekvapuje, protože člověk sám má hluboký dravčí instinkt a je pravděpodobně nejefektivnějším predátorem, který kdy na Zemi žil.

3.3.1 Vymezení

Predaci budeme široce pojímat jako konzumování živého organismu (kořisti) jiným organismem (dravcem neboli predátorem). Predátory v širokém slova smyslu pak můžeme rozlišit do čtyř skupin podle Thompsona (1982): pasoucí se predátory, pravé predátory, parazity a parazitoidy (tabulka 3.2).

Tabulka 3.2. Typy predátorů podle Thompsona (1982)

Typ	Množství napadené kořisti	Způsob konzumování	Účinek na kořist	Příklady
Pasoucí se predátoři	Mnoho jedinců	Část	Kolísavý, nepůsobí rychlé usmrcení	Býložravci, kopytníci; krevsající hmyz
Praví predátoři	Mnoho jedinců	Zpravidla celá, rychle	Rychlé usmrcení	Šelmy, draví ptáci, dravý kmyz, masožravé rostliny; semenožraví hlodavci, planktonožraví kytovci
Paraziti	Málo jedinců	Část	Negativní, ale nepůsobí rychlé usmrcení	Prazitičtí prvoci, červi, viry, infekční bakterie; rostlinní patogeni (viry, bakterie a houby), minující, savý a hálkotvorný hmyz
Parazitoidi	Zpravidla pouze jeden jedinec; kořist vyhledávají pouze dospělé samičky	Celá, ale velmi pomalu	Pomalý, ale smrtelný	Zástupci blanokřídlého a dvoukřídlého hmyzu ¹

¹) Patří sem přes 10% živočišných druhů (Godfray 1994)

Pasoucí se predátoři (grazers) napadají v průběhu života velké množství kořisti, ale odstraňují pouze část z každého uloveného jedince. Působení na kořist kolísá, ale nikdy

nedochází k rychlému usmrcení. **Praví predátoři** po napadení kořist rychle usmrcují a celou odstraňují. Také oni v průběhu života zpravidla zabíjejí mnoho jedinců kořisti. **Paraziti** stejně jako pasoucí se predátoři zpravidla konzumují pouze část své kořisti, tj. hostitele. Podobně jako pasoucí se predátoři sice obvykle mají na kořist negativní účinek, ale zřídka ji rychle usmrcují. Ale, na rozdíl od pasoucích se predátorů a pravých predátorů, zpravidla během svého života napadají jen několik jedinců. Mezi parazitem a jeho konkrétním hostitelem tak existuje těsnější vztah než mezi pasoucími se predátory či pravými predátory a jejich kořistí. **Parazitoidi** jsou obrovskou (byť v laické veřejnosti málo známou) skupinou zpravidla drobného hmyzu z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) nebo dvoukřídlých (Diptera), jejichž larvy se vyvíjejí uvnitř hostitele a nakonec ho zabíjejí. Je to tedy zvláštní typ predátora, který pro ukončení svého vývoje obvykle usmrcuje pouze jednu kořist. Parazitoidi jsou tedy těsně spojeni s určitým hostitelem jako paraziti, nepůsobí jeho okamžité usmrcení podobně jako pasoucí se predátoři a paraziti, ale smrt napadeného hostitele je nakonec nevyhnutelná stejně jako v případě napadení pravým predátorem.

Vymežíme-li predaci takto širokým způsobem, můžeme po producentech (roślinách), s výjimkou detritivorů, živících se mrtvou organickou hmotou, považovat všechny ostatní články potravních sítí za predátory. Predátoři tak hrají hlavní roli v toku energie ekosystémem. Toto pojetí je však námětem jiných kapitol. Predátoři ale zároveň představují jednu z nejpatrnějších příčin úmrtnosti (mortality) v populacích kořisti a mohou působit jako regulační funkce predátorů bude středem našeho zájmu.

3.3.2 Působení predace na populaci kořisti

Na první pohled se zdá, že účinek dravce na kořist (ať už je to rostlina nebo živočich) by měl být jasně negativní, protože útok predátora je pro napadeného jedince obecně škodlivý. Skutečný účinek, alespoň z hlediska celé populace, však není vždy tak jednoduchý. Je jednoznačnější v případě pravých predátorů a parazitoidů, kdy je kořist zabíjena. Negativní efekt však může být i v tomto případě zmírněn ze dvou příčin: (1) lovení jedinci nejsou většinou vybírání náhodně; (2) jedinci, kteří uniknou predaci, často reagují kompenzačně. Predace je tak zcela jistě nešťastnou událostí pro kořist, která je pozřena; nicméně, jak si ukážeme, může být šťastnou událostí pro kořist, která pozřena není.

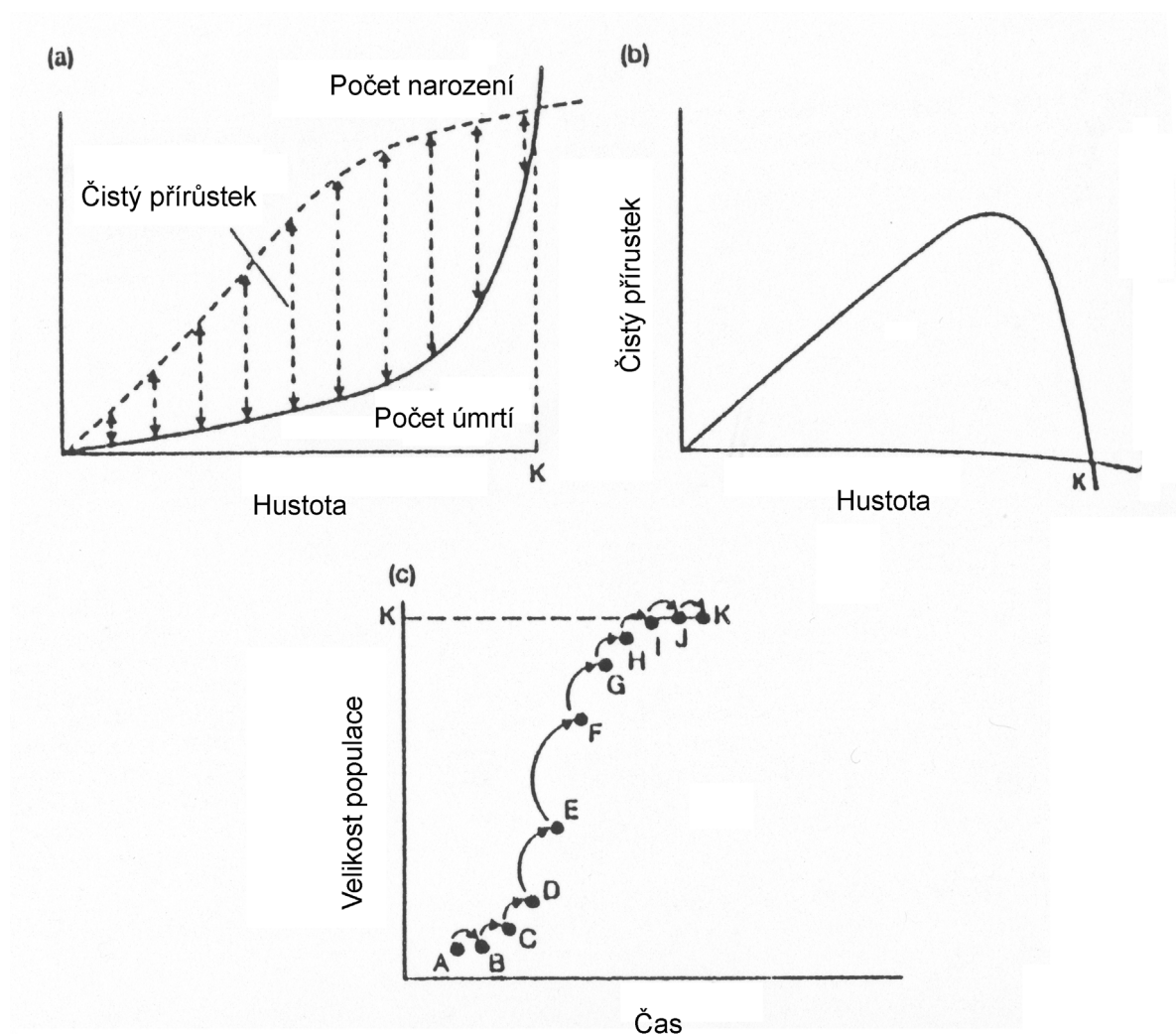
Především v živočišných (např. FitzGibbon a Fanshawe 1989), ale někdy i v rostlinných populacích (např. Carne 1969) je útok predátorů veden především proti nejslabší kořisti: mladým jedincům, rostlinám rostoucím na nevhodných stanovištích, jedincům bez vlastních teritorií, proti zraněným, nemocným a přestárlým individuům. Vliv predace na růst populace je pak zpravidla mnohem menší, než by se dalo očekávat podle počtu ulovených jedinců, protože napadení jedinci stejně měli malou šanci na přežití a rozmnožování.

Kompenzační reakce jedinců, kteří přežili predaci, je většinou výsledkem omezení vnitrodruhové konkurence. Projevuje se proto v případech, kdy je populační hustota před predací tak vysoká, že se vnitrodruhová konkurence může výrazně uplatnit.

Kompenzační vliv si vysvětlíme na obr. 3.5, který znázorňuje vztah mezi silou vnitrodruhové konkurence a čistým přírůstkem populace, vyjádřeným jako rozdíl mezi natalitou a mortalitou. Vidíme, že čistý přírůstek populace je nízký, je-li málo jedinců, ale také tehdy, je-li jedinců příliš mnoho. Takže, jestliže predátor napadne velkou populaci s malými přírůstky, populační hustota se sice sníží, ale tím vzroste čistý přírůstek, a tak se urychlí obnova populace.

Člověk jako predátor spoléhá na kompenzační reakce populací ve všech případech, kde provádí opakovanou sklizeň; kompenzační reakce populací však zdaleka nejsou dokonalé a sklizené populace se mohou

snadno dostat na okraj vyhubení (podrobnější informace o využívání čistého přírůstku lidskou populací čtenář získá v učebnici Begona et al. 1996, kap. 16).



Obr. 3.5. Některé obecné rysy vnitrodruhové konkurence a efekt kompenzace. A. hustotně závislý vliv na mortalitu (počet úmrtí) a natalitu (počet narození) v populaci: čistý přírůstek je natalita-mortalita. Proto, jak ukazuje B, hustotně závislý vliv vnitrodruhové konkurence na čistý přírůstek způsobuje křivku tvaru "n". C. Populace rostoucí pod vlivem vztahů znázorněných na A a B. Každá šipka znázorňuje změnu velikosti populace v jednom časovém intervalu. Změna (tj. čistý přírůstek) je malá při nízké populační hustotě (tj. při malých velikostech populace: z A do B, z B do C) a rovněž v blízkosti nosné kapacity prostředí (z I do J, z J do K), ale velká při středních populačních hustotách (z E do F). Výsledkem je logistický růst ve tvaru písmene S, který se zastavuje po dosažení nosné kapacity prostředí. Podle Begona et al. (1997).

Kompenzační působení je důležité zejména v rostlinných populacích (Trumble et al. 1993, Strauss a Agrawal 1999), kde se může projevovat mnoha způsoby: (1) odstranění některých listů fytofágy může snížit zastínění a zvýšit rychlost fotosyntézy, nebo odstranění zastíněných listů může zlepšit poměr mezi fotosyntézou a respirací celé rostliny, protože zastíněné listy mají vysokou respiraci, ale málo fotosyntetizují; (2) působení fytofágů může vést ke kompenzační mobilizaci zásobních cukrů a může měnit distribuci fotosyntetických

produktů v rámci rostliny tak, aby se udržel vyrovnaný poměr mezi kořenem a nadzemní částí: když je poškozena nadzemní část, větší část živin je směřována do nadzemní části a je-li poškozen kořen, směřování je opačné; (3) po působení fytofágů se může zvyšovat rychlost fotosyntézy na zbývající jednotku listové plochy; (4) působení fytofágů může působit kompenzační růst ze spících pupenů; a (5) působení fytofágů může snížit rychlost odumírání rostlinných částí, které přežily útok predátora.

Kompenzace v rostlinných populacích však zpravidla není úplná a fytofágové rostlinám škodí. Jako pasoucí se predátoři však mnohem častěji pouze zvyšují náchylnost rostlin k odumírání, než aby rostliny přímo zabíjeli. Drastický vliv však mohou mít (1) opakované holožiry, (2) napadení klíčnicích rostlin, (3) kruhový okus vodivých pletiv, kdy je přerušeno zásobování mezi listy a kořeny, (4) ničení obnovovacích meristematických pletiv a (5) přenos chorob. V případě kruhového okusu (např. zajíci nebo hlodavci) a specifického vyžírávání obnovovacích meristematických pletiv (někteří slimáci) má odstranění malého množství rostlinné hmoty neúměrně škodlivý účinek. A v případě, že jsou fytofágové přenašeči patogenů (rostlinných virů, bakterií a hub), je mnohem méně důležité to, co z rostliny odebírají, než to, co přinášejí.

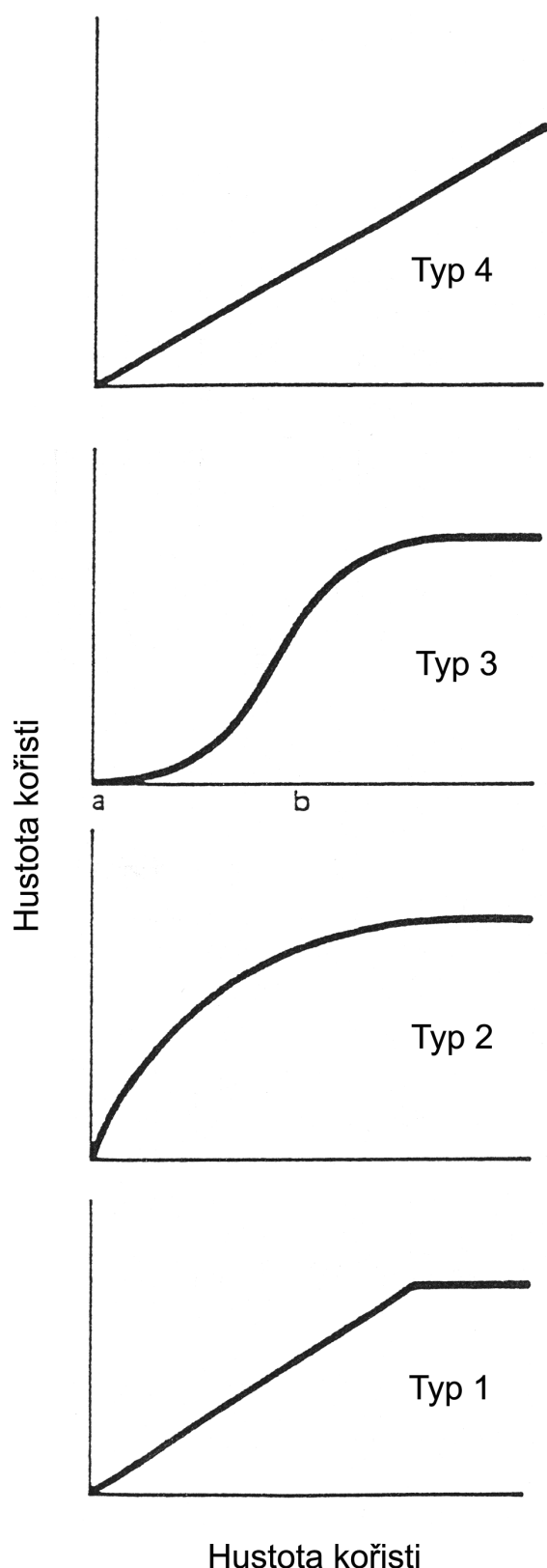
Tak například můra *Cactoblastis cactorum*, která byla introdukována do Austrálie jako účinný regulátor zavlečených opuncí (Caughley a Lawton 1981), byla schopna zlikvidovat obrovské plochy opuncí z velké části proto, že jizvy po žíru housenek této můry napadá bakterie, která ničí rostlinné tkáně (Dodd 1940).

Nejrozšířenější příčinou neúměrně škodlivého účinku fytofágů je však patrně interakce mezi pasoucím se predátorem a mezidruhovou konkurencí rostlin, kdy původně konkurenčně nadřazená rostlina může být zcela potlačena konkurentem, často již při mírném napadení fytofágem (např. Bentley a Whittaker 1979). Síla selekčního tlaku fytofágů na rostlinné populace se normálně těžko pozoruje, protože v adaptovaných systémech rostlina-fytofág probíhá rychlá koevoluce, a to může vést až k představě, že fytofág je prakticky neškodný. Síla selekčního tlaku se však může plně projevit při introdukci rostlin např. z jednoho kontinentu na druhý a při následné introdukci specializovaného fytofága.

Jako příklad si uveďme třezalku *Hypericum perforatum* a mandelinku *Chrysolina quadrigemina*. Třezalka byla zavlečena do USA, kde se stala velmi obtížným plevelem. V roce 1945 byla provedena umělá introdukce mandelinky. Na osluněných plochách byla třezalka zcela vyhubena, udržela se pouze na zastíněných místech, kde se mandelinka nemůže rozmnožovat. Konečná distribuce rostliny a fytofága tak svádí k závěru, že třezalka je stínomilná rostlina a mandelinka vzácný fytofág. Ve skutečnosti je však distribuce rostliny určována predaním tlakem mandelinky (Price 1975). Je nasnadě, že i mnoho jiných druhů rostlin může mít rozšíření diktované selekčním tlakem fytofágů; bez znalosti vývoje vzájemné interakce mezi rostlinou a fytofágem však nebudeme ve většině případů nikdy schopni podstatu rozšíření takových rostlin odhalit.

3.3.3 Lovící predátoři

Je nasnadě, že pro predátora bude neobvyčejně důležitá populační hustota jeho kořisti, protože bude obecně platit, že čím více bude mít potravy, tím více jí může ulovit, a více potravy jistě bude mít pozitivní vliv na jeho fitness. Vztah, který popisuje závislost počtu chycené kořisti *jednotlivým* predátorem na populační hustotě kořisti, se nazývá **funkční odpověď** (Solomon 1949). Podle charakteru ji lze rozdělit do několika typů (Holling 1959). Tři základní typy jsou na obr 3.6.

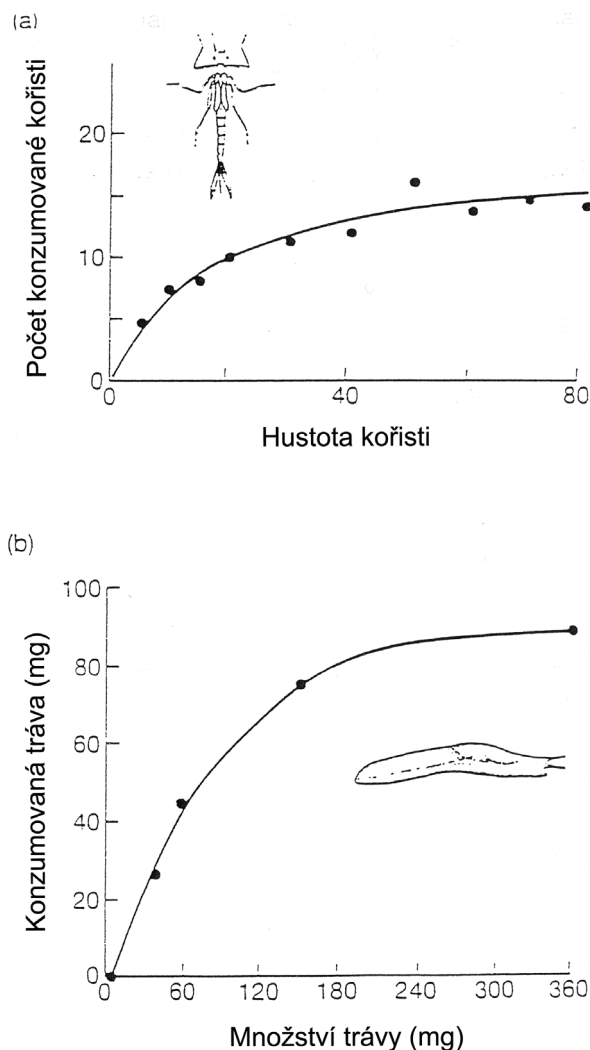


Ve funkční odpovědi *typu 2* se rychlost spotřeby kořisti se vzrůstající populační hustotou snižuje, až spotřeba dosáhne asymptoticky maxima, které se dále nemění. Tento průběh funkční odpovědi byl vysvětlen Hollingem (1959) tak, že predátor musí věnovat určitý čas zpracování každé položky kořisti, tj. jejímu pronásledování, přemožení, zkonsumování a následné přípravě k shánění nové položky. Jistě, nalezení kořisti se stává s jejím přibývajícím množstvím stále snazší. Zpracování kořisti je však stále stejně obtížné, takže celkově zabírá stále větší podíl predátorova času, až nakonec, při vysokých populačních hustotách, predátor v podstatě veškerý čas tráví zpracováním kořisti. Dosažené maximum spotřeby je tak určováno maximálním množstvím časových úseků věnovaných zpracování kořisti, které se vejdu do celkové doby, kterou predátor věnuje shánění kořisti.

Představme si například samičku lumka, která pátrá ve dřevě po larvách tesaříků. Když je larva nalezena, trvá kolem půl hodiny, než se k ní samička pilovitým kladélkem provrtá. Jak bude množství larev přibývat, samička bude trávit stále méně času pátráním po larvách, ale doba, kterou potřebuje na kladení vajíčka, se nezmění.

V přírodě je funkční odpověď typu 2 velmi hojná. Dva příklady skutečných funkčních odpovědí tohoto typu, jeden pro pravého predátora a jeden pro pasoucího se predátora, je na obr. 3.7.

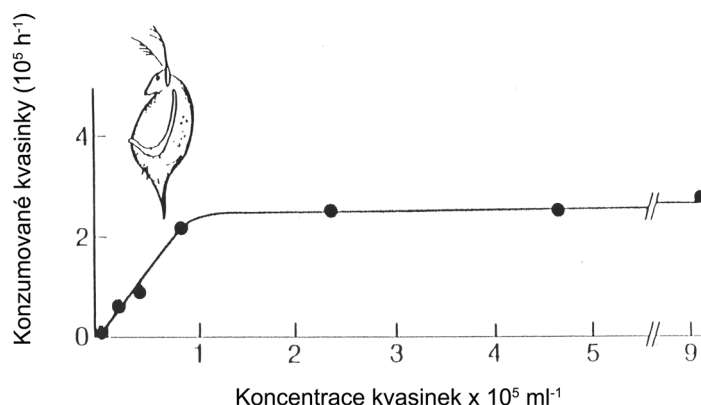
Obr. 3.6. Tři základní typy funkčních odpovědí predátora.



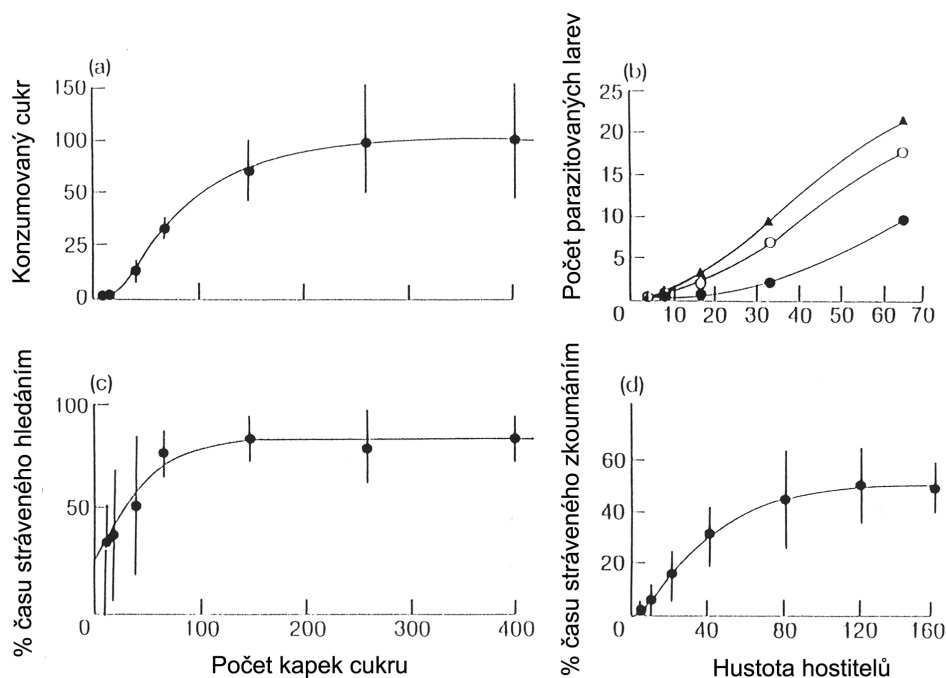
Obr. 3.7. Funkční odpověď typu 2. (A) nymfa 10. instaru šidélka *Ischnura elegans* lovící hrotnatky *Daphnia magna* přibližně konstantní velikosti. Podle Thompsona (1975). (B) slimák konzumující jílek vytrvalý (*Lolium perenne*). Podle Hatta a Harpera (1969).

Funkční odpověď typu 1 je charakterizována lineárním růstem rychlosti spotřeby s rostoucí populační hustotou kořisti až do okamžiku dosažení maximální spotřeby. Spotřeba může růst lineárně, protože doba nutná ke zpracování kořisti je prakticky nulová. Typ je charakteristický pro četné filtrátory, kteří pohlcují kořist celou, a doba zpracování jedné položky kořisti je tudíž skutečně v podstatě nulová. Příklad takové funkční odpovědi je na obr. 3.8.

Funkční odpověď typu 3 je při vysokých populačních hustotách kořisti podobná funkční odpovědi typu 2 a její průběh se v této fázi také stejným způsobem vysvětluje. Při nižších populačních hustotách má však úsek zrychlení, kdy růst populační hustoty kořisti vyvolává takové zrychlení spotřeby, které je vyšší, než by odpovídalo přímé úměře mezi spotřebou a hustotou. To znamená, že v této fázi je vztah mezi spotřebou a hustotou nelineární, a celkový tvar křivky má proto podobu S.



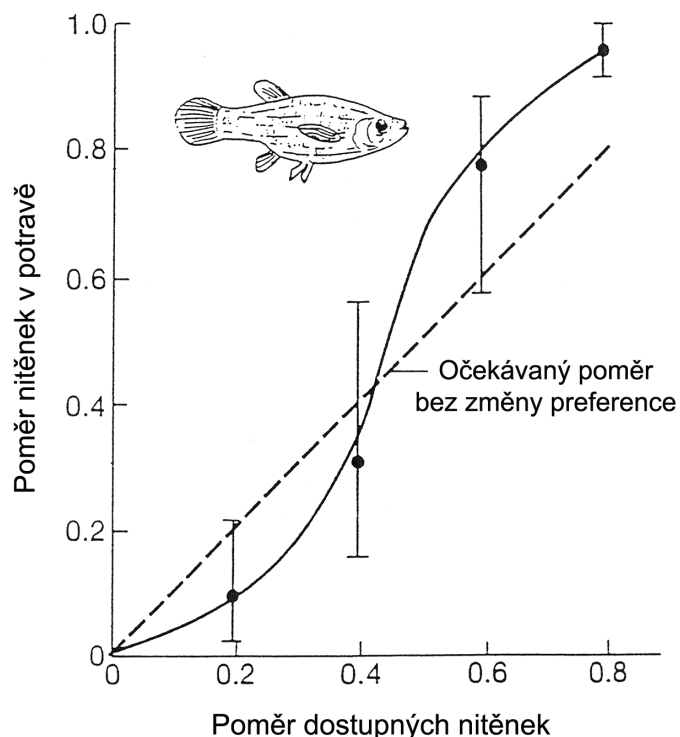
Obr. 3.8. Funkční odpověď typu 1 hrotnatky *Daphnia magna* filtrující kvasinky *Sacccharomyces cerevisiae* z roztoku s různou koncentrací kořisti. Podle Riglera (1961).



Obr. 3.9. Funkční odpověď typu 3. (A) Bzučivka *Calliphora vomitoria*, konzumující kapičky cukru. (B) Lumek *Venturia canescens*, konzumující housenky rodu *Cadra* druhého (●), třetího (○) a čtvrtého (▲) instaru. (C) a (D) příčiny vzniku této funkční odpovědi. (C) vyhledávací účinnost *C. vomitoria* (procento času tráveného hledáním) vzrůstá se vzrůstající populační hustotou kořisti (kapičky cukru). (D) vyhledávací účinnost *V. canescens* (procento času stráveného zkoumáním larev) vzrůstá s rostoucí populační hustotou hostitelských larev zavíječe *Plodia interpunctella*. (A) a (C) podle Murdieho a Hassella (1973), (B) podle Takashiho (1968), (D) podle Hassella et al. (1977).

Druh
ou možností
vzniku
křivky tvaru
S, která
snižuje dobu
zpracování
kořisti, je
změna
preferencí.
Predátor si
v tomto
případě buď
vybírá
položky
kořisti mezi
různými
mikrobiotop
y, a nebo se
užitečnost
položek
mění s
populační
hustotou.
Změnou
preferencí
pak
nazýváme
velmi častý
jev, kdy

náhle dochází ke změně chování, a predátor loví určitý typ kořisti nejprve méně často, než odpovídá populační hustotě, a pak častěji (obr. 3.10 a 3.11).



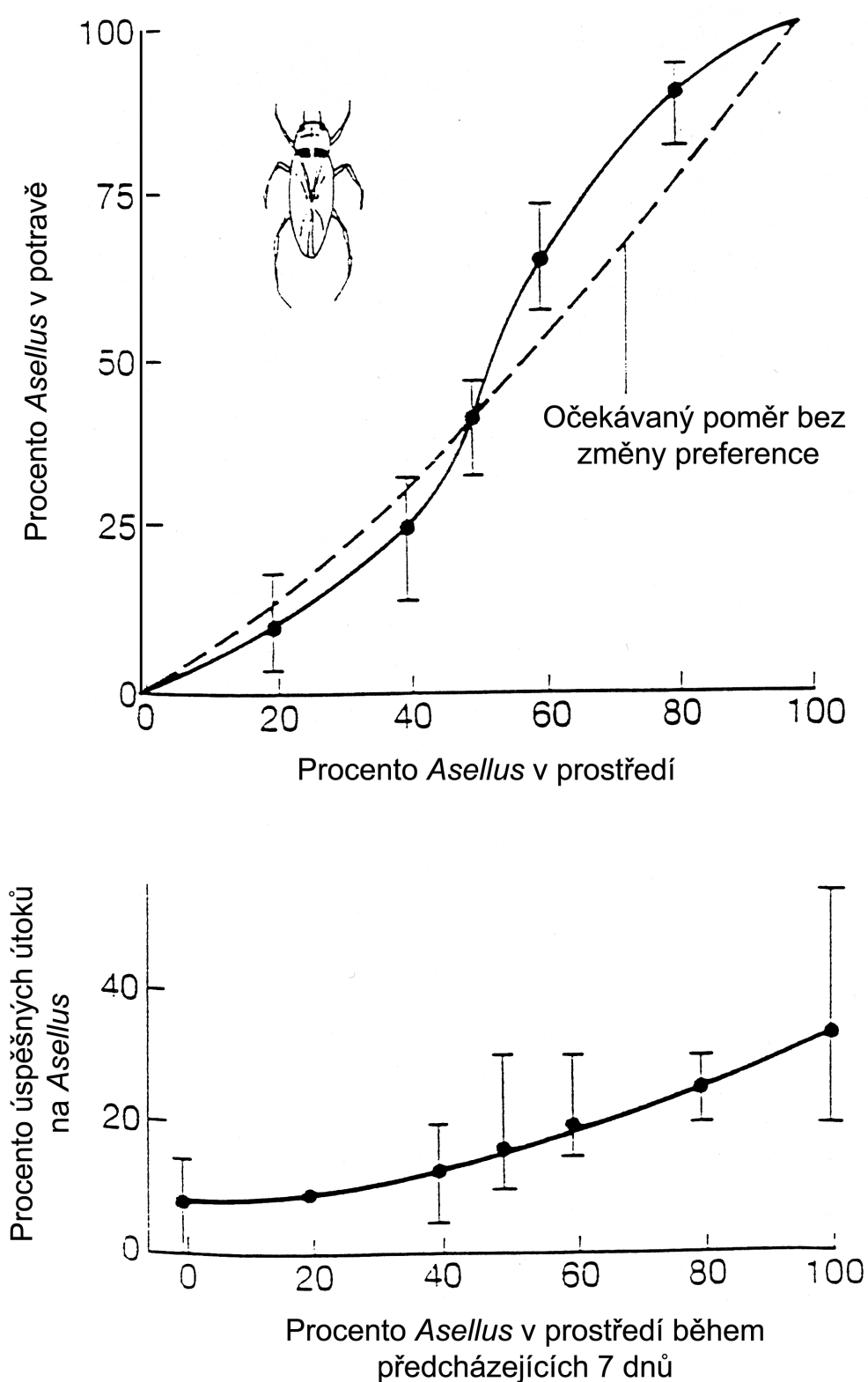
Obr. 3.10. Poměr kořisti lovený pavími očkami, které si vybírají ze dvou položek: nitěnek a octomilek. Podle Murdocha a Oatena (1975).

Pravděpodobně častěji dochází ke změně preference v prvním případě, kdy si predátor vybírá alternativní položky potravy v různých mikrobiotopech. Ke změně preference pak dochází díky tomu, že se predátor soustředí na lovení v užitečnějším mikrobiotopu. V případě pavích očí na obr. 3.10 byly octomilky na hladině a nitěnký na dně akvária. Ve druhém případě, kdy dochází ke změně preference díky změně užitečnosti položek se změnou jejich populační hustoty, může ke změně preference vést změna schopnosti predátora ulovit kořist. Na obr. 3.11 je znázorněna taková změna preference u

dravé vodní ploštice, znakoplavky *Notonecta glauca*, která loví s větším úspěchem sladkovodního koryše, berušku rodu *Asellus*, jestliže se s ní setkává častěji. Zejména u obratlovců může být změna preference také důsledkem toho, že si predátor při častějším setkávání určitý typ kořisti vtiskne do paměti (searching images, Tinbergen 1960). Kořist, kterou si predátor takto oblíbil, pak preferuje na úkor ostatní kořisti.

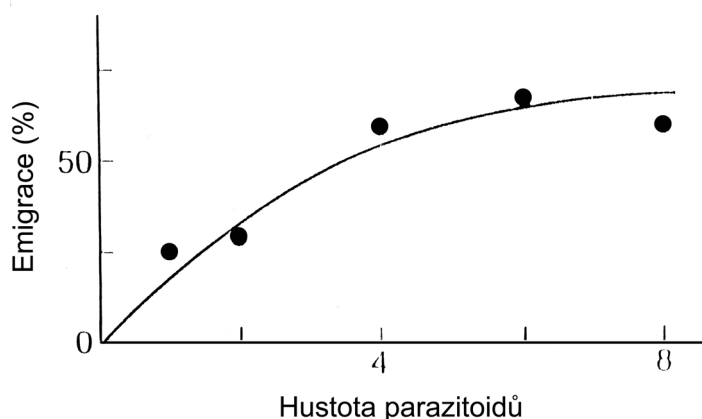
Vznik funkční odpovědi typu 3 je charakteristický pro polyfágní predátory a je důsledkem změny relativní populační hustoty jednoho typu kořisti ve vztahu k jinému typu kořisti. Protože funkční odpověď se zabývá absolutní změnou populační hustoty jednoho typu kořisti, nejde o funkční odpověď v pravém slova smyslu. Ale změna preference vede ke stejnému tvaru křivky spotřeby jako funkční odpověď typu 3, a má i podobné důsledky pro dynamiku vztahu dravec-kořist.

Funkční odpověď se zabývala chováním jednotlivého predátora, který nebyl ovlivněn chováním dalších predátorů. Ale v přírodě predátoři nežijí izolovaně, a proto bude jejich chování ovlivněno chováním jiných predátorů. Jistě, důsledkem vzrůstající populační hustoty predátorů bude konkurence o zmenšující se zásoby potravy, což způsobí pokles rychlosti



Obr. 3.11. (A) Změna preference u vodní ploštice, znakoplavky rodu *Notonecta*, při výběru mezi dvěma položkami: larvami jepic a sladkovodními koryši, beruškami rodu *Asellus*. (B) Příčina změny preference: znakoplavka je schopna tím častěji přemoci a zkonzumovat berušku, čím má větší zkušenost se zpracováním této kořisti. Podle Lawtona et al. (1974).

spotřeby. Ale k poklesu rychlosti spotřeby může dojít i v případě, že množství potravy predátory nelimituje, a to díky změněnému chování predátorů (např. aktivní obrana potravních zdrojů, vzájemné kradení potravy, růst emigrace) a díky jejich interakcím s kořistí (např. zvýšení obranyschopnosti kořisti vyvolané zvýšeným predáčním tlakem). Všechny tyto rozmanité procesy se označují jako vzájemná **interference predátorů**, která, ve všech případech, vede ke stejnému podstatnému efektu: rychlost spotřeby průměrného predátora klesá a tento pokles se zesiluje s rostoucím počtem predátorů. Příklad je uveden na obr. 3.12.



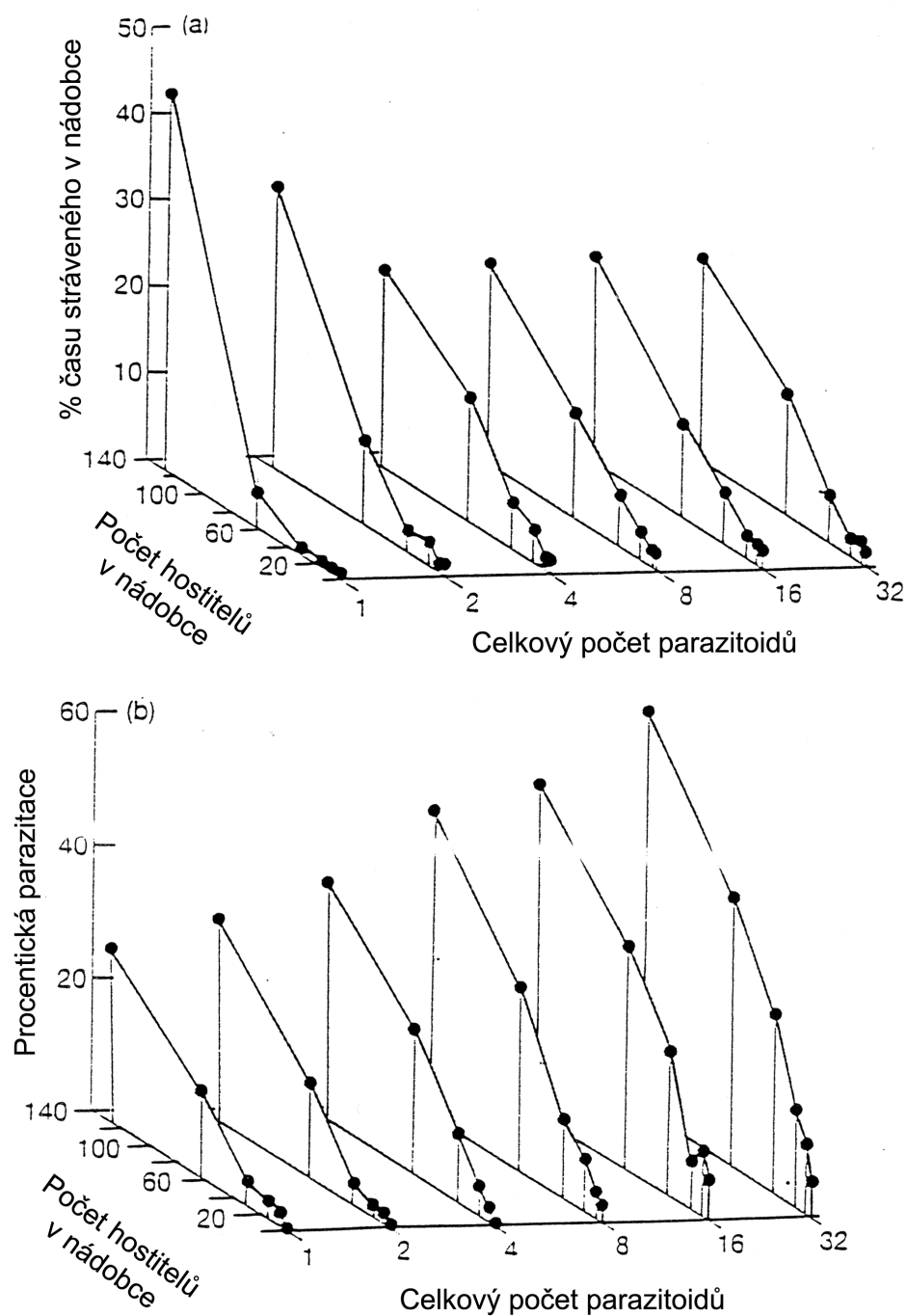
Obr. 3.12. Vzájemná interference: množství emigrujících samic lumka *Diadromus pulchellus* z experimentální klícky vzrůstá s populační hustotou lumků. Noyes 1974; podle Hassella (1978).

Podobný jev, specifický pro populace parazitoidů, se označuje jako **pseudointerference** (termín byl utvořen tak, aby připomínal vzájemnou interferenci v populacích predátorů, viz Free et al. 1977). Při vzájemné pseudointerferenci bude s rostoucí populační hustotou parazitoidů docházet k poklesu vyhledávací

účinnosti v důsledku rostoucího poměru setkávání s kořistí, která již byla parazitována. Parazitoidi totiž plýtvají časem tím, že se zabývají již jednou parazitovanými hostiteli; ti mohou stále přitahovat jejich pozornost, protože nejsou, na rozdíl od kořisti pravých predátorů, fyzicky odstraňováni (Hassell 1982). To ale znamená, že parazitoidi, kteří se dostali k hostiteli dříve, nepřímo interferují s parazitoidy, kteří se dostanou k hostiteli později, a snižují efektivitu jejich parazitace.

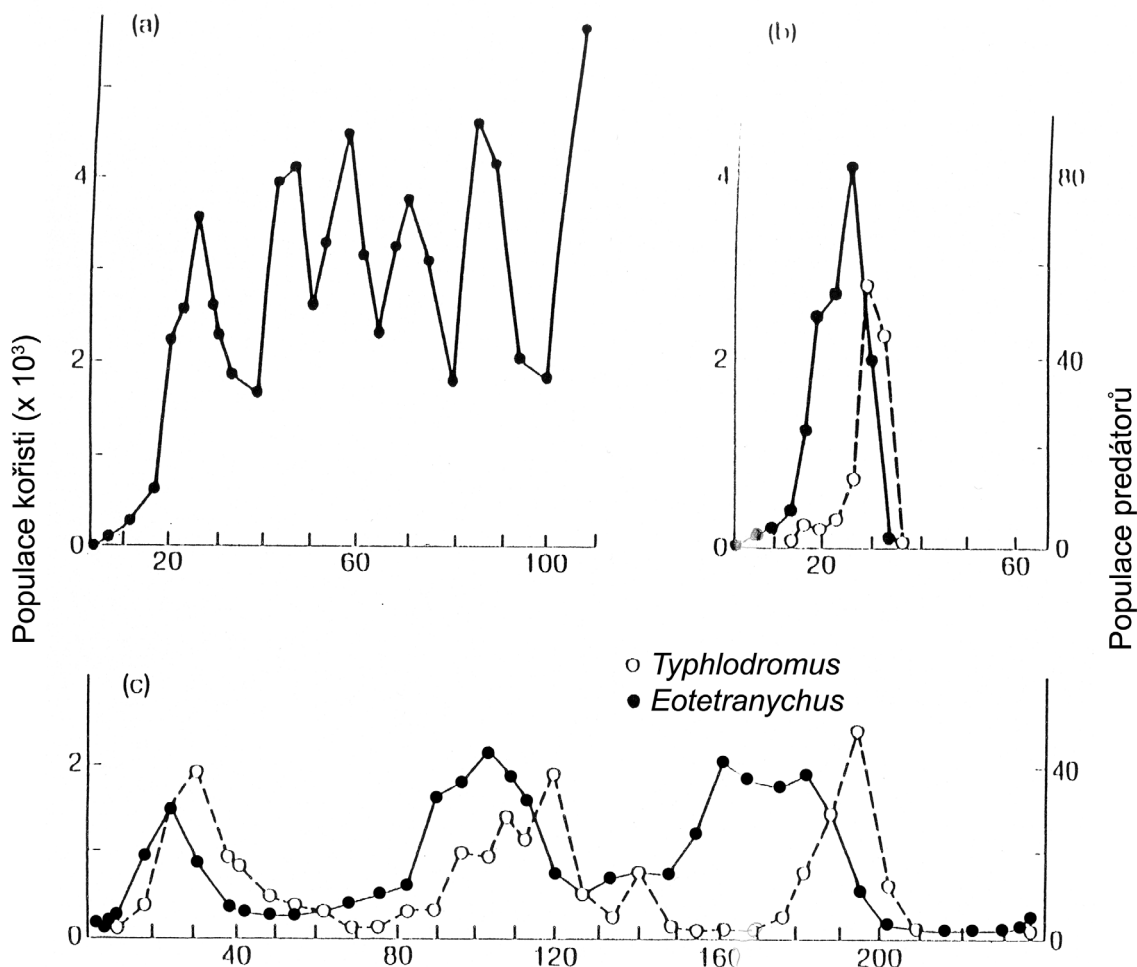
Až doposud jsme se zabývali detailními problémy, které se týkaly jednotlivého predátora náhodně hledajícího náhodně rozmístěnou kořist (funkční odpovědi predátorů), a nebo více predátorů náhodně hledajících náhodně rozmístěnou kořist (interference predátorů a pseudointerference parazitoidů). Nyní se budeme zabývat kořistí, která, díky heterogenitě prostředí, není rozptýlena nahodile, a reakcí predátorů na tento typ distribuce kořisti. Budeme popisovat hledání většího počtu predátorů, kteří se přemisťují mezi různými oblastmi, které se liší populační hustotou kořisti. Jejich chování je pak často charakterizováno **agregací**, tj. vzrůstem počtu predátorů při vzrůstu populační hustoty kořisti, a to díky jejich přesunu do oblastí s vyšší populační hustotou kořisti a díky zvýšené reprodukci v těchto oblastech.

Vznik refugií kořisti. Důsledkem přesunu predátorů v heterogenním prostředí do oblastí s vysokou populační hustotou kořisti často bude, že kořist v místech vysoké populační hustoty bude mít větší šanci být napadena predátorem. Tento mechanismus je pro parazitoida znázorněn na obr. 3.13. Část populace kořisti proto bude mít menší pravděpodobnost být parazitována než v případě, pokud by parazitoidi napadali hostitele náhodně, a bude v částečném prostorovém refugiu.



Obr. 3.13. (A) Agregacíí odpověď parazitoida *Venturia canescens*, který tráví více času v nádobkách s vyšší populační hustotou hostitele, housenkami zavíječe *Ephestia cautella*. (B) výsledné rozložení stupně parazitace: hostitelé v nádobkách s nižší populační hustotou jsou v částečných refugiích - mají menší pravděpodobnost, že budou parazitováni. Podle Hassella (1982).

Přesun predátorů do oblastí s vysokou populační hustotou kořisti má často nejen prostorovou, ale i časovou složku. Nejznámějším příkladem je Huffakerův (1958) experiment s dravým roztočem *Typhlodromus occidentalis* a jeho kořistí, sviluškou *Eotetranychus sexmaculatus* (obr. 3.14). Huffaker umístil na táci svilušky a pomeranče, které jsou její potravou. Bez přítomnosti predátora populační hustota svilušky kolísala, ale populace trvale přežívala. Ale pokud byl introdukován predátor, jeho populace rychle rostla, zkonsumovala veškerou svilušku a posléze vymřela. Chování populací se ale změnilo, pokud jim Huffaker připravil heterogennější experimentální prostředí. Pomeranče dal dále od sebe a částečně je izoloval vazelínovými bariérami, které nebyli schopni draví roztoči ani svilušky překročit. Ale aby usnadnil dispersi svilušky, vztyčil na táci řadu špejlí. Protože svilušky vytvářejí tenká hedvábná vlákna, mohly se ze špejlí spouštět nebo nechat unášet vzdušnými proudy do okolí. Svilušky proto měly ve srovnání s dravým roztočem usnadněnou dispersi. Tam, kde byli na pomerančích jak svilušky, tak predátoři, predátoři zkonsumovali veškerou kořist a pak buď zcela vyhnuli, anebo se pokoušeli (s malým úspěchem) přelézt přes vazelínové bariéry na další skupinu pomerančů se sviluškou. Tam, kde byly pomeranče pouze se sviluškou, se sviluška rychle množila a posléze úspěšně šířila na další skupiny pomerančů. Tam, kde byly pomeranče pouze s predátorem, draví roztoči většinou vyhnuli dříve, než se objevila kořist. Každá skupina pomerančů tedy byla odsouzena ke konečnému vyhynutí dravce i kořisti; ovšem celkově existovala v každém okamžiku mozaika skládající se z pomerančů neobydlených, pomerančů s dravcem a kořistí, kde obě populace směřovaly k zániku, a pomerančů se vzkvétající populací svilušky; a tato mozaika byla schopna trvale udržovat populaci dravce i kořisti. Kořist byla v časovém refugiu, pokud byla zrovna ve skupině pomerančů bez predátora.

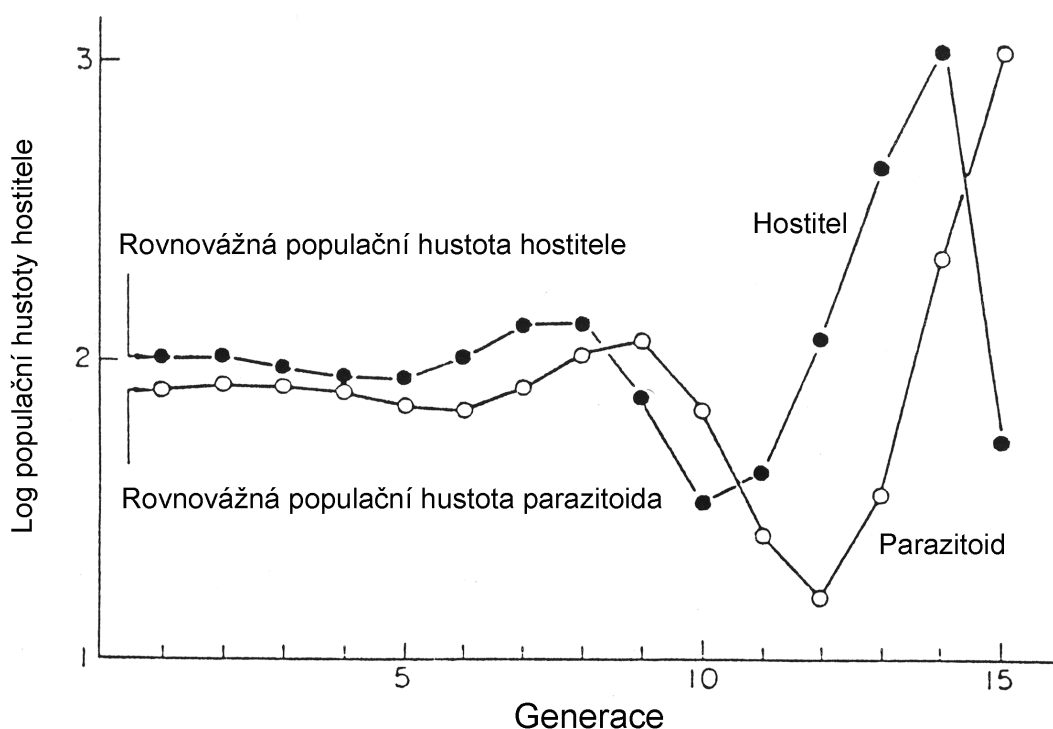


Obr. 3.14. Interakce dravec-kořist mezi sviluškou *Eotetranychus sexmaculatus* (●) a jejím predátorem, dravým roztočem *Typhlodromus occidentalis* (○). (A) Populační kolísání svilušek bez predátora. (B) Jediná oscilace kořisti a dravce v jednoduchém prostředí. (C) Trvalé oscilace v komplexnějším prostředí. Podle Huffakera (1958).

3.3.4 Populační dynamika

První modely typu dravec-kořist (Volterra 1926, Lotka 1932, Nicholson 1933, Nicholson a Bailey 1935) popsaly kombinace poklesů a vzrůstů populační hustoty dravce a kořisti, vedoucí k navzájem propojeným oscilacím populační hustoty – **párovým populačním cyklům**, ve kterých populační hustota dravce sleduje populační hustotu kořisti s časovým zpožděním. Na obr.3.15, popisujícím typické cykly, si můžeme časové zpoždění představit tak, že vzrůst populační hustoty kořisti nad rovnovážný stav povede k tomu, že predáční tlak začne zesilovat. Působení predátora však může být opožděno, neboť predátor se musí na místech se vzrůstající populační hustotou nejprve agregovat, např. imigrací nebo zvýšenou investicí do produkce potomstva. Tím postupně vzroste jeho populační hustota, ale na rostoucí populaci kořisti bude reagovat s určitým časovým zpožděním. Samozřejmě, zvýšená populace predátora pak vyvolá zvýšený predáční tlak, jehož důsledkem bude pokles populace kořisti. Pokles predáčního tlaku ale opět může mít určité časové zpoždění, zejména tehdy,

jestliže predátor reagoval na růst populační hustoty kořisti větším počtem mláďat. Teprve s určitým zpožděním dojde k poklesu natality, vzrůstu mortality, či emigraci predátora. Důsledkem časového zpoždění v negativní zpětné vazbě proto bude „přestřelování“ a „podstřelování“ rovnovážné populační hustoty, které způsobí výkyvy neboli *oscilace* populační hustoty kolem rovnovážné hodnoty. Časové zpoždění v populaci predátora tak například znamená, že současná vysoká populační hustota predátora je důsledkem *minulé* vysoké populační hustoty kořisti, ale kryje se s fází *současného* poklesu populační hustoty kořisti, atd. Výsledkem těchto modelů je nestabilní populační kolísání, které vede nakonec k vymření dravce i kořisti.



Obr. 3.15: Populační model na základě Nicholsonových (1933) rozdílových rovnic. Model začíná rovnovážnými populačními hustotami hostitele a parazitoida a ukazuje další průběh populační dynamiky po vychýlení obou populací z rovnovážného stavu. Podle Varleyho et al. (1973).

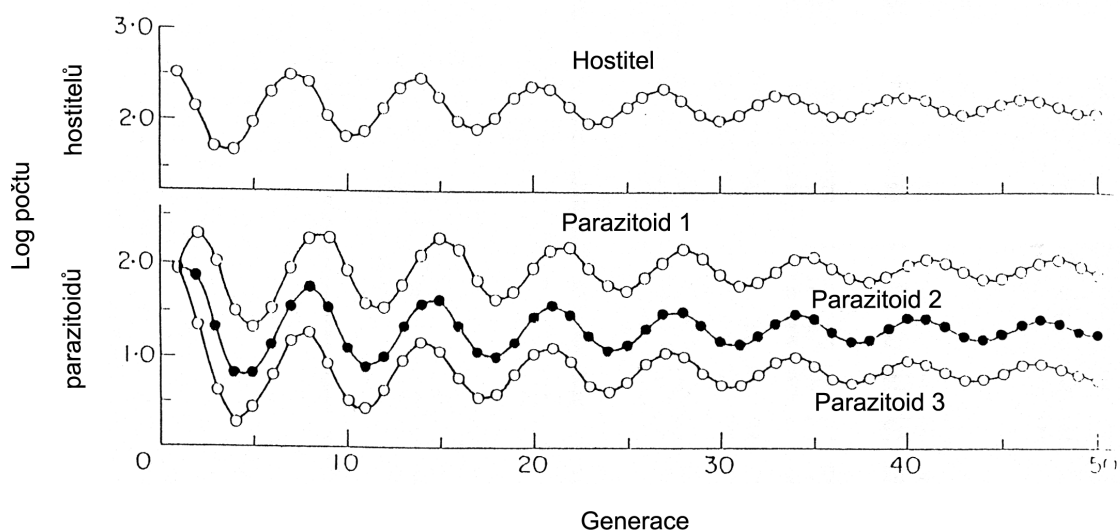
První modely vztahu dravec-kořist, vedoucí k nestabilnímu populačnímu kolísání, ale předpokládaly, že množství kořisti lovené jednotlivým predátorem je konstantní, kořist je náhodně rozmístěna v homogenním prostředí a predátor ji náhodně hledá. Ale z předchozí kapitoly již víme, že množství kořisti lovené predátorem se mění v důsledku jeho funkčních odpovědí, interference predátorů a pseudointerference parazitoidů. Díky heterogenitě prostředí není kořist rozmístěna náhodně a pravděpodobnost útoku predátora není pro všechny jedince kořisti stejná.

Ukážeme si, jak začlenění těchto složek predace může v některých případech vést k hustotně závislé regulaci a tím ke stabilizaci populační dynamiky - tedy ke tlumení populačních cyklů a k ustanovení rovnovážného stavu obou populací.

Z funkčních odpovědí predátora má největší potenciál ke stabilizaci vztahu dravec-kořist funkční odpověď typu 3 u polyfágních predátorů, kde tento typ odpovědi vzniká díky změně preference. Protože polyfágové nejsou vázáni na jeden typ kořisti, nedochází při reakci na hustotu kořisti k časovému zpoždění. U specializovaných predátorů, dříve než se může projevit jejich regulační působení, zpravidla musí nejprve dojít k jejich dostatečnému namnožení. Naproti tomu, polyfágní predátoři se budou živit alternativní kořistí, takže budou přítomni v dostatečném počtu, a změna preference nastane ihned, jakmile se nová kořist objeví. Proto se zdá, že mohou mít při nízkých populačních hustotách kořisti reálný význam např. v regulaci zemědělských a lesních škůdců (Putman and Wratten 1984) či při stabilizaci populačních cyklů (Hanski et al. 1991). Přinejmenším k úvahám o regulaci škůdců je však třeba přistupovat opatrně, jak ukazuje následující příklad.

O polyfágních predátorech v obilných polích, jako jsou různé druhy střevlíků, drabčků, pavouků či sekáčů, se spekuluje, že mohou reagovat na nálet obilních mšic jako „živý insekticid“ (viz Putman a Wratten 1984), protože jsou na poli stále, živí se rozmanitou potravou a při náletu mšic jsou schopni okamžitě reagovat na nový typ potravy. Tím se budou lišit od specializovaných bezobratlých predátorů, kteří rovněž žerou mšice (např. slunéčka, larvy zlatooček a larvy pestřenek), ale na poli se soustředí až po náletu mšic, a tak reagují s časovým zpožděním. Southwood a Comins (1977) v této souvislosti dokonce mluví o „údolí přirozených nepřátel“, čímž narážejí na pozorovaný fakt, že krátce po náletu dochází ve vzorcích monitorovaných mšic k zastavení růstu populace, či dokonce k poklesu populační hustoty, a jen v některých letech pak následuje explozivní růst. Southwood a Comins soudili, že další růst populace mšic závisí na rovnováze mezi velikostí náletu a množstvím přítomných polyfágních predátorů v obilném poli. Nedávné výsledky (Jarošík et al. 2003) však ukazují, že populační dynamika mšic s množstvím polyfágních predátorů nesouvisí a pozorované „údolí přirozených nepřátel“ je jen artefaktem způsobu monitorování populační dynamiky mšic. Navíc, přinejmenším pro střevlíky, kteří jsou ve středoevropských podmínkách v obilném poli daleko nejrozšířenější skupinou polyfágních predátorů, mšice zdaleka nejsou preferovanou potravou (Bilde a Toft 1999) a jejich výskyt je s populační hustotou mšic jen velmi málo korelovaný (Honěk a Jarošík 2000). A co je nejpodstatnější, tito střevlíci se v obilném poli živí především semeny plevelů (Honěk et al. 2003). Máme-li tedy parafrázovat předchozí prohlášení, jsou tito polyfágní predátoři spíše „živým herbicidem“ než živým insekticidem.

Možná trochu překvapivě, také zavedení interference predátorů je schopné stabilizovat modely dravec-kořist, a to proto, že pokles rychlosti spotřeby s rostoucí populační hustotou predátorů bude mít negativní vliv na plodnost a růst a pozitivní vliv na mortalitu predátora. Populace predátorů je tak vystavena hustotně závislé regulaci (viz např. Batzli 1983), která umožňuje simulovat např. stabilní koexistenci několika druhů parazitoidů na jediném druhu hostitele (obr.3.16).



Obr. 3.16. Populační model s interferencí predátorů znázorňující stabilní koexistenci hostitele a tři parazitoidů. Podle Hassella a Varleyho (1969).

Také refugia kořisti vzniklá díky heterogenitě prostředí mají tendenci stabilizovat populační dynamiku vztahu dravec-kořist. Část kořisti zůstane nenapadena i při vysokých populačních hustotách predátora, a tím tlumí působení dravce. Naproti tomu, dravci refugia zajistí, aby měl stále dostatek potravy. Je ovšem třeba zdůraznit, že tento stabilizační efekt heterogenity je pouze vedlejším produktem predátorovy preference těch složek prostředí, kde se mu nejvíce vyplatí kořist lovit; predátoři se neagregují na místech s vysokou populační hustotou kořisti proto, aby stabilizovali interakci dravec-kořist. Nicméně, bude-li mít predátor vysokou vyhledávací účinnost, může vzniknout interakce, kdy při agregaci predátorů na místech s vysokou populační hustotou kořisti přežívá relativně velká populace predátora při nízké populační hustotě kořisti (Beddington et al. 1978; May 1978).

Navíc, u parazitoidů agregace zvyšuje pseudointerferenci. Při vyšších populačních hustotách se budou parazitoidi v agregacích (kde jich je většina) stále častěji setkávat s místy, kde byla parazitována většina hostitelů (či dokonce všichni); parazitoidi budou muset napadení hostitele buď vzdát, a nebo se smířit s tím, že parazitace bude neúspěšná. To ale znamená, že s rostoucí populační hustotou efektivita parazitace prudce klesá. Pseudointerference tedy bude působit jako přímo hustotně závislý efekt, snižující natalitu parazitoidů a tento hustotně závislý vliv bude tlumit přirozené oscilace populační hustoty parazitoidů a snižovat negativní působení parazitoida na populaci kořisti. To znamená, že pseudointerference může, na straně jedné, vést ke stabilitě, ale - protože snižuje efektivitu působení parazitoidů - na straně druhé také nezbytně povede ke zvýšení rovnovážné populační hustoty kořisti (Taylor 1993).

Konečně, poslední alternativou je stabilizační vliv metapopulační struktury. Tento pohled na stabilizaci systému dravec-kořist si nejlépe přiblížíme připomenutím Huffakerova (1958) experimentu s dravým roztočem *Typhlodromus pyri* a jeho kořistí, svíluškou *Eotetranychus sexmaculatus* (obr. 2.10). Interakce dravce a kořisti zde byla stabilizována kombinací nenáhodného výskytu kořisti v jednotlivých oblastech, agregací predátorů v některých oblastech s vysokou populační hustotou kořisti a nedostatkem synchronizace

populační dynamiky dravce a kořisti v jednotlivých oblastech. Pokud mají jednotlivé oblasti stejnou populační dynamiku a disperse mezi oblastmi je stejná, dynamika systému dravec-kořist v jednotlivých oblastech zůstává také nezměněna; populační hustota v jednotlivých oblastech a disperse mezi oblastmi nebudou, samy o sobě, mít na populační dynamiku žádný vliv. Ovšem, rozdíly mezi jednotlivými oblastmi, ať již v dynamice v rámci subpopulací, nebo v dispersi mezi nimi, mají tendenci stabilizovat interakce (Murdoch et al. 1992). Důvodem je to, že jakýkoli rozdíl v hodnotách parametrů mezi oblastmi vede k asynchronii kolísání mezi těmito oblastmi. Je nasnadě, že populace na vrcholu cyklu bude dispersí nevyhnutelně více ztrácet než získávat, zatímco populace na spodním bodu obratu bude naopak více získávat než ztrácet (což je typ přímé hustotní závislosti). Společné působení disperse a asynchronie tedy bude tlumit oscilace populační dynamiky dravce i kořisti.

4 Literatura

- Abramsky Z., Sellah C. (1982) Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment. *Ecology* 63: 1242-1247
- Atkinson W.D., Shorrocks B. (1981) Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 50: 461-471
- Batzli G.O. (1983) Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos* 40: 396-406
- Beddington J.R., Free C.A., Lawton J.H. (1978) Modelling biological control: on the characteristics of successful natural enemies. *Nature* 273: 513-519
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1996) *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. 3rd ed. Blackwell, Oxford.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1997) *Ekologie. Jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc. [Překlad 2. vydání, Blackwell, Oxford 1990]
- Begon M., Wall R. (1987) Individual variation and competitor coexistence: a model. *Functional Ecology* 1: 237-241
- Bentley S., Whittaker J.B. (1979) Effects of grazing by a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *Journal of Ecology* 69: 79-90
- Berryman A.A. (1981) *Population Systems*. Plenum, New York.
- Bilde T., Toft S. (1999) Prey consumption and fecundity of the carabid beetle *Calathus melanocephalus* on diets of three cereal aphids: high consumption rates of low quality prey. *Pedobiologia* 43: 422-429
- Boucher D.H., James S., Kesler K. (1984) The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347
- Breznak J.A. (1975) Symbiotic relationships between termites and their intestinal biota. In D.H. Jennings, D.L. Lee (eds.): *Symbiosis*. Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 559-580
- Bronstein J.L. (1994) Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* 69: 31-51
- Brown K.M. (1982) Resource overlap and competition in pond snails: an experimental analysis. *Ecology* 63: 412-422

- Bshary R. (2003) The cleaner wrasse, *Labroides dimidiatus*, is a key organism for reef fish diversity at Ras Mohammed National Park, Egypt. *Journal of Animal Ecology* 72: 169-176
- Carne P.B. (1969) On the population dynamics of the eucalypt-defoliating chrysomelid *Paropsis atomaria* OI. *Australian Journal of Zoology* 14: 647-672
- Clark L.R. (1964) The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Australian Journal of Zoology* 12: 362-380
- Caughley G., Lawton J.H. (1981) Plant-herbivore systems. In R.M. May (ed.) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell, Oxford. Pp. 285-307
- Cherrett J.M., Powell R.J., Stradling D.J. (1989) The mutualism between leaf cutting ants and their fungus. In N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond, J.F. Weber (eds.): *Insect/Fungus Interactions*. Royal Entomological Society Symposium No 14: Academic Press, London. Pp. 93-120
- Clapham W.B. (1973) *Natural Ecosystems*. Collier-Macmillan, New York.
- Connell J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696
- Darwin J.H., Williams R.M. (1964) The effect of time of hunting on the size of a rabbit population. *New Zealand Journal of Science* 7: 341-352
- Deevey E.S. (1947) Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 22: 283-314
- Diamond J.M. (1975) Assembly of species communities. In M.L. Cody, J.M. Diamonds (eds.): *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge.
- Dodd A.P. (1940) *The Biological Campaign Against Prickly Pear*. Commonwealth Prickly Pear Board. Government Printer, Brisbane.
- Elton C. (1933) *The Ecology of Animals*. Methuen, London.
- Fisher R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- FitzGibbon C.D., Fanshawe J. (1989) The condition and age of Thompson's gazelles killed by cheetahs and wild dogs. *Journal of Zoology* 218: 99-107
- Free C.A., Beddington J.R., Lawton J.H. (1977) On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *Journal of Animal Ecology* 46: 543-554
- Gause G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Gause G.F. (1935) Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. *Journal of Experimental Biology* 12: 44-48
- Gilbert L.E. (1975) Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In L.E. Gilbert, P.H. Raven (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin. Pp. 210-240
- Godfray H.C.J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Gurevitch J., Morrow L.L., Wallace A., Walsh J.S. (1992) A meta-analysis of field experiments on competition. *American Naturalist* 140: 539-572

- Haefner P.A. (1970) The effect of low dissolved oxygen concentrations on temperature-salinity tolerance of the sand shrimp, *Crangon septemspinosa*. *Physiological Zoology* 43: 30-37
- Hanski I. (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In M.E. Gilpin, I. Hanski (eds.) *Metapopulation Dynamics*. Academic Press, London. Pp. 17-38.
- Hanski I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski I., Kuusela S. (1977) An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annales Zoologici Fennici* 43: 108-115
- Hanski I., Pakkala T., Kuussaari M., Lei G. (1995) Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* 72: 21-28
- Harley J.L., Smith S.E. (1983) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London
- Harper J.L. (1961) Approaches to the study of plant competition. In F.L. Milthorpe (ed.) *Mechanisms in Biological Competition*. Symposium No. 15, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 1-39.
- Harper J.L. (1977) *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hassell M.P. (1978) *The Dynamics of Predator-Prey Systems*. Edward Arnold, London.
- Hassell M.P. (1982) Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. *Ecological Entomology* 7: 365-377
- Hassell M.P., Lawton J.H., Beddington J.R. (1977) Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *Journal of Animal Ecology* 46: 249-262
- Hassell M.P., Varley G.C. (1969) New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* 223: 1133-1136
- Hatto J., Harper J.L. (1969) The control of slugs and snails in British cropping systems, specially grassland. *International Copper Research Association Project* 115(A): 1-25
- Hogan M.E., Veivers P.C., Slaytor M., Czolij R.T. (1988) The site of cellulose breakdown in higher termites (*Nasutitermes walkeri* and *Nasutitermes exitosus*). *Journal of Insect Physiology* 34: 891-899
- Holling C.S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398
- Holt R.D. (1977) Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229
- Holt R.D. (1984) Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124: 377-406
- Honěk A., Jarošík V. (2000) The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 97: 517-525
- Honěk A., Martinková Z., Jarošík V. (2003) Carabids as seed predators. *European Journal of Entomology* 100: 531-544
- Huffaker C.B. (1958) Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383

- Hungate R.E. (1975) The rumen microbial ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 39-66
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22: 415-427
- Hutchinson G.E. (1961) The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137-145
- Janzen D.H. (1966) Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275
- Jarošík V. (1987) Některé problémy organizace společenstev. *Biologické listy* 52: 109-123
- Jarošík V., Honěk A., Dixon A.F.G. (2003) Natural enemy ravine revisited: the importance of sample size for determining population growth. *Ecological Entomology* 28: 85-91.
- Jeffries M.J., Lawton J.H. (1984) Enemy-free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 269-286
- Jeffries M.J., Lawton J.H. (1985) Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space. *Freshwater Biology* 15: 105-112
- Lack D. (1971) *Ecological Isolation in Birds*. Blackwell, Oxford.
- Lawton J.H., Beddington J.R., Bonser R. (1974) Switching in invertebrate predators. In M.B. Usher, M.H. Williamson (eds.) *Ecological Stability*. Chapman and Hall, London. Pp. 141-158.
- Leslie P.H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212
- Leslie P.H. (1948) Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245
- Levins R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240
- Levins R. (1970) Extinction. In *Lectures on Mathematical Analysis of Biological Phenomena*. Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. 231. Pp. 123-138
- Limbaugh C. (1961) Cleaning symbiosis. *Scientific American* 205: 42-49
- Lotka A.J. (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Lotka A.J. (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 22: 461-469
- Malthus T.R. (1798) *An Essay on the Principle of Population As It Effects the Future Improvements of Society*. London. [Reprinted by MacMillan, New York]
- May R.M. (1978) Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology* 47: 833-843
- Mertz D.B. (1970) Notes on methods used in life-history studies. In J.H. Connell, D.B. Mertz, W.W. Murdoch (eds.) *Readings in Ecology and Ecological Genetics*. Harper and Row, New York. Pp. 4-17
- Murdie G., Hassell M.P. (1973) Food distribution, searching success and predator-prey models. In R.W. Hiorns (ed.) *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations*. Academic Press, London. Pp. 87-101

- Murdoch W.W., Stewart-Oaten A. (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1-131
- Murdoch W.W., Briggs C.J., Nisbet R.M., Gurney W.S.C., Stewart-Oaten A. (1992) Aggregation and stability in metapopulation models. *American Naturalist* 140: 41-58
- Nicholson A.J. (1933) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178
- Nicholson A.J., Bailey V.A. (1935) The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3: 551-598
- Noyes J.S. (1974) The biology of the leek moth, *Acrolepia assectella* (Zeller). *Ph.D. thesis*, University of London.
- Paine R.T. (1979) Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science* 205: 685-687
- Pearl R. (1928) *The Rate of Living*. Knopf, New York
- Pisek A., Larcher W., Vegis A., Napp-Zin K. (1973) The normal temperature range. In H. Precht, J. Christopherson, H. Hense, W. Larcher (eds.) *Temperature and Life*. Springer, Berlin. Pp. 102-194
- Price P.W. (1975) *Insect Ecology*. Wiley, New York
- Putman R.J., Wratten S.D. (1984) *Principles of Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Schoener T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240-285
- Sharpe F.R., Lotka A.J. (1911) A problem in age-distribution. *Philosophical Magazine, Series 6*, 21: 435-438.
- Shorrocks B., Rosewell J. (1987) Spatial patchiness and community structure: coexistence and guild size of drosophilids on ephemeral resources. In J.H.R. Gee, P.S. Giller (eds.) *Organization of Communities: Past and Present*. Blackwell, Oxford. Pp. 29-52
- Simberloff D., Dayan T., Jones C., Ogura G. (2000) Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology* 91: 2086-2099
- Solomon M.E. (1949) The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35
- Sota T., Mogi M., Hayamizu E. (1994) Habitat stability and the larval mosquito community in treeholes and other containers on a temperate island. *Researches on Population Ecology* 36: 93-104.
- Southwood T.R.E. & Comins H.N. (1976) A synoptic population model. *Journal of Animal Ecology* 45: 949-965.
- Sprent J.I., Sprent P. (1990) *Nitrogen Fixing Organisms: Pure and Applied Aspects*. Chapman & Hall, London.
- Stoll P., Prati D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319-327
- Strauss S.Y., Agrawal A.A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 179-185
- Stevens C.E. (1988) *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System*. Cambridge University Press, London.

- Takahashi F. (1968) Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation. *Researches in Population Ecology* 10: 54-68.
- Taylor A.D. (1993) Heterogeneity in host-parasitoid interactions: the CV^2 rule. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 400-405
- Thompson D.J. (1975) Towards a predator-prey model incorporating age structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*. *Journal of Animal Ecology* 44: 907-916.
- Thompson J.N. (1982) *Interaction and Coevolution*. Wiley, New York.
- Thompson J.N. (1995) *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tilman D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tinbergen L. (1960) The natural control of insects in pinewoods. 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives néerlandaises de Zoologie* 13: 266-336
- Townsend C.R., Begon M., Harper J.L. (2003) *Essentials of Ecology*. 2nd edition. Blackwell, Oxford.
- Trumble J.T., Kolodny-Hirsch D.M., Ting I.P. (1993) Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology* 38: 93-119
- Usher M.B. (1972) Developments in the Leslie matrix model. In J.N.R. Jeffers (ed.) *Mathematical Models in Ecology*. Symposium of the British Ecological Society 12: 29-60. Blackwell, Oxford.
- Varley G.C., Gradwell G.R., Hassell M.P. (1973) *Insect Population Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Verhulst P.F. (1838) Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondences Mathématiques et Physiques* 10: 113-121.
- Volterra V. (1926) Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoire del Acadamei Lincei* 2: 31-113
- Williamson M.H. (1967) Introducing students to the concepts of population dynamics. In J. Lambert (ed.) *The Teaching of Ecology*. Symposium of the British Ecological Society 7: 169-76. Blackwell, Oxford.
- Williamson M.H. (1972) *The Analysis of Biological Populations*. Arnold, London.