

## IX. Populační dynamika

### ■ Thomas Maltus

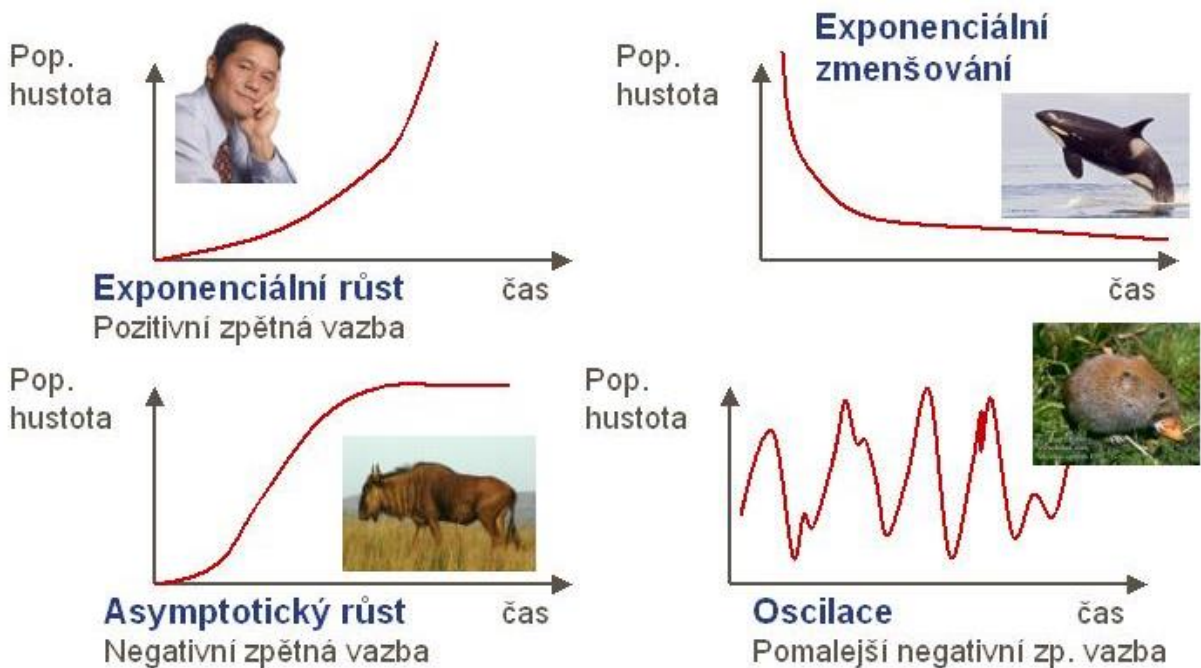
- Otec populační ekologie
- Definoval již v roce 1789 ve své eseji základní principy růstu a velikosti populace
- Většina základních principů byla formulována v matematických pojmech → problémy s komunikací pro biology → převáděno do vizuální podoby (grafy)

### ■ Funkční závislosti

- U popisu změn početnosti populace často narazíme na závislost jedné proměnné (velikost, hustota populace, ale i druhová diverzita, genetická rozmanitost) na veličině jiné (čas, zeměpisná šířka, nadmořská výška...) → jedna veličina je funkcí veličina jiné.
- Veličina závislá a nezávislá

### ■ Populační dynamika

- Vymezení změn populační hustoty v čase



## ■ Matematické modely populační dynamiky

- *Snaha zobecnit pravidla v ekologii → matematické modely nebo grafy*

- Důvody

- Modely mohou objasnit, nebo alespoň propojit důležité společné vlastnosti řady unikátních příkladů → zjednodušení přemýšlení o problému či procesu, nutí nás vybrat ze složitých systémů věci podstatné

- Poskytují „společný jazyk“, jímž může být vyjádřen každý jedinečný jev → lépe se pak dávají do souvislosti

- Model může sloužit jako standard ideálního nebo idealizovaného chování, na jehož pozadí můžeme posuzovat a měřit realitu

- Modely mohou skutečně objasnit reálný svět, jehož jsou nedokonalou napodobeninou

- Aby byl model užitečný, musí splňovat alespoň jedno z těchto kritérií

## ■ Základní modely populační dynamiky

### ■ Velikost populace obecně

- Změna velikosti populace = počet narozených + imigrace – počet uhynulých – emigrace

### ■ Model exponenciálního růstu

- Populace roste nebo klesá exponenciálně, pokud prostředí, ve kterém všichni jedinci žijí, je konstantní

- Model předpokládá, že populace je izolovaná, bez emigrace a imigrace

- $$dN(t)/dt = rN(t)$$

- $$N(t) = N(0)e^{rt}$$

- $N(t)$  – počet jedinců v čase  $t$

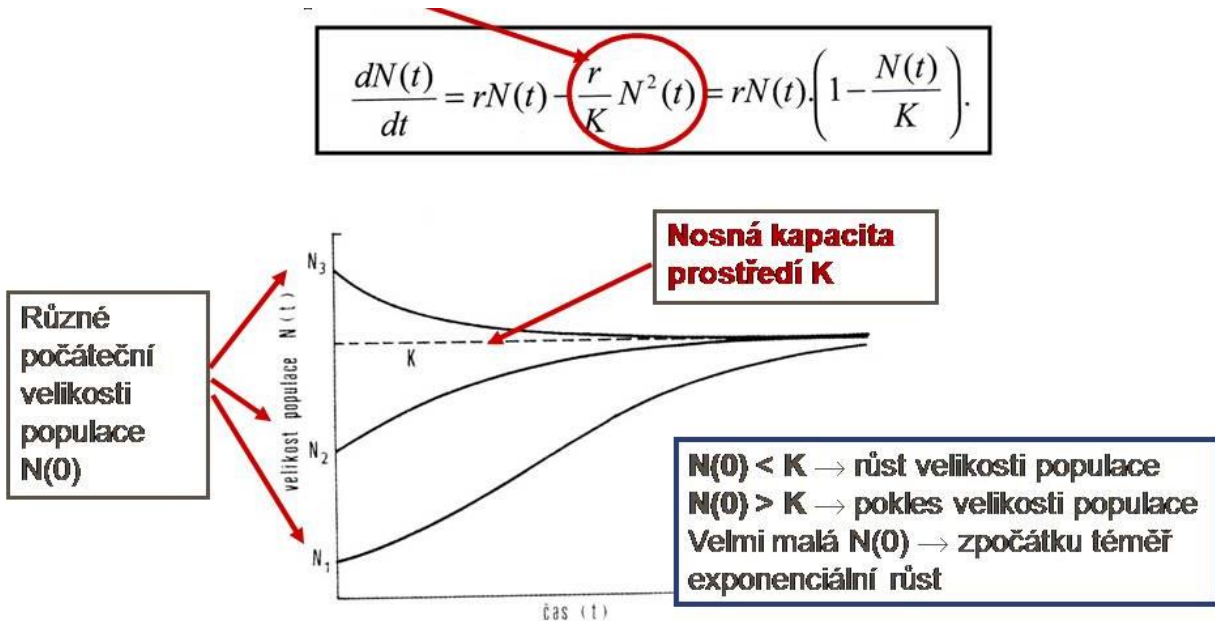
- $r$  – růstový koeficient (natalita – mortalita)

- $R > 0$  → neomezený růst populace

- $R < 0$  → zmenšování populace až extinkce

## ■ Model logistického růstu

- Předchozí model předpokládá, že mortalita a plodnost se v čase nemění, ve skutečnosti ale působí vnitrodruhová kompetice



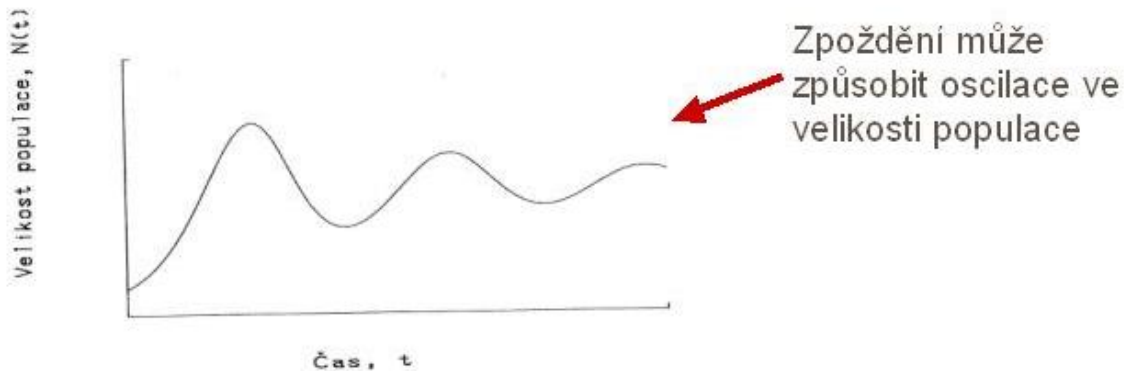
## ■ Leslieho model – model s věkovou strukturou

- Předchozí modely popisovaly pouze změny celkového počtu jedinců v populaci
- Míra úmrtnosti a plodnost však závisí na věku jedince  $\rightarrow$  populace je rozdělena na věkové třídy, v rámci kterých mají jedinci přibližně stejnou plodnost i úmrtnost  $\rightarrow$  za jednotku času dá jedinec dané věkové skupiny vznik určitému počtu nových jedinců a přejde s určitou pravděpodobností do další věkové třídy  $\rightarrow$  Leslieho matice
- Life tables

## ■ Logistický růst se zpožděním

- Zavedení zpoždění také začleňuje do modelu věkovou strukturu populace  
*Vliv na okamžitou velikost populace v čase  $t$  má nejen současná velikost populace, ale i velikost populace v některém předchozím časovém okamžiku nebo intervalu*  
 Např. hmyz – konkurence mezi larválními stádii je větší než mezi dospělci  $\rightarrow$  velikost populace závisí i na tom, jaká byla kompetice mezi larvami

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left[ 1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right],$$



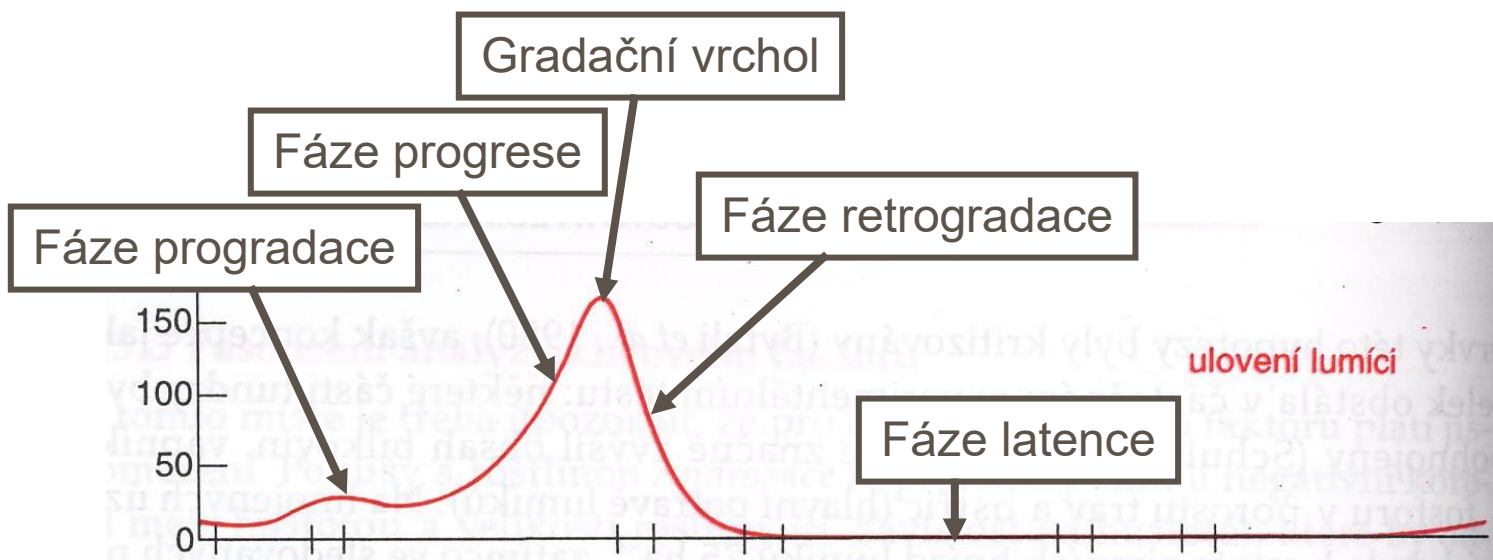
- Při interpretaci všech modelů je nutné brát v potaz, že ve skutečnosti
  - Nejsou stálé abiotické podmínky prostředí
    - Rychlost růstu populace může například záviset na teplotě prostředí
  - Populace není homogenní soubor organismů stálých vlastností → existuje genetická variabilita populace a organismy se na změny podmínek prostředí adaptují

## ■ Populační cykly

- **Kolísání populační hustoty**
  - **Oscilace**
    - Kolísání v průběhu roku
    - Nápadné zejména ve středních a vyšších zeměpisných šířkách, kde mají organismy výrazně sezónní rozmnožování
    - Nejvyšší hustoty na konci období rozmnožování, nejnižší na počátku
    - Podle počtů generací v roce jedno- či více-vrcholová křivka hustoty
  - **Fluktuace**
    - Kolísání v průběhu více let (víceletá oscilace)
    - Gradační druhy – výrazné pravidelné střídání populační hustoty

## ■ Gradace

- Druhy s vysokým reprodukčním potenciálem a krátkými rozmnožovacími cykly, vyskytující se zejména ve středních a vyšších zeměpisných šířkách



- Délka cyklů je druhově specifická, ale může se přizpůsobovat podmínkám prostředí
- **Důvody retrogradace**
  - Vnější (exogenní)
    - Vyčerpání potravních zdrojů
    - Rozšíření parazitárních a infekčních onemocnění
    - Vyšší predační tlak
  - Vnitřní (endogenní)
    - Vysoká hustota populace → stres → hormonální disharmonie, vyčerpání energetických rezerv, omezení až zastavení reprodukce, změny v chování
- **Hypotézy vysvětlující populační cykly hrabošovitých**
  - **Potrava**
    - Růst populace → destrukce vegetačního krytu → nedostatek potravy → podvýživa, predace → retrogradace
    - Ale
      - Mnozí nejsou potravně selektivní
      - Vliv spásání na vegetaci v přirozených biotopech je minimální
      - Vliv kvality a kvantity potravy na populaci nepotvrzen → ani zkvalitnění výživy nezastavilo nástup retrogradace
  - Možná určitý vliv v subarktických a arktických oblastech

## ■ Predace

- Predace nezastaví růst, může snižovat početnost za gradace, k poklesu není nutná

## ■ Počasí a synchronizace

- Cyklické změny způsobené průběhem klimatických prvků, hlavně jarním a podzimním počasím a množstvím srážek uprostřed léta
- Klimatické vlivy však cykly nezpůsobují, jen ovlivňují → zodpovědné za odchylky od pravidelného 4 letého cyklu
- Synchronizace cyklů v rozsáhlých geografických areálech

## ■ Fyziologický a etologický stres

- Autoregulační mechanismus
- Christianova hypotéza: růst populace → zvýšení kontaktů mezi jedinci → zvýšení počtu záporných interakcí (prostorová a potravní kompetice) → sociální stres → zvýšení aktivity hypofýz a kůry nadledvinek → vyčerpání organismu → změny i v chování → zvýšení agresivity, snížení reprodukčního potenciálu

## ■ Genetické změny

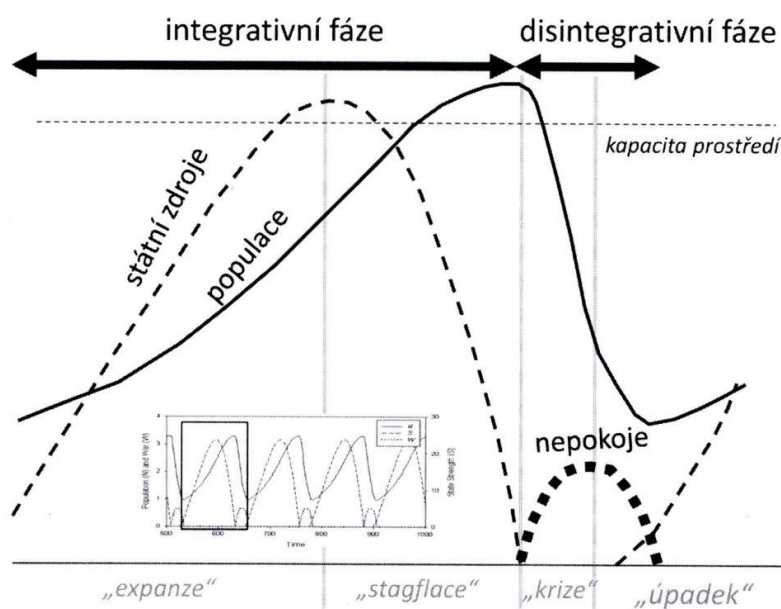
- S měnící se populační hustotou dochází ke kvalitativním (genetickým) změnám v populaci
  - Jaro → převaha heterozygotů s nízkou mortalitou v rozmnožovací sezóně X podzim → převaha homozygotů
  - Zkrácení rozmn. sezóny → rozmnoží se mladí jedinci tvořící 1 kohortu → podobný genotyp → snížení polymorfismu → snížení odolnosti ke změnám podmínek

## ■ Souhrn

- Hlavní roli hrají zřejmě autoregulační mechanismy, spolupůsobí potrava, malou roli hraje klima

## ■ Sekulární cykly v lidské společnosti

- Na principu *predator-prey* modelů



## ■ Vlivy prostředí na populaci

### ■ Zdroje

- Zdroje omezují populaci svojí dostupností a kvalitativním omezením
- Limitované v závislosti na růstu populace (potrava, prostor)

### ■ Disturbance (narušení)

- Výrazná změna prostředí a nabídky zdrojů
- Není univerzální pro všechny populace → omezuje většinou ty v daném prostředí nejúspěšnější → dává šanci novým → zvyšuje diverzitu, pokud jsou lokální, přispívají k mozaikovitosti společenstva

## ■ Životní historie (Life history)

- Strategie udržení populační hustoty
- *Proměnlivost v životně důležitých znacích jednotlivců, způsob žití jednotlivce* – celoživotní ráz růstu, diferenciaci, vytváření zásob, rozmnožování
- Zkoumání podobností a rozdílů v životních historiích → jeden ze základních úkolů moderní ekologie
- Každá životní historie je jedinečná a není neměnná (přizpůsobivost, zkušenosti) → hledáme vzorové historie
- Životní historie je výsledek evolučního procesu a určitým kompromisem
- Rozdíly v životních historiích nejsou způsobeny jen prostředím, ale i vývojovými constrains

## ■ Složky životních historií

### ■ Velikost

- Výhody větší velikosti
  - Lepší konkurenceschopnost, nižší zranitelnost
  - Lepší udržení stability tělesných funkcí při změnách prostředí (poměr povrch/objem)
  - Více potomstva
- Nevýhody
  - Větší absolutní spotřeba zdrojů
  - Nápadnost

#### → *Pohlavní dimorfismus*

- Tlak na samce → kompetice o samice
- Tlak na samice → množství potomstva

### ■ Rychlost růstu a vývoje

- Způsoby dosažení dané velikosti:
  - Velikost daná od počátku, růst rychlý, dlouhotrvající nebo kombinace všech tří způsobů
- Vývoj
  - Výhody rychlého (rané rozmnožování) i pomalého vývoje (dormance)

- **Rozmnožování**
  - **Semelparní** (monokarpické)
    - Jedinec má v rámci svého života jen jedno reprodukční období, na jehož konci hyne
    - Většina jednoletých rostlin, u živočichů ojedinelá
  - **Iteroparní** (polykarpické)
    - Jedinec má několik nebo mnoho možností reprodukce
    - Většina živočichů, víceleté rostliny, ale i některé jednoletky (kvetou už jako malé a pak celou dobu života, zatímco i rostou)
  
- Předčasné a opožděné
- Rozdíly v počtu snůšek (vrhů) během iteroparie
- Různý počet potomků ve snůšce
- Rozdílná velikost potomstva
- Reprodukční alokace (úsilí) = podíl z přijatých dostupných
- zdrojů vložených organismem do rozmnožování v určitém časovém úseku
  - Těžko se měří (hmotnost gonád ku hmotnosti těla, hmotnost úrody semen ku hmotnosti rostlin, objem snůšky ku objemu těla...)
  
- **Jiné účely somatických tkání**
  - Rodičovská péče
  - Délka života (zvýšení počtu snůšek, prodloužení rodičovské péče)
  - Schopnost šířit se
  - Vytváření zásob
  - Získávání zdrojů, ochrana proti nepřítelům

■ **Základní dělení životních historií s ohledem na způsob udržení hustoty (zejména rychlost rozmnožování)**

- **r-stratégové**
  - Rychlý růst populace, vysoký reprodukční potenciál
  - Jedinci malí, krátkověcí, brzy pohlavně dospívají, rozmnoží se často jen jednou za život, malá péče o početné potomstvo
  - Investice do rozmnožování spíše než do přežití potomstva
  - Drobní hlodavci, drobní pěvci, mšice, perloočky
  - Výhodné v proměnlivém prostředí (relativní pojem)
- **K-stratégové**
  - Pomalý růst populace, nízký reprodukční potenciál
  - Jedinci větší, dlouhověcí, pozdě dospívající, rozmnožování vícekrát za život, pečují o málopočetné potomstvo
  - Investice do zvýšeného přežití méně početného potomstva spíše než do reprodukce
  - Velcí savci, orli, supi, papoušci

- Přechodné typy
- Relativita strategií (havrani vs. drobní pěvci X havrani vs. orli)

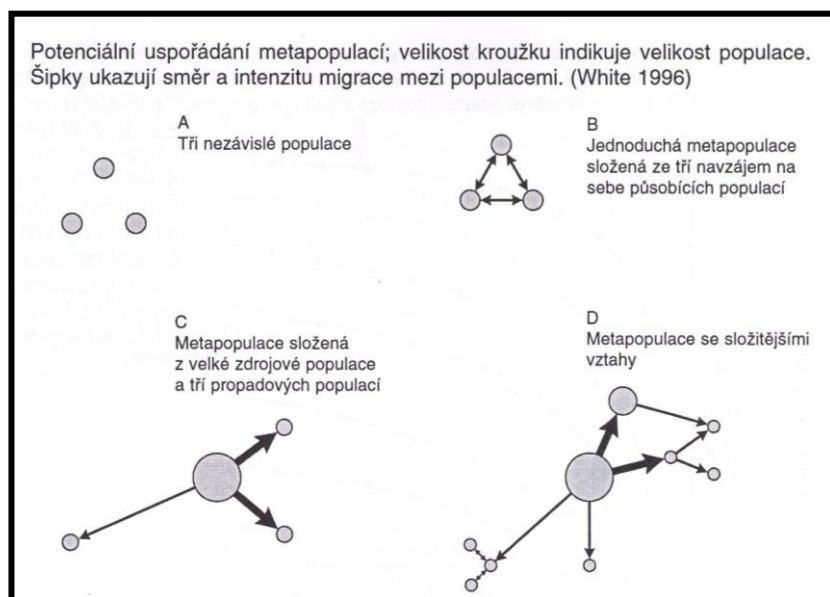


## ■ Rostliny

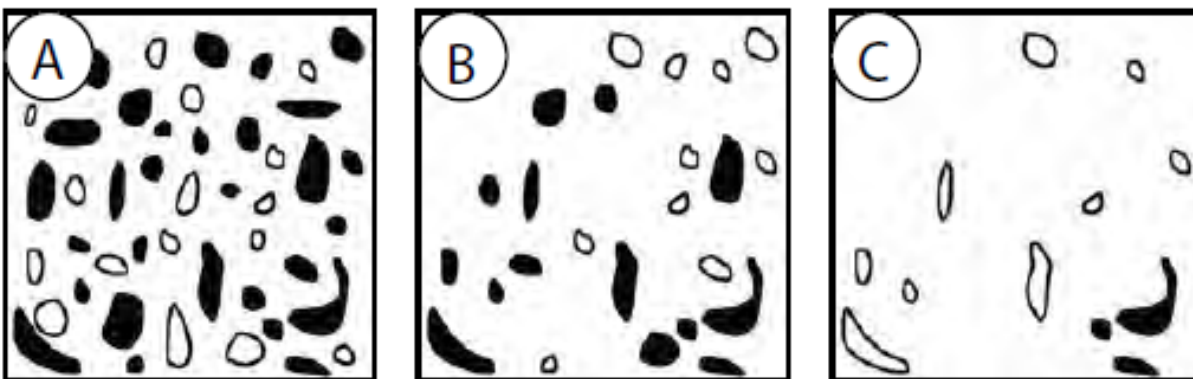
- S-stratégové → rostliny odolné vůči stresu → omezení stálým stresem omezujícím přežití a rozmnožování (vliv vnějších faktorů včetně nedostatku zdrojů)
- R-stratégové → rostliny schopné odolávat náhlým snížením hustoty populací (disturbancím), např. druhy iniciačních stádií sukcese
- C-stratégové → rostliny rostoucí ve vyváženém prostředí, přizpůsobené ke stálé a úspěšné konkurenci, např. rostliny klimaxových společenstev

## ■ Metapopulace

- *Mnoho druhů se v přírodě vyskytuje v málo početných koloniích omezených na drobné plošky. Žádná z nich nemusí být dost velká na to, aby na ní druh trvale přežil → jeho přežití závisí na propojenosti plošek prostřednictvím migrujících jedinců*
- **Metapopulace je soubor lokálních populací, vzájemně si vyměňujících jedince migrací**
- Jednotlivé populace mohou vznikat a zanikat (zejména na okrajích metapopulace) → ne všechny biotopové plošky jsou obsazeny v každém okamžiku
- **Dynamika metapopulace** zahrnuje vznik a zánik lokálních populací, jejich vnitřní dynamiku (může být v jednotlivých populacích nezávislá, ale často je synchronizována) a šíření jedinců mezi nimi
- **Stabilita metapopulace** je tím větší, čím je lepší migrační propojení mezi jednotlivými místními populacemi
  - Vyrovnávání hustoty jednotlivých populací a rovnoměrnější čerpání zdrojů
- Vyšší genetická diverzita
- **Kolonizace nové lokality**
  - Pionýrská – několik málo jedinců, dlouhé vzdálenosti
  - Falangová – mnoho jedinců, pozvolnější
- **Zdrojové (source) a propadové (sink) populace**
  - Lokality s příznivějšími podmínkami → vyšší porodnost, nižší úmrtnost → migrace do populací okrajových



- **Snížení početnosti metapopulace** → zánik některých lokálních populací → zvětšení průměrné vzdálenosti mezi zbylými populacemi → ztížení migrace → výrazný pokles početnosti druhu
    - Př. vrubounovití brouci a fragmentace brazilského deštného pralesa: malé ostrůvky pralesa → pokles početnosti ptáků a savců → méně trusu jako potrava pro brouky → nejen málo, ale i obtížněji nalezitelný → vztah mezi úbytkem brouků a početností zdroje je nelineární
  - **Nebezpečí pro druhy** – překročení prahu, kdy migrace již nestačí doplňovat úbytky v lokálních populacích → zmenšení metapopulace až k zániku či pouze přežívání v refugiích
- **nutnost**
- Asynchronní péče o plošky
    - Rozkolísání sukcesního vývoje (heterogenita prostředí) a tím i dynamiky lokálních populací,
  - Minimalizovat fragmentaci prostředí
    - Rozdíl mezi přirozenou, kterou jsou jedinci schopni překonat migrací a způsobenou lidmi



*Zhroucení metapopulace při ztrátě stanovišť. Obsazená stanoviště jsou vyznačena černě, neobsazená bíle. Panel A) znázorňuje krajinu s hustou sítí biotopových plošek. Ne všechny jsou obsazené, protože neustále dochází k lokálním vymíráním, ztráty ale rychle nahradí rekolonizace. Na panelu B) vidíme situaci po zničení asi poloviny stanovišť. Druh stále obývá většinu existujících stanovišť, byť značně stouply průměrné vzdálenosti mezi nimi. Na panelu C) mizení stanovišť postoupilo o něco dál. Protože jednotlivé plochy jsou značně izolované, po lokálních vymizeních nenásleduje kolonizace; i některé velké plochy (v levé části obrázku) jsou nyní prázdné, druh přežívá v posledním shluku obsazených ploch.*

Konvička a kol., 2005

## ■ Rizika špatně pochopené metapopulační teorie

- rezignace na ochranu malých a izolovaných stanovišť → některé druhy nemají metapopulační strukturu (vysokohorské glaciální relikty nebo striktně koloniální druhy s malou disperzí)
- Nezájem o krajinu mezi ploškami

■ *Lokální populace nejsou uzavřenými celky a jejich početnost není dána jen nosnou kapacitou prostředí! Přítomnost druhu na dané lokalitě nemusí znamenat, že je tam příhodné prostředí, ale může být dána imigrací. Stejně tam nepřítomnost může být způsobena pouze náhodným vymřením a absencí imigrace.*

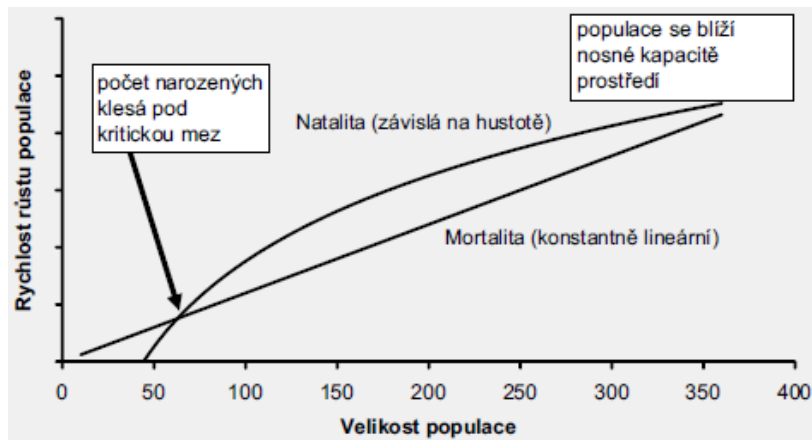
## ■ Problémy malých populací

### ■ Deterministické

- Jednoznačně určitelná vnější příčina
- Sukcesní změny stanoviště, vyčerpání zdrojů, predáčnÍ tlak, pronásledování člověkem
- Možné odstranit a populaci zachránit

### ■ Stochastické

- Souvisí s nízkými počty – ve velké populaci nejsou problémem
- **Vnější (environmentální)**
  - Výkyvy počasí, náhodné katastrofy
- **Vnitřní (demografické)**
  - Genetické - pokles genetické variability
    - *Efekt hrdla láhve* (Bottle neck effect) a *efekt zakladatele*
      - Populace lvů v kráteru Ngorongoro v Tanzánii (60-75 jedinců → pokles na 9+1 (+7) → 125 jedinců → 40 jedinců – nízká gen. variabilita, vysoký počet spermatických abnormalit, snížená rychlost reprodukce, zvýšená mortalita mláďat)
      - I u lidí – před 100 tis. lety poklesla populace na 5 – 10 tis. Jedinců z důvodů klimatické změny, zřejmě i parazitace a onemocnění (E. coli)
    - *Inbrední deprese*
      - Odmaskování škodlivých dědičných vloh
      - Ke zvrácení stačí jeden imigrant za generaci
    - *Genetický drift*
      - Důsledek náhodného párování, v malé populaci se mohou fixovat i vloh, které by z velké postupně odstranila selekce; výhodné vloh se zase můžou ztratit
  - Náhodné demografické změny
    - Individuální rozdíly v natalitě a mortalitě
    - Poměr pohlaví, zhroucení sociální struktury
    - Epidemie
    - **Alleho efekt** – při nízkých populačních hustotách natalita klesá rychleji než mortalita – často díky problémům s nalezením partnerů



## ■ Efektivní velikost populace ( $N_e$ )

- Kolik jedinců je třeba, aby byla zachována genetická variabilita populace
- Pravidlo 50/500 → 50 rozmnožujících se jedinců zabrání krátkodobému poklesu genetické variability, 500 jedinců ji udrží dlouhodobě – ovšem museli by se rozmnožovat všichni!
- Vzhledem k fluktuacím → nutné přežití po 40 generací → okolo 5000 jedinců!

*Každá populace může vyhynout, a zda či kdy je do značné míry otázkou náhodných procesů. Pravděpodobnost vymření klesá s velikostí populace. Jak bránit vyhynutí? Udržovat populace co nejpočetnější!*

## ■ Ochrana populací

### ■ Druhovú ochrana

- Ochrana *in situ*
  - Shromažďování ekologických informací
  - Monitorování populací
  - Zakládání nových populací
    - programy reintrodukční, posilující, zaváděcí
- Ochrana *ex situ*
- Problémy druhové ochrany
  - Problém chránit druh bez biotopu
  - Ohrožení genofondu křížením

### ■ Ekosystémový přístup

- Ochrana na úrovni společenstev
- Chráněná území

### ■ Ochrana přírodních procesů

## Příklady ohrožených druhů a jejich ochrany

Kondor kalifornský, ara škraboškový, antilopy, tapíři, nosorožci, tygr, lev, vlk rudohnědý, vlček etiopský, panda velká

■ **Obecně jsou ohroženější:**

- Druhy s malým areálem
- Druhy s úzkou ekologickou valencí
- K – strategové
- Druhy velké a nápadné
- Druhy nějakým způsobem konkurující člověku, nebo poskytující mu užitek

**Literatura navíc:**

Konvička M., Beneš J., Čížek L. (2005): **Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management.** Sagittaria, Olomouc. 127 stran.

Konvička M., Čížek L., Beneš J. (2006): **Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management.** Sagittaria, Olomouc. 79 stran.

Primack a kol.: **Biologické principy ochrany přírody.** Portál, Praha 2001. Str. 129 – 195.