

Populace

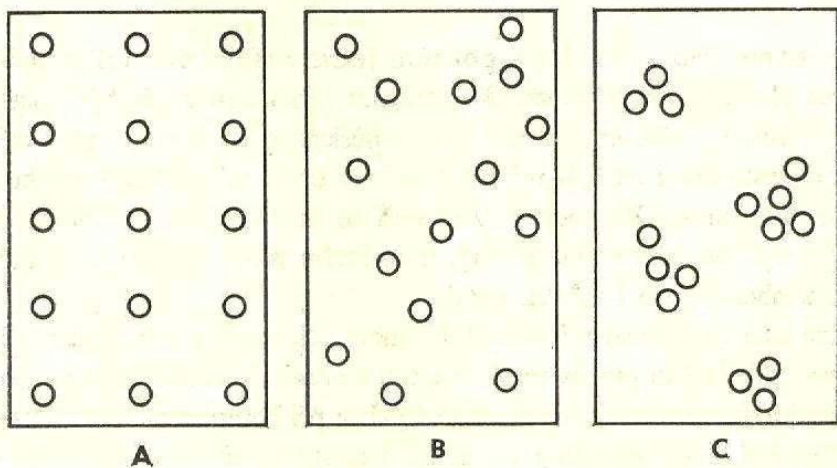
= soubor jedinců téhož druhu vyskytující se v určitém prostoru, má atributy jednotlivců i speciální skupinové.

= homoitypický soubor jedinců všech vývojových stádií v určitém prostoru, ten lze vymezit na základě vnějších charakteristik (**lokální populace**) nebo pro účel daného šetření (**experimentální populace**). Soubor všech populací vytváří **areál druhu**.

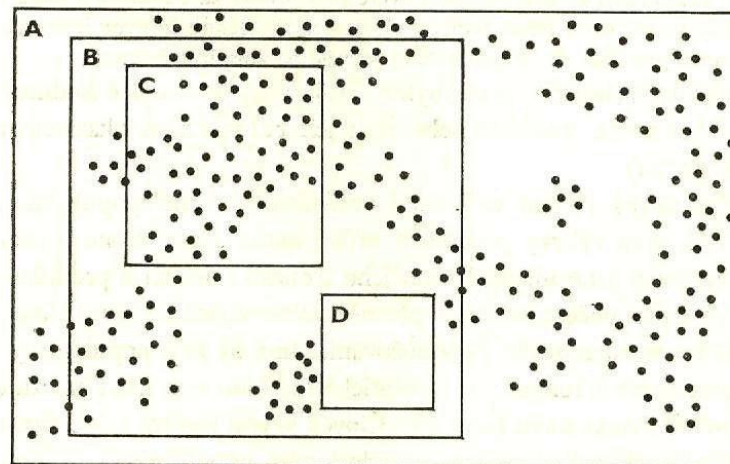
Rozmístění jedinců v populaci = DISPENZE

- **rovnoměrné** = jedinci jsou rovnoměrně vzdáleni, u živočichů jen velmi zřídka (např. rozmístění hnízd na hnízdištích terejů)
- **náhodné** = také vzácné, pouze tam kde je uniformní prostředí a jedinci nemají tendenci se shlukovat (např. hmyzí škůdci zásob)
- **shloučené** = vytváření menších či větších skupin, které mohou být opět rozmístěny rovnoměrně, náhodně či shloučeně

Stupeň shloučení, ať již trvalého, nebo dočasného je charakteristický pro vnitřní strukturu populace a je specifický pro každý druh. **Shlukování (agregace)** a **osamocování (izolace)** jsou základními znaky populace. Rozmístění živočicha v prostoru je závislé na nich a na činitelích vnějšího prostředí.



73. Rozmístění jedinců v populaci: *A* disperze rovnoměrná, *B* náhodná, *C* shloučená (podle ODUMA)



74. Disperze jedinců a vzorkování populace; při různé velikosti sčítací plochy (*A - D*) zjistíme různou populační hustotu (námět podle CAUGHLEYHO)

Hustota populace = DENZITA

= počet jedinců na jednotku plochy.

Velikost populace se může vyjádřit i jinými jednotkami, např. kg čerstvé biomasy nebo sušiny na jednotku plochy, obsahem uhlíku, obsahem dusíku, v joulech.

Specifická hustota populace = velikost populace vztažená na plochu biotopu, kde příslušný druh skutečně žije.

Hrubá populační hustota = velikost populace vztažená na celkovou plochu bez ohledu na biotopy

Specifická hustota populace je použitelná pouze u druhů, u kterých lze objektivně stanovit plochu biotopu, kde druh skutečně žije, tj. jeho aktivita je jednoznačně vázána na určitý typ biocenózy (např. u pěvců).



foto: Kosińscy

Populační hustota některých živočichů

(Losos a kol., 1984)

| Skupina, druh | Počet jedinců na 1 m ² | Poznámka |
|---|-----------------------------------|-------------------|
| bičíkovci (<i>Flagellata</i>) | 500 000 000 | lesní půda |
| kořenonožci (<i>Rhizopoda</i>) | 100 000 000 | |
| obrvení (<i>Ciliophora</i>) | 1 000 000 | |
| hlístice (<i>Nematoda</i>) | 1 000 000 | |
| roztoči (<i>Acarina</i>) | 100 000 | |
| chvostokoci (<i>Collembola</i>) | 50 000 | |
| vířníci (<i>Rotatoria</i>) | 25 000 | |
| roupicovití (<i>Enchytraeidae</i>) | 10 000 | |
| dvoukřídli (<i>Diptera</i>) | 1 500 | |
| hřebenule borová (<i>Diprion pini</i>) | 800 | přemnožení |
| žížalovití (<i>Lumbricidae</i>) | 80 | |
| stonožky (<i>Chilopoda</i>) | 50 | |
| stejnonožci (<i>Isopoda</i>) | 5 | |
| hraboš polní (<i>Microtus arvalis</i>) | 0,04 | louka na podzim |
| norník rudý (<i>Clethrionomys glareolus</i>) | 0,005 | lužní les |
| myšice lesní (<i>Apodemus flavicollis</i>) | 0,001 5 | |
| rejsek obecný (<i>Sorex araneus</i>) | 0,001 2 | |
| vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>) | 0,000 8 | ve městě |
| hrdlička zahradní (<i>Streptopelia decaocto</i>) | 0,000 1 | |
| kos černý (<i>Turdus merula</i>) | 0,000 08 | |
| pěnkava obecná (<i>Fringilla coelebs</i>) | 0,000 02 | |
| poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>) | 0,000 02 | v polích v zimě |
| liška obecná (<i>Vulpes vulpes</i>) | 0,000 002 | lesní pahorkatina |
| jezevec lesní (<i>Meles meles</i>) | 0,000 001 | |
| jelen evropský (<i>Cervus elaphus</i>) | 0,000 000 1 | |
| rys ostrovid (<i>Lynx lynx</i>) | 0,000 000 01 | |

Určování hustoty populace

- ***sčítáním*** – u velkých zvířat nebo v koloniích (např. kopytníci na savanách, velcí vzácní ptáci...)
- ***vzorkováním*** – pravidelné odebrání reprezentativního vzorku populace, sčítání se provádí po kvadrátech nebo transektech. Platí pravidlo, že větší počet malých vzorků je přesnější než malý počet velkých vzorků. Nutný je dostatečný počet vzorků a jejich velikost dle předpokládané velikosti a disperze populace.
- ***opakovaný odchyt značkových jedinců*** – používá se u velmi pohyblivých živočichů jako jsou ptáci, savci, ryby, hmyz. Zjišťujeme podíl označených jedinců v úlovku a z něho velikost populace (*Lincolnův index*).
- ***vzorkování opakovaným sběrem*** – ze stejné plochy, úlovky se zmenšují, vynášíme je do křivky, při stálé pravděpodobnosti ulovení lze proložit přímkou, která protne osu x v místě úplného slovení = velikosti populace.
- ***pomocí indexů*** – zejména pro orientační určení, např. počet ulovených hrabošů na 100 pastí, počet táhnoucích ptáků za jednotku času, počet stop, požerků, trusu na určitou plochu atd.

podrobně včetně výpočtů ve skriptech Losos: Cvičení z ekologie živočichů, PřF MU Brno, 1992

Množivost (natalita)

- **uskutečněná (ekologická) množivost** = realizovaná, závislá na prostředí, složení populace a její početnosti
- **fyziologická (maximální) množivost** = teoretická maximální produkce nových jedinců za ideálních podmínek
- **věkově specifická množivost** = určována pro konkrétní věkovou skupinu

Natalita je druhově specifická, přímo závisí na rychlosti metabolismu, nepřímo také na velikosti živočicha.

fekundita = plodivost, potencionální schopnost samce a samice plodit, resp. rodit potomstvo.

fertilita = plodnost, skutečná plodivost, následek fekundity, neboli počet potomků na jednu samici.

sterilita = fyziologická neschopnost plození

Úmrtnost (mortalita)

- **uskutečněná (ekologická) úmrtnost** = realizovaná, závislá na prostředí, složení populace a její početnosti
- **teoretická (minimální) úmrtnost** = teoretická konstantní minimální mortalita za ideálních podmínek

Ucelený obraz poskytují tzv. **tabulky přežívání** či **tabulky životnosti**.

průměrná délka života = aritmetický průměr ze součtu délek života jedinců jejichž délku života jsme zjistili

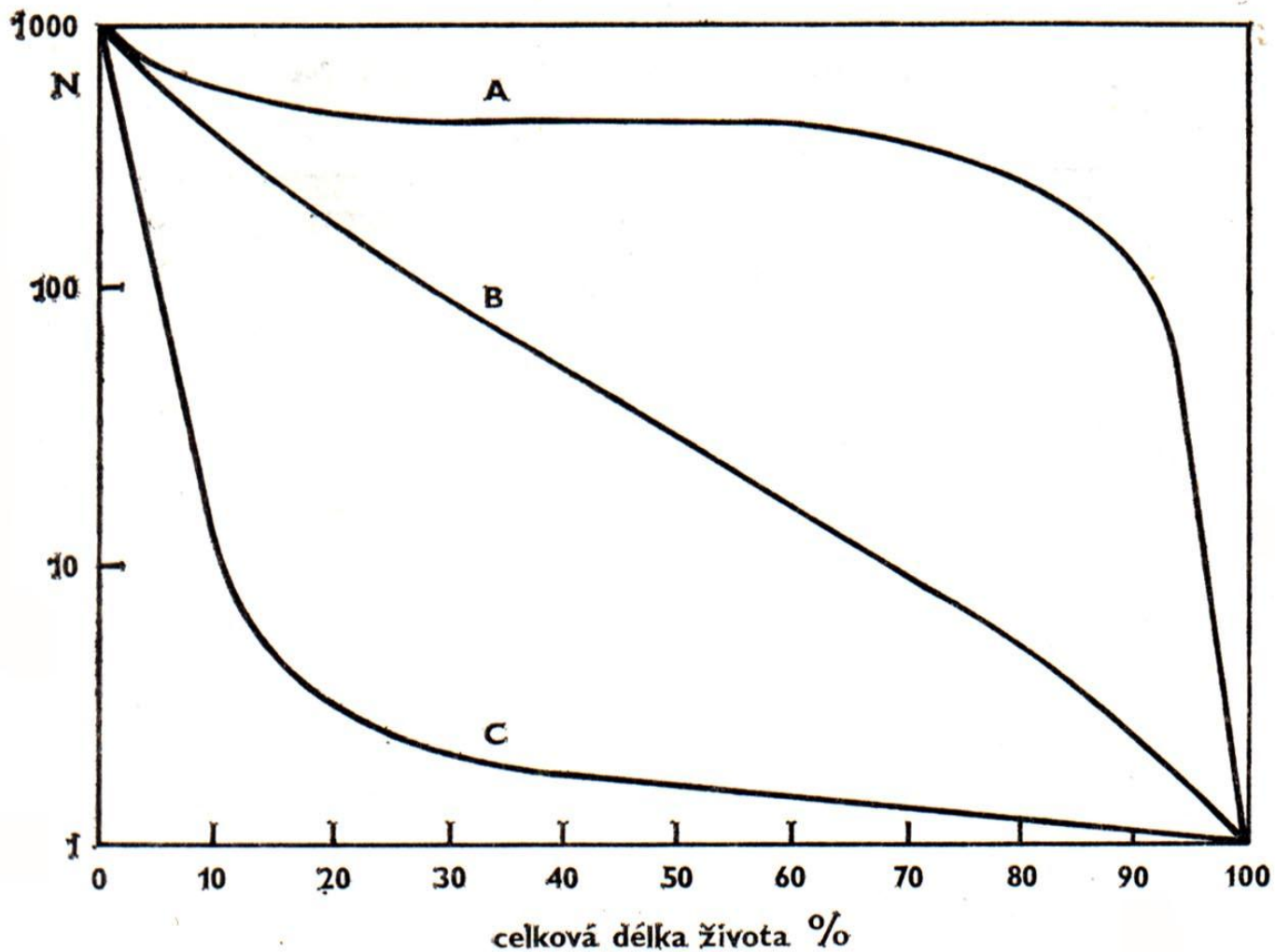
celková délka života = maximum věku, jakého se kdy jedinci za daných podmínek mohou dožít

očekávaná průměrná délka života = předpokládaná délka života jedinců, kteří se už dožili určitého věku, v okamžiku narození je rovna průměrné délce života (je často extrémně malá – třeba 0,61 roku, takže ani zdaleka nedosahuje poloviny maximální délky života).

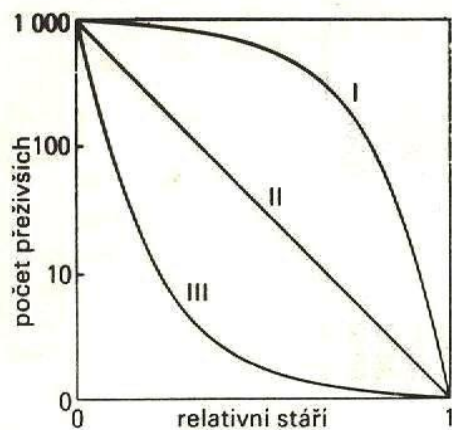
Tabulka úmrtnosti vrabce polního (*Passer montanus*) na jižní Moravě v letech 1968–1974
(upraveno podle BALÁTA) *in Losos a kol., 1984*

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

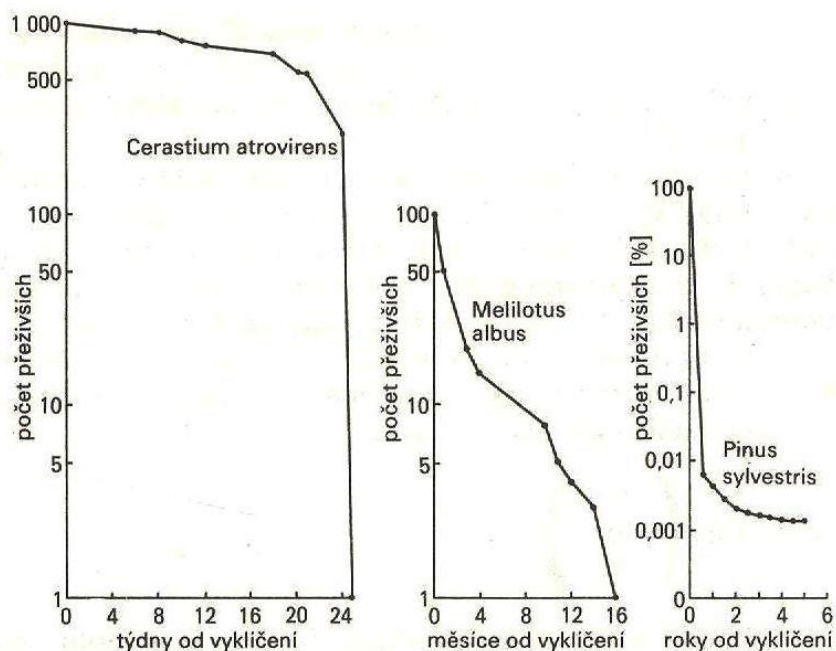
Ze 370 mlád'at kroužkovaných mlád'at do půl roku po vyhníždění uhynulo 345, ani jediný kroužkovanec nepřežil 5 let; **věková třída** – značena horní hranice; **rychlost vymírání (q_x)** = počet uhynulých jedinců (d_x) x 1000/ počet přežitých (l_x); **průměrný počet živých mezi třídami (L_x)** - pro třídu $x = (l_x + l_{x+1})/2$; **očekávaná průměrná délka života – $e_x = (L_x + L_{x+1} + \dots + L_{x_{max}}) / l_x$**
celková délka života = (v tomto případě) 4,5 roku
průměrná délka života = je více méně totožná s očekávanou průměrnou délkou v první třídě (věková třída 0,5)



Křivky přežívání jedinců: *A* člověk, *B* nezmar rodu *Hydra*, *C* ústřice rodu *Ostrea* (podle ODUMA) in Losos a kol., 1984



60/ Typy Deeveyových křivek přežívání:
 I populace jednoletých rostlin, II populace
 monokarpických vytrvalých, III populace dřevin
 (podle SILVERTOWNA 1982)



61/ Křivky přežívání vybraných rostlin: *Cerastium atrovirens* – typ křivky jednoleté rostliny, *Melilotus albus* – typ křivky dvouleté rostliny, *Pinus sylvestris* – typ křivky polykarpické vytrvalé rostliny (podle SILVERTOWNA 1982)

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

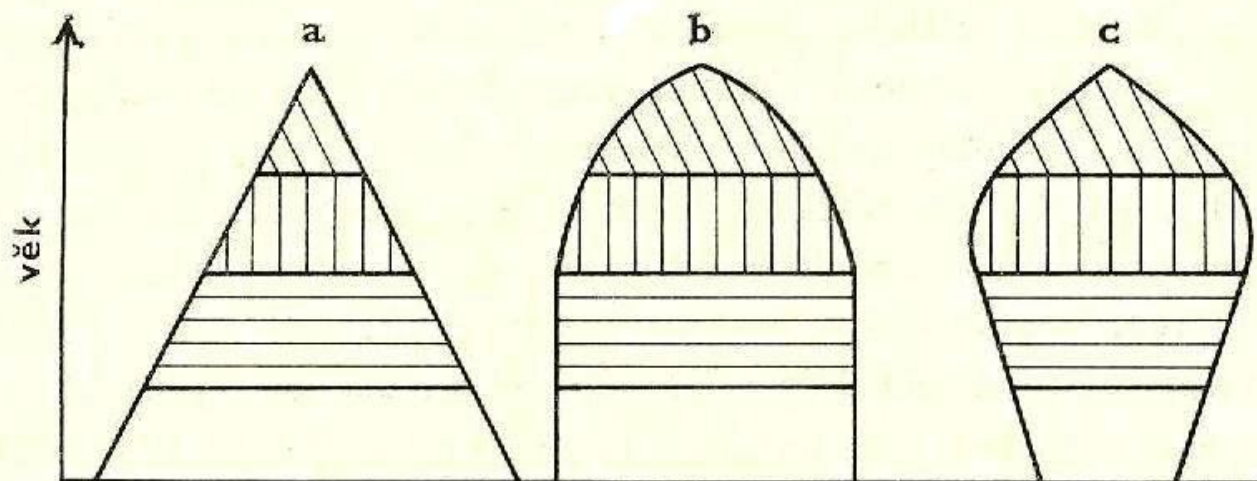
| Věkový interval x | Počet přežívajících na začátku věkového intervalu l_x | Činitelé úmrtnosti | Počet uhynulých | |
|---|--|--------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------|
| | | | během věkového intervalu d_x | v % z l_x $100 q_x$ |
| vajíčko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

Složení (struktura) populace

kritéria skladby (struktury) populace:

- **poměr pohlaví (sex ratio)** = podíl samců a samic je proměnlivý v závislosti na stáří, na rozmnožování, na populační hustotě atd. *Primární poměr* je geneticky fixovaný v oplozených vajíčkách, *sekundární poměr* je poměr mláďat, *terciální poměr* je poměr dospělých zvířat. Očekáváme poměr 1:1, nemusí to však tak být.
- **věková struktura** = za normálních okolností je v populaci nejvíce mladých jedinců, křivky přežívání však mohou být různé. Z hlediska věku dělíme jedince v populaci na jedince v *prerепroduktivním věku* (mladí před pohlavní dospělostí), v *reproduktivním věku* (schopné rozmnožování) a v *postreproduktivním věku* (staré, neschopné rozmnožování). Na základě věkové struktury lze usuzovat na okamžitý stav populace i na její další vývoj.
- **struktura hmotnosti** = tam kde je nesnadné určit přesněji věk, struktury hmotnosti jsou užitečné pro produkční studie.
- **struktura sociální** = je hlavní náplní etologie, reprezentuje vztahy mezi jedinci uvnitř populace, nadřazenost, podřízenost atd. Největší diferenciace sociální struktury je u ptáků a savců.

Věková struktura populace



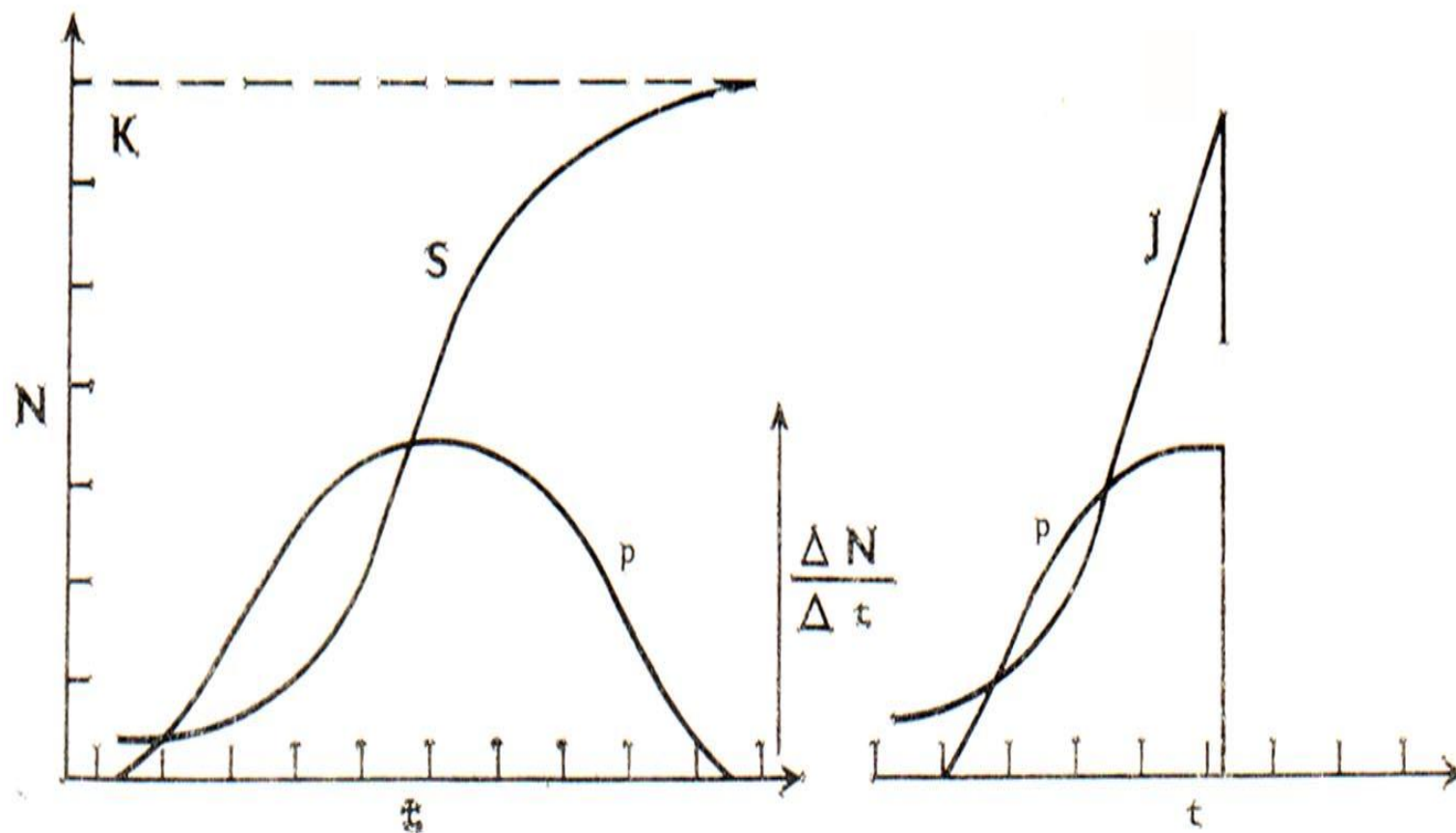
77. Věkové struktury populace: *a* populace v rozvoji, *b* stálá populace, *c* vymírající populace; věkové třídy znázorněny různým šrafováním (podle ODUMA)

Růst populace

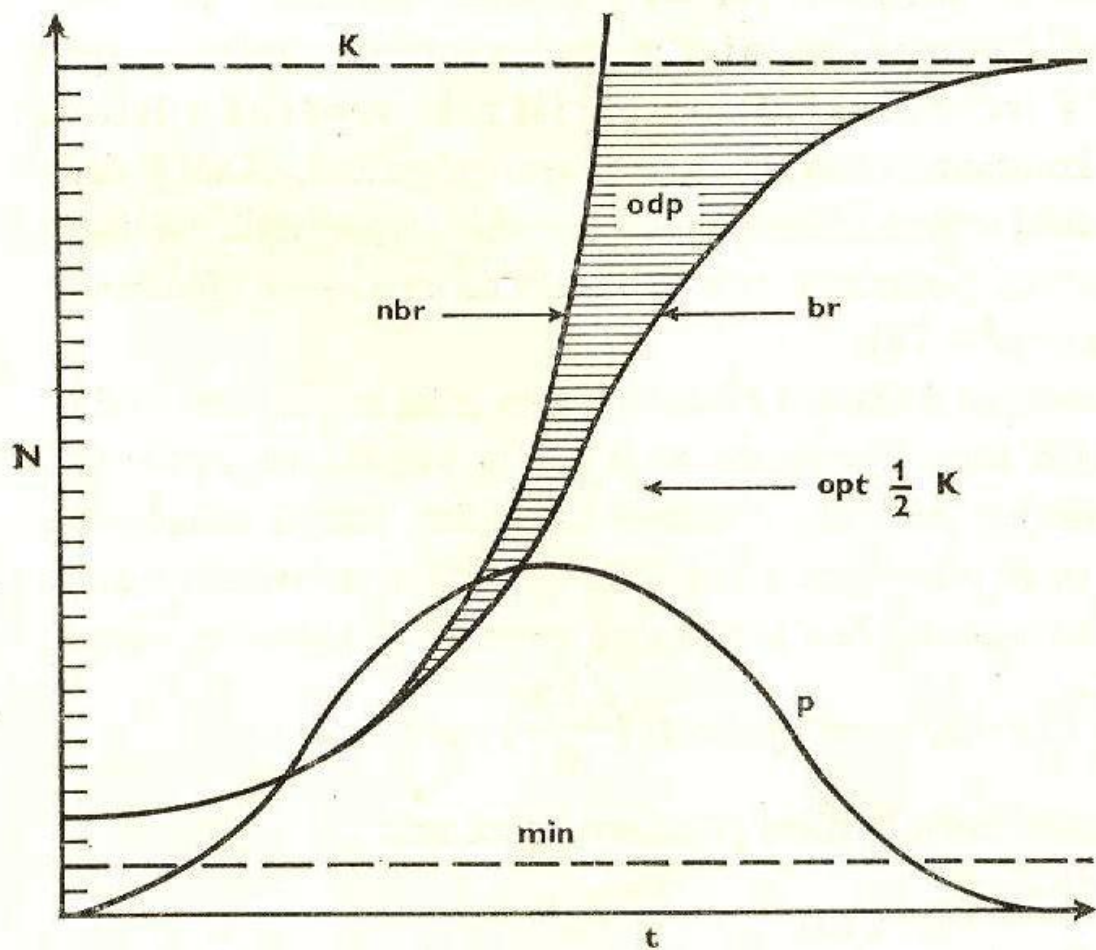
Růst počtu jedinců je charakteristickou vlastností populace. Vzájemný poměr mezi natalitou a mortalitou rozhoduje o tom zda hustota populace roste, stagnuje, nebo klesá.

Forma růstu populace je druhově specifická a růstové křivky populací jsou podobné růstovým křivkám jedinců. Jsou dvojího typu:

- **křivka tvaru S (sigmoidea)** – nejčastější, pomalý počáteční růst, období největšího růstu a stacionární fáze zpomaleného růstu při přibližování k **únosné kapacitě prostředí (K)**. Únosnou kapacitou prostředí rozumíme počet jedinců, který může za daných podmínek biotop „unést“, představuje horní hranici produkce populace. Charakteristické pro většinu obratlovců. **Brzděný růst.**
- **křivka tvaru J** – otevřený růst, u živočichů méně časté. Po počáteční fázi pozvolného narůstání následuje prudký exponenciální růst, který probíhá až k určité hranici dané prostředím. Prudký růst se náhle zastaví překročí-li populace meze svých možností nebo ukončí-li populační explozi jiný faktor (konec období rozmnožování, konec příznivých podmínek – sezónní faktory). Charakteristické především pro jednogenerační populace hmyzu. **Nebrzděný růst.**



Dva základní typy růstových křivek: S logistická (sigmoidní) křivka tvaru S, J exponenciální křivka tvaru J; ostatní symboly jako u obr. 78 (podle různých autorů) *in Losos a kol., 1984*



78. Logistická (sigmoidní) křivka populačního růstu: t čas, N populační hustota, min nezbytná minimální početnost populace, K kapacita prostředí, nbr exponenciální nebrzděný růst, br brzděný růst (sigmoída) s přírůstkem p , odp odpor prostředí, $opt \frac{1}{2} K$ optimální sklizeň je polovina K (podle různých autorů)

Čistá míra reprodukce (R_0) = průměrný počet potomstva samičího pohlaví **dožívajícího se plodného věku** vyprodukovaný jednou samicí během celého jejího života.

Hrubá míra reprodukce = průměrný počet potomstva samičího pohlaví vyprodukovaný jednou samicí během celého jejího života.

Populace roste tím rychleji, čím více je v ní dospělých samic! ...
Populace s 10 samicemi poroste 10x rychleji než populace s 1 samicí, i když je R_0 v obou případech stejná!!! ... Exponenciální růst (geometrickou řadou), neboli nebrzděný či otevřený

Specifická rychlost populačního růstu (r) = poměr přírůstku počtu jedinců dělený počtem jedinců výchozí populace:

$$r = \Delta N / \Delta t : N_0$$

r-stratégové – exponenciální (nebrzděný) růst – křivka tvaru J

K-stratégové – brzděný růst – křivka tvaru

Regulace velikosti (početnosti) populace

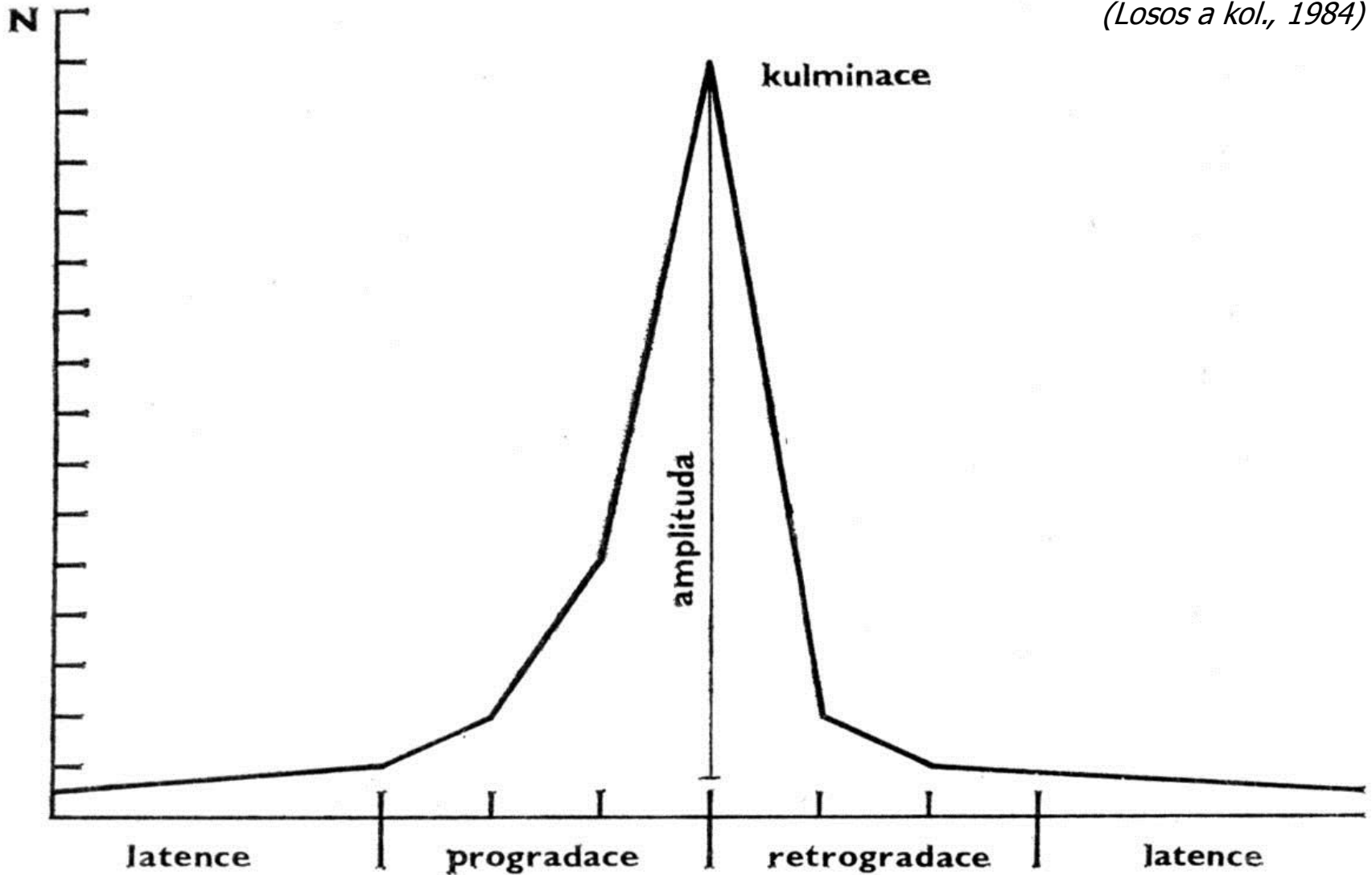
Pojem regulace se vztahuje ke skutečnosti, že **velikost populace obvykle klesá, jestliže překročila určitou úroveň, avšak vzrůstá, je-li menší než uvedená úroveň**. K regulaci tedy může dojít v důsledku působení procesů, které ovlivňují natalitu (a/ nebo imigraci) nebo mortalitu (a/nebo emigraci). Výsledná početnost je výsledkem kombinace vlivů všech faktorů ovlivňujících populaci, bez ohledu na to, zda jsou sami na hustotě závislé či ne.

Hustota populace se s časem neustále mění, její průběh zachycuje pojem **dy-namika populace (populační dynamika)**.

Kolísání početnosti populace jsou dvou základních typů:

- **kolísání v průběhu roku (oscilace)** – nejvíce u živočichů s výrazným sezónním rozmnožováním synchronizovaným s vegetačním obdobím; během rozmnožování natalita převyšuje mortalitu a populace roste, přes zimu opět početnost klesá
- **kolísání v průběhu více let (fluktuace)** – změny hustoty populace v jednotlivých letech; lze zobrazit jako křivku vlnitého průběhu se střídáním maxima a minima; u některých druhů dochází k silným až katastrofálním přemnožením – **gradacím** (často u fytofágních druhů)

(Losos a kol., 1984)



Gradační křivka a její části: N počet jedinců (podle různých autorů)

Faktory kolísání populační hustoty

Faktory nezávislé na hustotě populace působí konstantně, bez ohledu na množství jedinců. Nejčastěji vnější faktory přinášející výrazné změny v početnosti nebo způsobující změny únosnosti prostředí.

Faktory závislé na hustotě jsou zpětnými vazbami působícími proti přemnožení. Z velké části jde o vnitřní faktory či interspecifické biotické faktory (paraziti, predátoři)

S ohledem na povahu kolísání populační hustoty rozdělujeme organismy na:

➤ ***r-specialisty*** (dle r – specifické rychlosti populačního růstu)

Rychle roste populace, vysoký vrozený reprodukční potenciál, krátkověcí (většinou žijí méně než rok), malí, prudké kolísání početnosti. Rychlí kolonizátoři.

➤ ***K-specialisty*** (dle K – únosné kapacity prostředí)

Pomalý individuální i populační růst, velká hmotnost těla, dlouhověcí, populační hustota trvale vysoká. Mortalita je závislá na populační hustotě a postihuje zejména staré jedince. Osídlují pomalu, jejich osídlení má však trvalý charakter.

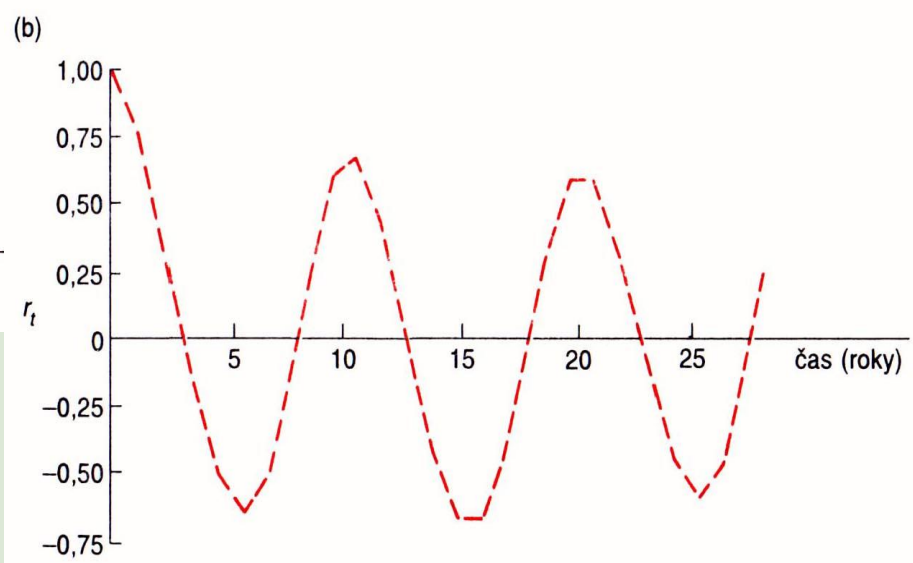
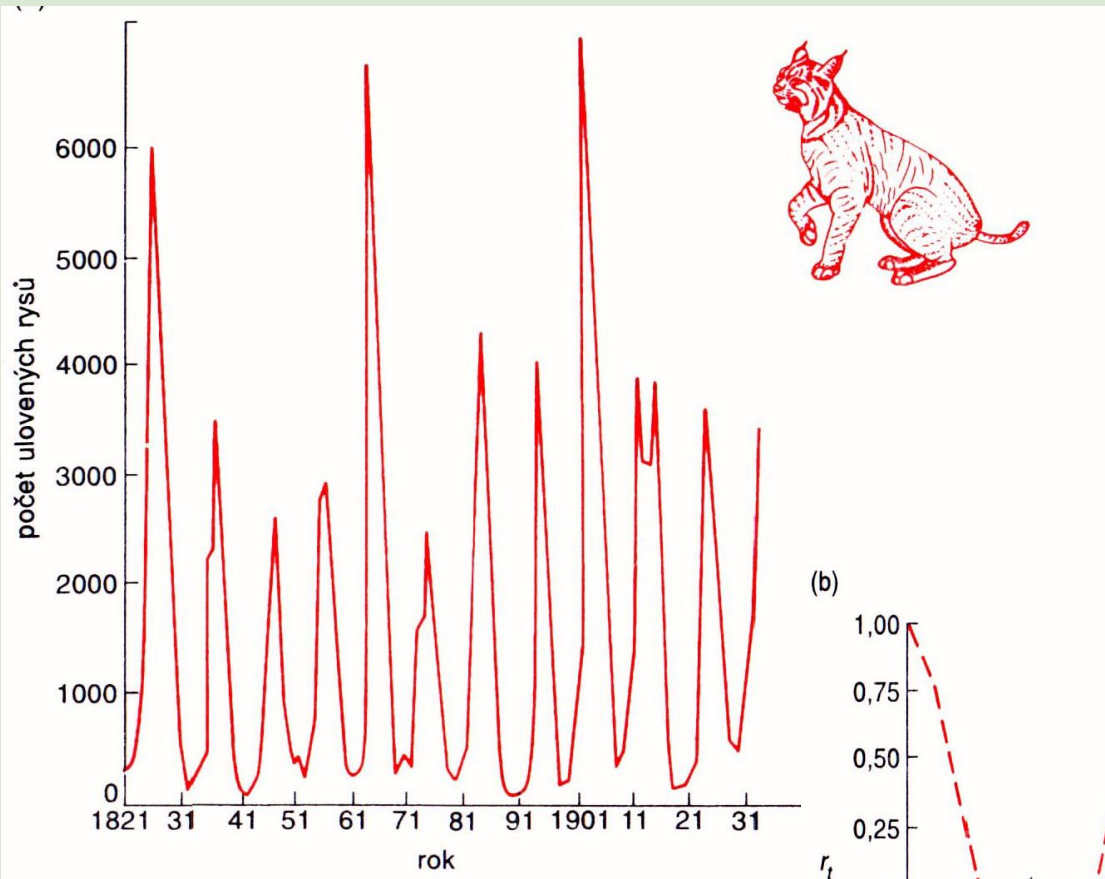
Analýza klíčového faktoru

Při podrobném sledování podrobností životního cyklu, vývoje početnosti, natality a mortality lze vysledovat klíčový faktor populace (ten, který se nejvíce podílí na regulaci populace).

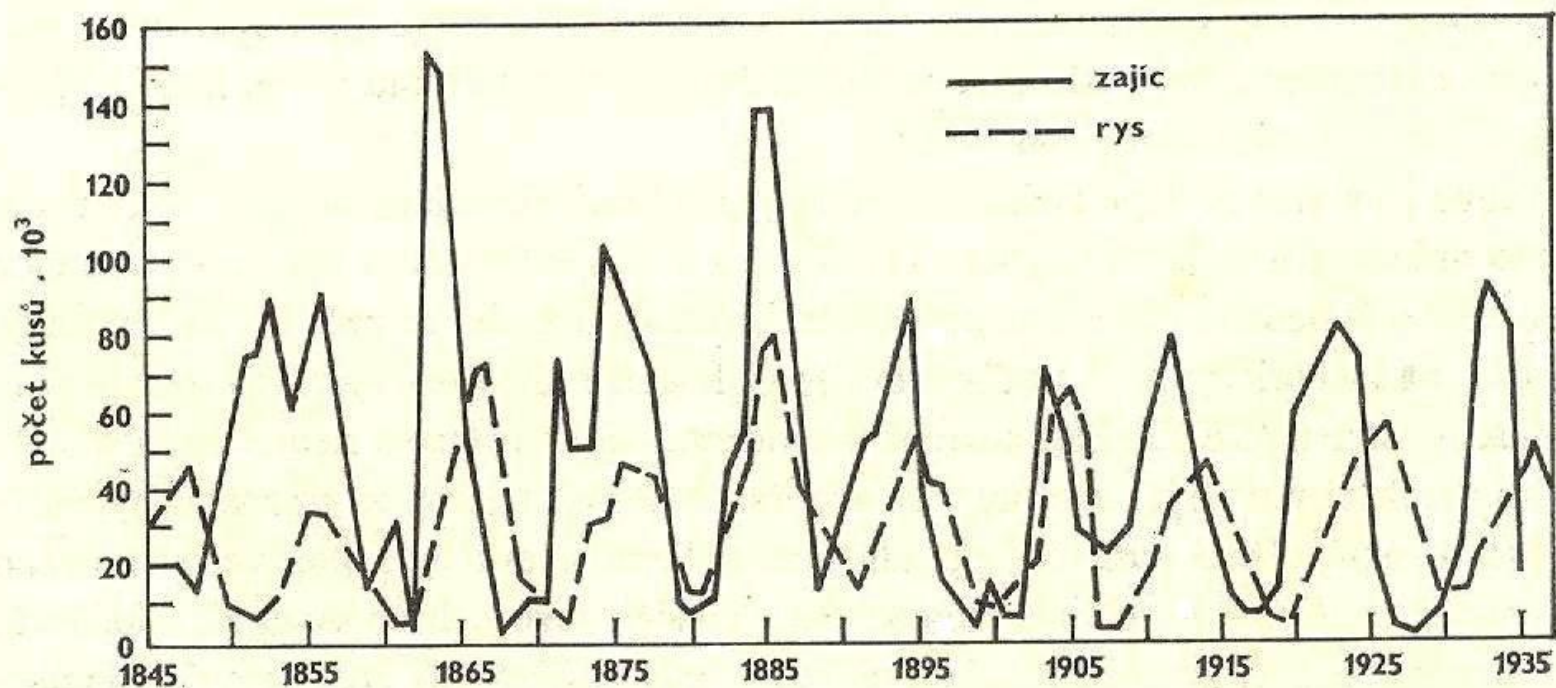
*Například klíčovým faktorem pro populaci mandelinky bramborové je emigrace letních dospělých jedinců, která je závislá na hustotě populace. I když je klíčový faktor závislý na hustotě, vyvolává přílišnou kompenzací spíše výrazné výkyvy, než aby populaci reguloval. Dalším příkladem mohou být kolísání početnosti puštíka *Strix aluco* v USA. Klíčovým faktorem byla neschopnost ptáků každoročně zahnídit. Ačkoliv se příliš neměnil počet párů s hnízdním teritoriem, výrazně kolísal počet hnízdících párů, nejméně jich bylo v letech s nedostatkem kořisti. Dostupnost kořisti nezávisela na hustotě populace puštíka.*

Populační cykly

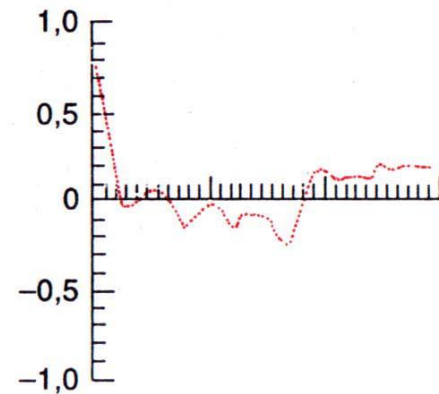
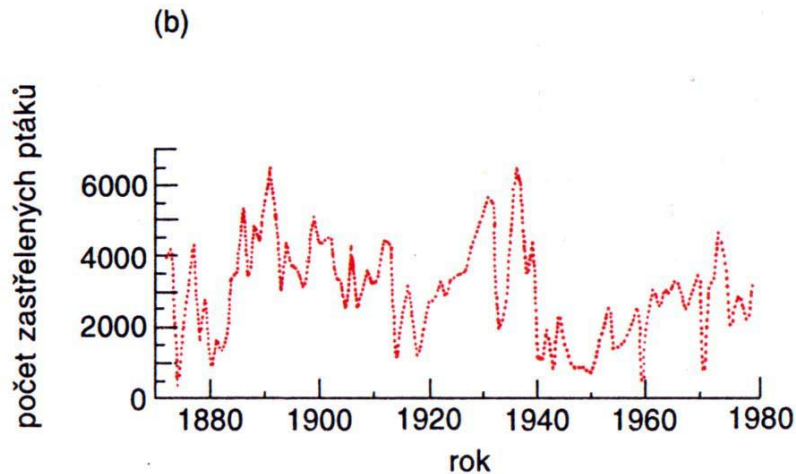
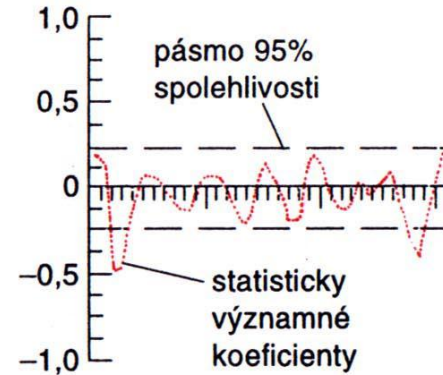
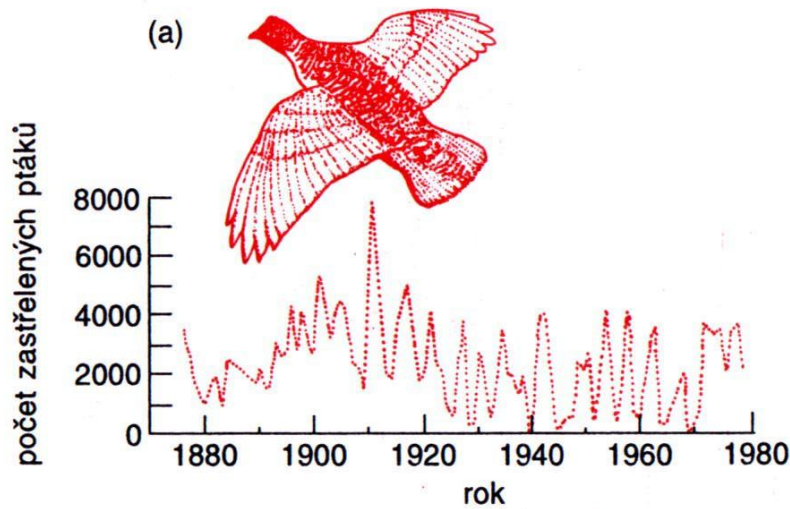
Je nutné ověřovat, kdy jde o skutečný cyklus a kdy jen o řadu náhodných prvků. Ověřování lze provést *autokorelací*, tj. korelací mezi množstvím zvířat zjištěným každým rokem s množstvím zjištěným v letech následujících při rostoucích časových intervalech. Existuje-li cyklická série, jsou vysoké korelace v okamžiku, kdy interval koresponduje s délkou fáze cyklu (např. u čtyřletého cyklu každé čtyři roky).



Obrázek (a) Počty rysů kanadských, *Lynx canadensis*, ulovených pro společnost The Hudson Bay Company. (Elton & Nicholson, 1942) (b) Korelogram rysa kanadského. Korelogram neklesá a zřetelně ukazuje skutečně existující cykly s periodou 10 let. (Moran, 1953) in *Begon, Harper, Townsend, 1997*



84. Kolísání početnosti populace zajíce měnivého (*Lepus americanus*) a rysa kanadského (*Lynx canadensis*), jeho hlavního predátora (podle ELTONA)

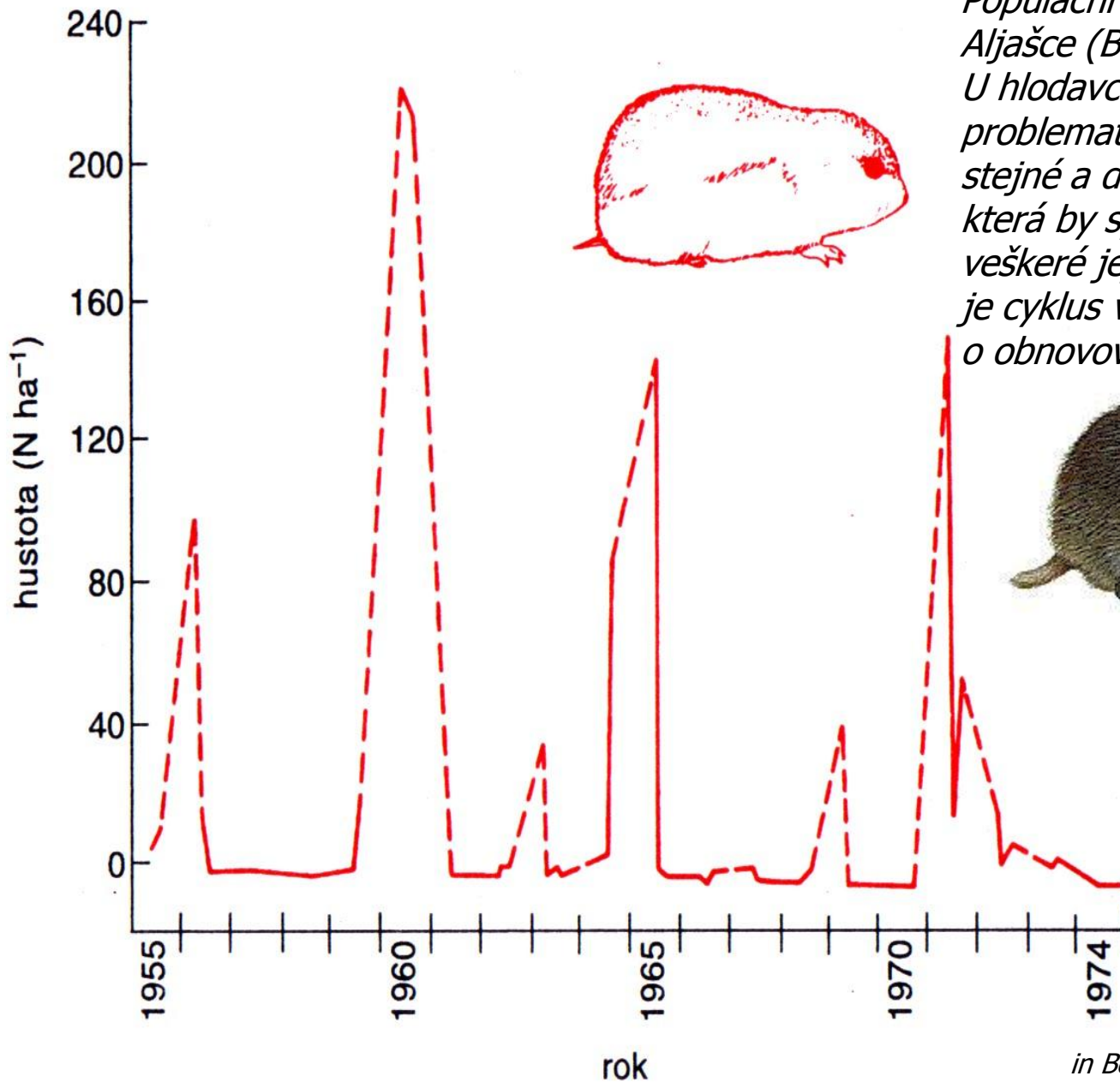


Obrázek Analýza korelací časových řad u bělokura skotského, *Lagopus lagopus scoticus*, (a) z vřesoviště s typickým kvazicyklem a (b) z anglického vřesoviště bez kvazicyklu. Vedle časové řady původních údajů o každoročně ulovených ptácích je uveden korelogram vytvořený autokorelační metodou. Významné *negativní* koeficienty se v případě (a) projevují ve 2 až 3 letech a naznačují odpovídající kvazicykly ve 4–6 letech. V případě (b) se významná korelace neprojevuje. (Potts, *et al.*, 1984)

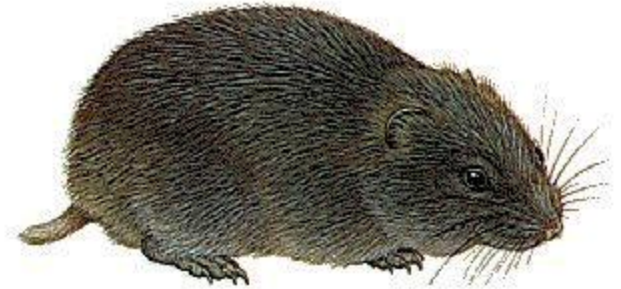
in Begon, Harper, Townsend, 1997

Teorie cyklických výkyvů populační hustoty (dle Oduma 1977):

- **teorie meteorologické** – podnět k pravidelnosti cyklů hledají v klimatických či kosmických příčinách (sluneční skvrny), neprokázané
- **teorie interakcí uvnitř populace** – existuje celá řada důkazů o vnitropopulačních faktorech způsobujících pokles početnosti, málo však o faktorech způsobujících přemnožení, problematické je oddělení příčina a adaptací
- **teorie náhodného kolísání** – pravidelné kolísání může být výsledkem náhodných změn, přirozená růstová kapacita se dříve nebo později uvolní ze všech vnějších i vnitřních činitelů a realizuje růst
- **teorie interakcí mez trofickými úrovněmi** – výzkumy vztahu predátor-kořist ukazují na závislost dravců na početnosti kořisti, *teorie Schultzova o obnovování živin* přenáší tuto zákonitost na vztah herbivor-rostlina a konstatuje, že intenzivním spásáním dochází k snížení dostupných minerálních živin pro populaci herbivora, což vede k snížení růstu a přežívání mlád'at



Populační hustota lumíků na Aljašce (Batzli a kol, 1980). U hlodavců jsou tyto cykly velmi problematické, nejsou všude stejné a dosud se nenašla teorie, která by spolehlivě vysvětlila veškeré jejich aspekty. Nejčastěji je cyklus vysvětlován teorií o obnovování živin.



Použitá literatura

Begon, M., Harper, J., Townsend, C.: Ekologie, Vydavatelství univerzity Palackého Olomouc, 1997, 949 s.

Čermák P., Ernst M.: Ekologie živočichů – soubor presentací přednášek, ÚOLM MZLU v Brně, Brno, 2003.

Dykyjová, D.: Metody studia ekosystémů, Academia, 1989, 690 s.

Losos, B.: Cvičení z ekologie živočichů, skripta Masarykovy univerzity v Brně, 1992, 229 s.

Losos, B. a kol: Ekologie živočichů, SPN Praha, 1984, 320 s.

World Wildlife Fund, <http://www.wwf.org/>