

1. 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. Velmi důležitá je však i distribuce populace. Ve skutečnosti je většina populací tvořena víceméně izolovanými částmi, a populační dynamika, jak jsme si vysvětlili v kapitole 4.6, 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 (viz např. Roughgarden 1979 a Gilpin 1991). Jak se dalo očekávat, ukázalo se, že populace mnoha druhů nejsou tvořeny izolovanými populacemi, ale jsou složeny z lokálních populací, navzájem propojených migranty.

Pojem „metapopulace“ zavedl Levins (1969, 1970) 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. Podstatné však je, že tento cyklus se může opakovat, protože jedinci mohou v rámci metapopulace znovu migrovat z osídlených stanovišť. Schématicky znázorňuje tyto přechody mezi osídlenými a neosídlenými stanovišti obr. 4.17.

Levins zavedl proměnnou $p(t)$, tj. poměr osídlených stanovišť p z celkového počtu stanovišť v čase t . (Všimněte si, že *poměr* vyjadřuje, že v kterémkoli časovém okamžiku nejsou osídlena všechna obyvatelná stanoviště.) Rychlost změny v poměru osídlených stanovišť je

$$\frac{dp}{dt} = mp(1 - p) - \mu p \quad (4.14),$$

kde μ je rychlost lokálního vymírání a m je rychlost rekolonizace prázdných stanovišť. Všimněte si, že rekolonizace stoupá s počtem prázdných stanovišť, které mohou být rekolonizovány ($1 - p$), a s počtem osídlených stanovišť p , které mohou dodávat kolonizátory. Naproti tomu rychlost vymírání μ stoupá jen s počtem stanovišť p , kde může k vymření dojít; je tedy výsledkem čistě náhodného procesu, který je přímo úměrný poměru osídlených stanovišť.

Hanski (1994) rovnici (4.14) přepsal do tvaru, který je strukturálně identický diferenciální logistické rovnici (viz kapitolu 4.4.1):

$$\frac{dp}{dt} = (m - \mu)p \left(1 - \frac{p}{1 - \left(\frac{\mu}{m} \right)} \right) \quad (4.15).$$

Tento tvar znamená, že pokud rychlost rekolonizace přesáhne rychlost vymírání ($m - \mu > 0$), metapopulace dosáhne stabilní rovnováhy, s poměrem osídlených stanovišť $1 - \mu/m$. Podstatou interpretace této rovnice je, že **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.

Složitější metapopulační modely berou v úvahu, že jednotlivá stanoviště se liší velikostí a větší stanoviště mohou mít samozřejmě více jedinců. Výstupy z těchto modelů ukazují, že se tak při nižších rekolonizačních rychlostech (které jsou umožněny nižší pravděpodobností vymření na větších stanovištích) zvyšuje stabilita metapopulací, a že stabilita obecně roste s tím, jak se zvětšují rozdíly ve velikosti lokálních stanovišť, a nebo rozdíly v jejich kvalitě. Budeme-li podrobněji uvažovat o kvalitě lokálních stanovišť, můžeme je rozdělit na „dárčovské“ (source) a „obdarovávané“ (sink) (Pulliam, 1988). V rovnovážném stavu mají dárčovská stanoviště větší natalitu než mortalitu, ale na obdarovávaných stanovištích je naopak vymírání větší než natalita. V tomto systému budou dárčovská stanoviště udržovat při životě obdarovávaná stanoviště a celková stabilita metapopulace nebude záviset jen na celkové rovnováze mezi vymíráním a rekolonizací, jak tomu bylo ve výchozím modelu, ale také na rovnováze mezi dárčovskými a obdarovávanými stanovišti.

Hanski se svými spolupracovníky (Hanski 1991, Hanski et al. 1995) ukázal, že velikost lokálních populací může stoupat s tím, jak roste poměr osídlených stanovišť p , protože s rostoucím p má metapopulace v průměru více kolonizátorů, a také že s rostoucí velikostí lokálních populací může zároveň klesat pravděpodobnost vymření.

Některé složitější metapopulační modely proto dále nepředpokládají, že rychlost vymírání μ zůstává konstantní, jak tomu bylo ve výchozím modelu, ale mají za to, že rychlost vymírání klesá s rostoucím p . Je zajímavé, že tyto modely často znovu vedou k mnohonásobným rovnovážným stavům, navzájem odděleným nestabilními prahy, tak, jak jsme o nich mluvili v předchozí kapitole 4.7.1. Nad nestabilním prahem jsou velikosti lokálních populací dostatečné na to, aby rychlost vymírání byla malá, a takové metapopulace, podobně jako ve výchozím metapopulačním modelu, trvale přežívají na relativně velkém podílu stanovišť, který můžeme přirovnat k vysoké rovnovážné populační hustotě K_2 z předchozí kapitoly (obr. 4.16). Naopak, pod nestabilním prahem je průměrná velikost lokálních populací nedostatečná na to, aby zabránila masivnímu vymírání, a proto podíl 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 nejpříznivějších stanovištích, 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 podíl z celkového počtu dostupných stanovišť (tj., odpovídat alternativním rovnovážným stavům), ale nikoli podíl, 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 předchozí kapitole o 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 práh 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.

Čtenáři, kterého zaujala tato moderní a dynamicky se rozvíjející část populační ekologie, s důležitými aplikacemi zejména v ochraně přírody, doporučuji autoritativní monografii Hanskiho (1999), která vedle teorie přináší i celou řadu příkladů testujících metapopulační teorie v reálných přírodních populacích.

2. Výchozí model vztahu dravec-kořist

První modely typu dravec-kořist byly diferenciální rovnice nezávisle navržené Lotkou (1932) a Volterrou (1926). Data vyjití těchto prací jsou často považována za okamžik vzniku nového odvětví ekologie - matematické (nebo teoretické) ekologie. Tyto modely pro kontinuálně se rozmnožující populace dravce a kořisti byly schopny pomocí několika konstant a jednoduchých předpokladů simulovat neutrálně stabilní kolísání populační hustoty dravce a kořisti (viz např. Begon et al. 1997) a díky své jednoduchosti se staly velmi populární. Přestože k vysvětlení příčin skutečné populační dynamiky přírodních populací mohou říci jen velmi málo, staly se silnou inspirací k vývoji modelů reálnějších a stimulovaly plodnou diskusi o adekvátnosti různých typů modelů v ekologii.

Stejně jako v předchozí kapitole 4 o populační dynamice lze ovšem základní modelové principy systému dravec-kořist odvozovat nejen pomocí diferenciálních modelů. Alternativně lze zase použít diferenčních rovnic. Přitom ve výchozích modelech a v modelech s hustotně závislou regulací (kapitola 5.4.1) lze oběma přístupy dospět k principiálně podobným výsledkům. Na druhou stranu, při popisu syntetických modelů s nenáhodným vyhledáváním kořisti (kapitola 5.4.2) uvidíme, že práce se spojitým časem v diferenciálních rovnicích může vést k dosti odlišným závěrům než práce s diskrétními časovými úseky.

Stejně jako v předchozí kapitole o populační dynamice se ale nejprve zaměříme na diferenční rovnice, které se - podle prvních tvůrců - nazývají modely Nicholson-Baileyho typu. První pokus o modelování vztahů dravec-kořist, již sice inspirovaný předchozími diferenciálními modely Lotky (1932) a Volterry (1926), ale nově vycházející z diferenčních rovnic, pochází od Nicholsona (1933) (viz též Nicholson a Bailey, 1935). Ačkoli se Nicholson snažil dokázat, že v přírodě predátor a jeho kořist existují ve stavu rovnováhy, kde vymření jedné nebo obou složek je vzácnou událostí, dospěl k ironickému výsledku: ve většině případů bylo výsledkem modelování nestabilní populační kolísání, vedoucí nakonec k vymření kořisti i dravce.

Vztah pro kořist v Nicholsonově modelu vychází z rovnice

$$N_{t+1} = \lambda N_t f(N_t, P_t) \quad (5.1a)$$

Změna počtu v populaci kořisti z generace N_t do generace následující (N_{t+1}) je tedy přímo závislá na velikosti populace (N_t), její konečné rychlosti růstu (λ) a na vzájemné interakci predátora s kořistí [$f(N_t, P_t)$]. (Změna počtu v populaci kořisti bez působení predátora je $N_{t+1} = \lambda N_t$).

Vztah pro dravce vychází z rovnice

$$P_{t+1} = N_t c [1 - f(N_t, P_t)] \quad (5.2a).$$

Změna počtu v populaci dravce z generace P_t do generace následující (P_{t+1}) je tedy přímo závislá na počtu kořisti (N_t) a na c , což je průměrný počet potomků predátora, který je výsledkem napadení kořisti. Model je proto vhodný zejména pro parazitoidy, kde se většinou předpokládá $c = 1$: samička klade do hostitele jedno vajíčko, takže jedno napadení vede ke vzniku jednoho nového predátora. Protože interakce dravce a kořisti $f(N_t, P_t)$ v Nicholsonově modelu, jak si za chvíli ukážeme, vyjadřuje poměr z celkové populace, která nebyla úspěšně napadena predátorem, musí být konečný počet predátorů násoben členem $[1 - f(N_t, P_t)]$, který vyjadřuje poměr populace kořisti napadené predátorem. (Změna počtu v populaci predátorů, kde by byla napadena všechna kořist, by byla $P_{t+1} = c N_t$).

Nicholson skutečně modeloval působení parazitoida, a proto předpokládá, že $c = 1$, takže člen $N_t c$ v modelu (5.2a) se redukuje na N_t . Interakci každého predátora s kořistí ve funkci $f(N_t, P_t)$ popisuje pomocí vyhledávací oblasti parazitoida a , která popisuje, kolikrát jeden průměrný parazitoid v průběhu života úspěšně napadne hostitele. Předpokládá, že každý hostitel má stejnou pravděpodobnost být napaden parazitoidem, a k popisu pravděpodobnosti napadení hostitele proto používá Poissonovo rozložení, které slouží ke statistickému popisu náhodného jevu (v našem případě pravděpodobnosti napadení konkrétního hostitele). Jestliže bude v populaci hostitele pátrat pouze jeden parazitoid, průměrná pravděpodobnost napadení bude pro každého hostitele rovna právě vyhledávací oblasti parazitoida a . Samozřejmě, průměrná pravděpodobnost napadení hostitele v populaci, kde bude po kořisti pátrat P parazitoidů, bude aP . V Poissonově rozložení je přitom průměrná pravděpodobnost, že náhodný jev nenastane, rovna e^{-p} , kde p je průměr a e je základ přirozených logaritmů. Podle Poissonova rozložení proto bude průměrný počet hostitelů *nenapadených* parazitoidem e^{-aP} . Dosazením do rovnic (5.1a) a (5.2a) za $f(N_t, P_t)$ proto dostáváme

$$N_{t+1} = \lambda N_t e^{-aP} \quad (5.1b)$$

$$P_{t+1} = N_t (1 - e^{-aP}) \quad (5.2b)$$

Nestabilní situace, ke které Nicholsonův (1933) model vede, je na obr. 5.1. Kombinace poklesů a vzrůstů populační hustoty dravce a kořisti vedou k tomu, že populace vykazují navzájem propojené oscilace populační hustoty – **párové populační cykly**, ve kterých populační hustota dravce sleduje populační hustotu kořisti s časovým zpožděním (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.) Protože výsledkem modelu je nestabilní populační kolísání, které vede nakonec k vymření dravce i kořisti, jde o případ oscilační nestability vzniklé překompenzací negativní zpětnou vazbou. O té jsme, právě ve vztahu k působení predátora, poprvé mluvili v kapitole 4.2, a znovu v kapitole 4.5.3 (obr. 4.10B).

Jak jsme již uvedli, Lotka-Volterrův model, který předcházela modely Nicholsona a Baileyho, vede nikoli k oscilační nestabilitě, ale k neutrálně stabilním oscilacím (kapitola 4.5.3, obr. 4.10A). To znamená, že obě populace by měly donekonečna vykazovat stále stejné párové populační cykly. To ale platí jen ve stálém prostředí. Pokud se prostředí změní, cykly se posunou k novým hodnotám, a ve stálém prostředí by se měly donekonečna pohybovat s novou amplitudou. To ale znamená, že v reálném prostředí jsou neutrálně stabilní oscilace stejně nerealistické jako cykly s oscilační nestabilitou v Nicholsonově (1933) modelu. Jistě, ve skutečnosti se prostředí stále mění, a populace vykazující neutrálně stabilní oscilace by byly neustále posouvány k novým hodnotám. V reálném prostředí by tedy populace odpovídající Lotka-Volterrovu modelu nevykazovaly pravidelné populační cykly odpovídající neutrální stabilitě ve stálém prostředí, ale kolísaly by zcela nevypočitatelně a nepravidelně.

Při hodnocení výsledků výchozího Nicholsonova (1933) modelu na obr. 5.1 je třeba na prvním místě zjistit, zda rozdíl mezi realitou a modelem je důsledkem pouze (1) neúplnosti modelu nebo toho, že (2) některé předpoklady modelu jsou z ekologického hlediska příliš zjednodušené, a nebo toho, že (3) některé předpoklady jsou z ekologického hlediska chybné. Podle Hollinga (1964) by měl být dobrý ekologický model realistický, přesný a obecný. Při hodnocení modelu je třeba mít tyto ideální cíle na zřeteli. Na druhou stranu, včlenění všech teoretických "příloh" do analytického modelu tak, aby plně uspokojil všechna tři Hollingova kritéria, by vedlo k matematickým formulacím tak rozsáhlým, že by byly málo užitečné. Místo toho jsou činěny pokusy zachytit "podstatu" chování predátorů do omezeného počtu matematických funkcí, které jsou začleněny do modelu. Po začlenění jednotlivých komponent do modelu se snažíme ukázat příspěvek jednotlivých složek k populační dynamice dravce a kořisti.

Nicholsonův model má následující předpoklady, které jsou z ekologického hlediska zjednodušené nebo chybné: (1) predátor se nikdy nemůže nasytit a spotřeba kořisti roste lineárně s její populační hustotou; (2) predátor hledá kořist náhodně - na vyhledávání kořisti tedy nemá žádný vliv (3) její populační hustota, (4) jiní predátoři hledající potravu, (5) rozložení kořisti v prostoru a (6) heterogenita prostředí. Než se k modelování v kapitole 5.4 vrátíme, budeme se těmito předpoklady podrobně věnovat v následující kapitole. To nám umožní v kapitole 5.4 ukázat, jak ve skutečnosti tyto předpoklady silně působí na populační dynamiku obou populací.

Bylo by však neseriózní předem neupozornit na to, že i v kapitole 5.4.1 budeme stále pracovat s modelovými predátory, jejichž předpokládané chování zdaleka není zcela realistické. Budeme mít stále za to, že: (1) dravec a kořist mají synchronizovaný generační cyklus - to znamená, že délka jejich generací by měla být stejná a vývoj by měl začínat ve stejné době; (2) jednotlivé generace dravce a kořisti se navzájem nepřekrývají; (3) jedna interakce dravec-kořist vede ke vzniku jednoho nového dravce. Tyto předpoklady tak například implikují, že naše modely jsou mnohem bližší parazitoidům než predátorům. Až v závěrečných kapitolách se pokusíme těmito předpoklady vyhnout a modely co nejvíce zobecnit a zrealizovat (a máme-li být seriózní, měli bychom přiznat, že se nám to zdaleka zcela nezdaří).