

Obr. 39 Perleťovec červený (*Argynnis pandora*) vymizel z našeho území počátkem 50. let a znovu se objevil v roce 1998

značně dlouhodobé nebo se projevují na omezeném území. Rozšíření areálu je možné jen v rámci teplotních nároků daného druhu. Nepřipadá tedy v úvahu, že by pozvolné globální oteplování umožnilo prudké zvětšení areálu o stovky až tisíce kilometrů.

Klimaticky příznivá 40. léta našeho století umožnila posun severní hranice areálu mnoha druhů hmyzu z Maďarska na jižní Slovensko a jižní Moravu. V následujícím období tyto druhy od nás opět vymizely a v posledních letech se některé znovu vracejí. Nápadný perleťovec červený (*Argynnis pandora*) se vyskytoval v jižní polovině Moravy do počátku 50. let. Poslední jedinec byl pozorován v roce 1951, krátce nato zmizel i na Slovensku a jeho ústup se zastavil až jižně od Budapešti. V uplynulých dvou letech byl znovu zjištěn na Slovensku a v roce 1998 i na jižní Moravě (obr. 39).

Rozhodující příčinu invazí je nutno pravděpodobně hledat ve změně geneticky podmíněných ekologických nároků a vlastností daného druhu. Lze předpokládat, že prudké šíření je umožněno změnou teplotní tolerance ve spojení se schopností „uniknout“ přirozené regulaci početnosti a s obsazením dosud volné ekologické niky.

Známy příklady invazí z dřívější doby jsou šíření hrdličky zahradní (*Streptopelia decaocto*) z Malé Asie a zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) z jižní do střední Evropy a dále na sever. Počátkem 90. let zasáhla naše území lavinová invaze žluťáka tolicového (*Colias erate*), známého do té doby nejbližší z jižního Rumunska a Bulharska. Od roku 1995 jsme svědky invaze jihoevropské klíněnky hlohýňové (*Phyllonorycter leucographellus*). Zde je zásadní podmínkou přítomnost hlohyně šarlatové (*Pyracantha coccinea*), její hostitelské rostliny.

Díky invazím různého původu je území střední Evropy neustále obohacováno o dosud neznámé druhy a tím je do určité míry kompenzováno mizení a vymírání druhů jiných. Nález každého invazního druhu na našem území proto vyvolává oprávněnou pozornost mezi odborníky, ale současně i otázky o jeho funkčním zapojení v ekosystémech a možných vlivech na domácí flóru a faunu. Některé

invazní druhy konkurenčně vytlačují domácí druhy a způsobují pokles druhové diverzity. Ve střední Evropě jsou takové případy mnohem častější u rostlin než u živočichů.

## 4.7 Vztahy mezi populacemi

Mezi různými druhy organismů – rostlinami, živočichy, bakteriemi i houbami dochází v přírodě k rozmanitým formám soužití. Žádný druh není schopen existovat samostatně, izolovaně od ostatních. Jakýkoli současný vztah mezi dvěma nebo více populacemi je výsledkem dlouhodobého společného vývoje, tzv. **koevoluce**. Koevoluce bývá chápána v evolučním a ekologickém smyslu poněkud odlišně. Zastánci evoluční (klasické) koevoluce předpokládají souběžný vývoj dvou nebo více taxonomických skupin a jejich současnou speciaci (kospeciace). Pak by doby speciace i fylogenetické větvení obou taxonomických skupin byly blízké nebo shodné. Snahy o potvrzení tohoto názoru narážejí na nedostatečnou znalost fylogeneze sledovaných populací a prozatím nebyly úspěšné. Častěji dochází bezesporu k následnému vztahu, kdy ke speciaci dochází jenom v jednom ze zúčastněných taxonů, zatímco druhý taxon (skupina druhů) již má speciaci „ukončenou“. I zde může následná fylogeneze kopírovat fylogenezi prvního taxonu, může však vypadat zcela odlišně. Z ekologického hlediska si můžeme koevoluci představit jako opakované („schodovité“) reciproké adaptační změny obou populací, které vedou k neustálému vzájemnému zvýhodňování (znevýhodňování) a stále těsnějšímu vztahu. Adaptační změny vzniklé zdánlivou koevolucí dvou populací (druhů) jsou ve skutečnosti často výsledkem evolučního vývoje a vzájemného ovlivňování celého komplexu populací (např. celého souboru fytofágů, který působí na rostlinu) i působení dalších selekčních faktorů (tzv. difúzní koevoluce).

Výsledkem vzájemné interakce (koakce) je pozitivní nebo negativní ovlivňování jedné nebo obou zúčastněných populací (tab. 4). Interakce mezi populacemi mohou být realizovány přímým kontaktem jedinců, prostřednictvím vylučované chemické látky, zprostředkovaně přes některý ze zdrojů prostředí, případně optickou nebo akustickou cestou. V důsledku vzájemných vztahů existují v prostředí celá seskupení funkčně i prostorově propojených a podmíněných populací, tzv. **konsorcia**. Pokud dvě populace obývají tentýž biotop, ale nedochází mezi nimi k jakékoli interakci, hovoříme o **neutralismu**. Tato situace nastává u druhů se zcela odlišnými ekologickými nikami.

### 4.7.1 Amensalismus a alelopatie

Pojmy amensalismus a alelopatie by mohly být považovány za synonyma, první se používá častěji pro označení vztahů živočichů, druhý u rostlin a mikroorganismů. Při **amensalismu** uvolňuje jedna populace do prostředí odpadní produkt metabolismu nebo speciálně syntetizovanou látku, která populaci jiného druhu ovlivňuje negativně. Může brzdit její růst, potlačovat ji nebo úplně likvidovat. Producent látky zůstává tímto působením nedotčen, nebo je jím zvýhodněn. Proto jsou v tabulce 4 uvedeny u amensalismu symboly 0 i +. **Alelopatie** představuje

Tab. 4 Základní typy vztahů mezi populacemi (0: bez ovlivnění, +: ovlivnění pozitivní, -: ovlivnění negativní)

Název vztahu	Populace	
	A	B
Neutralismus	0	0
Amensalismus	0,+	-
Predace, herbivorie, parazitismus, patogenie	+	-
Komensalismus	+	0
Protokooperace, mutualismus	+	+
Konkurence	-	-

komplexnější vzájemné ovlivňování dvou nebo více populací vylučovanými chemickými látkami. Tento vztah nebyl do tabulky 4 vůbec zahrnut, protože působení může být jak antagonistické (protichůdné), tak synergistické (podpůrné). Ani rozdělení alelopatických vztahů na pozitivní a negativní ještě zdaleka neodpovídá jejich rozmanitosti a složitosti. Tytéž látky v závislosti na své koncentraci vyvolávají totiž různé fyziologické i morfologické reakce postižených populací. **Alelopatika**, tj. vylučované látky, mají různou chemickou povahu. Jde nejčastěji o silice, terpeny, fenoly a alkaloidy, které fungují jako látky potlačující a brzdicí, stimuluující a indukující, jako repelenty, atraktanty nebo analogy juvenilních hormonů. Do prostředí se obvykle dostávají jako výměšky kořenů, jako výluhy z odumřelých částí rostlin a splachy z nadzemních orgánů nebo jsou vymývány deštěm ze vzduchu. Alelopatika jsou velmi dobře známa u bakterií a hub a v praxi jsou mnohá z nich využívána jako antibiotika. Obranné látky produkované vyššími rostlinami nazývané **fytoncidy** působí toxicky na mikroorganismy a parazity. I někteří živočichové vylučují chemické látky, tzv. **telergony**, kterými ovlivňují jiné živočichy (látky varovné, obranné, likvidační). Kromě nekontaktního alelopatického působení existují i nejrůznější kontaktní vztahy provázené vzájemným chemickým ovlivňováním zúčastněných organismů. Jejich příklady jsou uvedeny v kapitolách o herbivorii, parazitismu a patogenii.

Pelyněk pravý (*Artemisia absinthium*) svými výměšky listů potlačuje růst jiných druhů rostlin, např. kmínu (*Carum carvi*) a fenyklu obecného (*Foeniculum vulgare*). Největší role je připisována silicím absinthinu a anabsinthinu, které jsou vylučovány zvláštními trichomy a splavovány vodou do půdy. Některé druhy ořešáků (*Juglans* spp.) způsobují vadnutí, růstovou inhibici až odumírání jiných druhů rostlin. Příčinou je složitá látka ze skupiny juglonů, která je vymývána z živých i mrtvých listů a kůry stromů. Podobné inhibiční účinky prostřednictvím různých látek byly zjištěny u mnoha dalších dřevin i bylin, např. u smrku obecného (*Picea abies*), platanu západního (*Platanus occidentalis*), dubu letního (*Quercus robur*) a zvláště u trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*). Při pokusech s kulturními rostlinami a pleveli bylo například pozorováno inhibiční působení žita (*Secale cereale*) na hořčici rolní (*Sinapis arvensis*), ale stimulační máku vlčího (*Papaver rhoeas*). Stimulační účinky na růst pšenice a luskovin má látka agrostemlin vylučovaná koukolem polním (*Agrostemma githago*). Látka agropyren produkovaná pýřem plazivým (*Elytrigia repens*) působila v pokusech při vyšších dávkách odumírání rostlin následkem destrukce obsahu buněk, zasychání a krnění listů, ale současně urychlení kvetení, při nízké koncentraci naopak oddálení kvetení a větší tvorbu biomasy. Půdní houby vylučují řadu toxinů (patulin, rubrotolin, grizeofulvin, marticin, izomarticin, viridikatin, gliotoxin), vitamíny, antibiotika, enzymy a fytohormony, kterými mnohostranně ovlivňují ostatní organismy.

V tomto směru jsou aktivní zejména rody *Fusarium*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Helminthosporium* a další. Nejstarší známé antibiotikum penicilin produkuje houba *Penicillium notatum*. Mravenci podčeledi Myrmicinae produkují kyselinu fenylloctovou působící baktericidně, dále kyselinu  $\beta$ -hydroxydekanovou (myrmicacin), která je inhibitorem klíčení semen trav a spór hub, ale také kyselinu  $\beta$ -indolyl-3-octovou, která povzbuzuje růst požadovaných hub.

#### 4.7.2 Predace

Důležitou skupinu vztahů tvoří případy, kdy je populace jednoho druhu potravou jiné populace. Jde o **predaci**, **herbivorii**, **mycetofágii**, **bakteriofágii**, **parazitismus** a **patogenii**. Mezi nejdéle a nejčastěji studované mezidruhové interakce patří predace. Predátor obvykle konzumuje podstatnou část těla jedince využívané populace a kořist zpravidla nejdříve zabíjí. Na úrovni celých populací je to tedy vztah dlouhodobý, na úrovni jedinců jde obvykle o jednorázový kontakt. Poněkud zvláštní skupinu tvoří tzv. **parazitoidi**, kteří hostitele usmrcují a často kompletně spotřebovávají teprve na konci svého larválního vývoje a do té doby s ním žijí v ekto- nebo endoparazitoidním vztahu. Predátoři jsou různě potravně specializovaní, úzká specializace je velmi častá u parazitoidů.

Nejznámějšími parazitoidy jsou zástupci čeledi lumkovití a lumčíkovití z řádu blanokřídlí a kuklicovití z řádu dvoukřídlí. Tyto čeledi jsou zastoupeny značnými počty druhů, např. jen lumčíků je u nás známo téměř 1 000 druhů. Jsou dokonale přizpůsobeni parazitoidnímu způsobu života a jejich vývojové cykly jsou přesně sladěny s cykly hostitelů. Dokonalé využití populací hostitelů umožňuje například existence polyembryonie a dalších adaptací. Známým parazitoidem housenek běláška zelného (*Pieris brassicae*) je lumčík žlutohý (*Cotesia glomerata*). Parazitoidy s pozoruhodnou etologií jsou kutilky. Například kutilka písečná (*Ammophila sabulosa*) ochromí housenku několikerým bodnutím žihadla a pak ji odvede do předem připravené komůrky vyhrabané v písku nebo sypké hlíně. Tam naklade na housenku vajíčko, komůrku uzavře a zamaskuje. Brzy se líhne larva kutilky, která se během několika dní vyvine uvnitř těla nehybné, ale živé housenky a teprve před zakuklením ji kompletně spotřebuje.

Zvláštní situace nastává u **masožravých (insektivorních) rostlin**, jejichž lov hmyzu lze rovněž považovat za vztah predátor-kořist. Masožravost je většinou vyvolána nedostatkem dusíku, který je kompenzován jeho získáváním z těl živočichů. Z našich masožravých rostlin jsou známe rosnatka okrouhlolistá (*Drosera rotundifolia*), tučnice obecná (*Pinguicula vulgaris*) a bublinatka obecná (*Utricularia vulgaris*).

Neobvyklými případy jsou **vzájemná predace**, kdy se jedinci dvou populací predátorů požírají navzájem a **kanibalismus**. Ke kanibalismu dochází pravidelně jen u některých druhů, jinak se objevuje pouze za neobvyklých okolností, např. při přemnožení. Pak se může stát významným regulátorem početnosti.

#### Koevoluce vztahu

Různě dlouhá difúzní koevoluce populací predátora a kořisti vedla k jejich neustálému vzájemnému „zvyhodňování“. V populaci predátora vznikají adaptace umožňující snadnější získání kořisti (dokonalé smysly a pohyb, agresivní mimikry), v populaci kořisti se vyvíjejí přizpůsobení, která ji chrání (mechanická ochrana povrchu těla, mimikry, mimeze, krycí zbarvení, chemická ochrana a aposematické zbarvení).

Sítince sokolovitých dravců obsahuje osmkrát více zrakových buněk než u člověka a předpokládá se, že dravci mají nejméně pětkrát dokonalejší zrak. Nejrychlejšími živočichy jsou dravci, dravé ryby a šelmy. Například sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*) dosahuje při útoku rychlosti



Obr. 40 Pěstevník starčkový (*Tyria jacobaeae*) je ve všech vývojových stádiích chráněn proti hmyzožravcům jedovatými alkaloidy. Foto R. Hrabák

až  $200 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ , gepard (*Acinonyx jubatus*)  $120 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$  a kosatka dravá (*Orcinus orca*) až  $70 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ . Agresivní mimikry se vyskytuje například v podobě pruhovaného zbarvení tygra (*Panthera tigris*) nebo štiky obecné (*Esox lucius*).

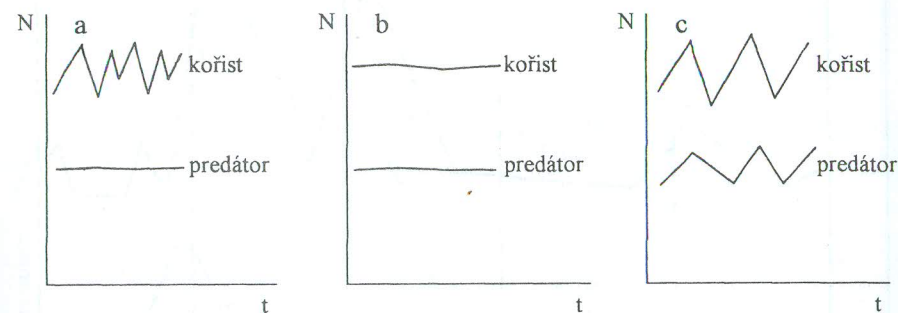
Již zmíněný americký motýl monarcha (*Danaus plexippus*) se vyvíjí na rostlinách čeledi kletichovité. Tyto rostliny jsou většinou chemicky chráněny (srdeční glykosidy, např. kalotropin) a pro většinu hmyzu jsou nepoživatelné. Monarchové se nejen na jejich konzumaci adaptovali, ale uvedené látky v těle neodbourávají a využívají je k vlastní chemické ochraně. Obdobně náš přástevník starčkový (*Tyria jacobaeae*, obr. 40) využívá k ochraně jedovaté alkaloidy lykopsamin a senecionin získané z hostitelské rostliny starčku přímětníku (*Senecio jacobaea*). Tyto látky chrání dokonce i jeho vajíčka. Vřetenušky jsou chemicky chráněny prudce jedovatými kyanidy (HCN) a dalšími látkami (acetylcholin, histamin, toxický protein zygenin). Prekursory kyanidů jsou kyanoglykosidy, které vřetenušky získávají z hostitelských rostlin nebo je samy syntetizují. Pěstevník starčkový i vřetenušky upozorňují na svoji nebezpečnost nápadným výstražným (aposematickým) zbarvením.

## Ovlivnění početnosti

Mezi zúčastněnými populacemi dochází k různému ovlivňování populační hustoty. Změny početnosti jsou studovány jak v reálných podmínkách, tak na vytvořených matematických modelech. Modely mají nesmírný význam pro pochopení obecných zákonitostí vztahu predátor–kořist, ale jejich aplikace na skutečné vztahy v přírodě je poměrně omezená. Důvodem je nesmírná složitost a nenapodobitelnost podmínek, ve kterých se vztahy v přírodě uskutečňují. V přírodním prostředí mohou být výsledky vzájemné interakce následující:

- početnost predátora zůstává více méně stabilní nezávisle na kolísání početnosti kořisti; tato situace je možná tehdy, když je hustota predátora udržována jinými činiteli (např. teritorialita, možnosti hnízdění, úkrytů apod.) a potrava

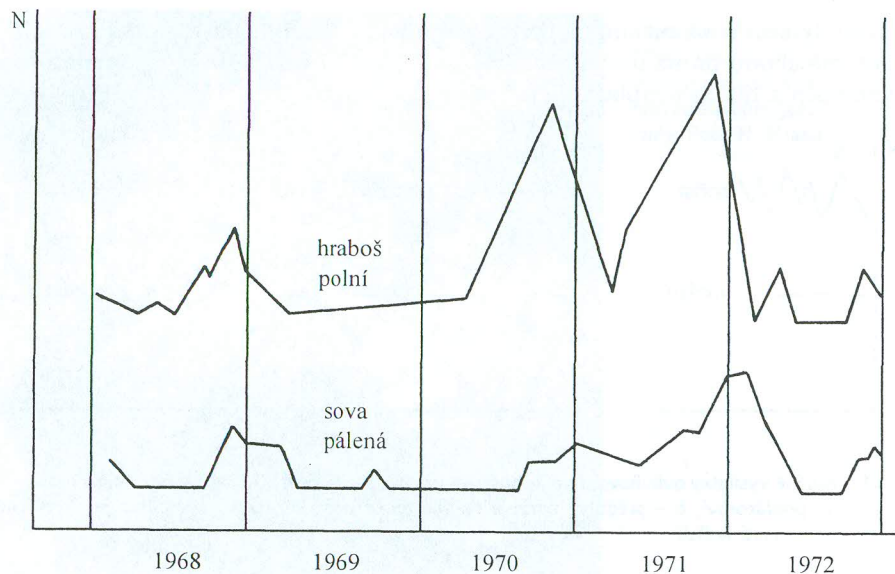
se nikdy nestává limitním faktorem, nebo v obdobích nouze má predátor možnost přechodu na náhradní potravu; početnost kořisti je tedy na predátorovi nezávislá a ten se neuplatňuje při její regulaci (obr. 41a);



Obr. 41 Možné výsledky ovlivňování početnosti ve vztahu predátor–kořist; a – kořist kolísá nezávisle na predátorovi, b – predátor udržuje stabilní početnost kořisti, c – predátor je závislý na početnosti kořisti

- predátor udržuje nízkou, více méně stabilní hustotu kořisti; rychlosti růstu obou populací jsou srovnatelné a predační tlak je nízký; potřebu predátora kryje nárůst početnosti kořisti; nebo je predační tlak vyšší a predátor kombinuje více kořisti; systém může být více méně stabilní, jestliže je početnost obou populací nebo alespoň predátora udržována také jinými faktory, nebo velmi labilní s rovnováhou nastolenou díky souhře okolností a k destabilizaci může snadno dojít například extrémní povětrnostní situací; predátor může hrát v tomto případě významnou regulační roli (obr. 41b);
- početnost predátora kolísá v závislosti na početnosti kořisti; jde o běžnou situaci, kdy predátor preferuje určitý druh kořisti a potrava je rozhodujícím faktorem jeho populačního růstu, ale početnost kořisti kolísá v důsledku působení jiného faktoru; zvýšená populační hustota kořisti pak vede k intenzivnějšímu rozmnožování predátora, což se projeví závislým, ale zpožděným kolísáním jeho početnosti; častý vztah mezi některými dravci nebo sovami a hlodavci (obr. 41c, 42);
- početnost predátora a kořisti se ovlivňují vzájemně, tj. růst početnosti kořisti vede k růstu početnosti predátora a naopak růst početnosti predátora způsobuje snižování množství kořisti; takové oboustranné ovlivňování je možné pouze krátkodobě, např. při uměle navozené situaci po vypuštění činitele biologické ochrany; dlouhodobě může existovat jen za zcela zvláštních okolností a za spolupůsobení vnějších faktorů (viz rys a jeřábek); pokud by totiž byly vzájemné cykly řízeny daným vztahem, velmi rychle by vymizely a nastala by podle situace druhá nebo třetí možnost; cykly kořisti jsou vesměs navozovány i řízeny jiným faktorem než populací predátora, ta je sice může do určité míry ovlivnit, nikoli však vyvolávat;

K oboustrannému ovlivňování cyklů dochází částečně například u některých dravých a fytofágních roztočů. Huffaker (1958) sledoval dravého roztoče *Typhlodromus occidentalis* a svilušku *Eotetranychus sermaculatus*. V umělém homogenním prostředí po přidání dravého



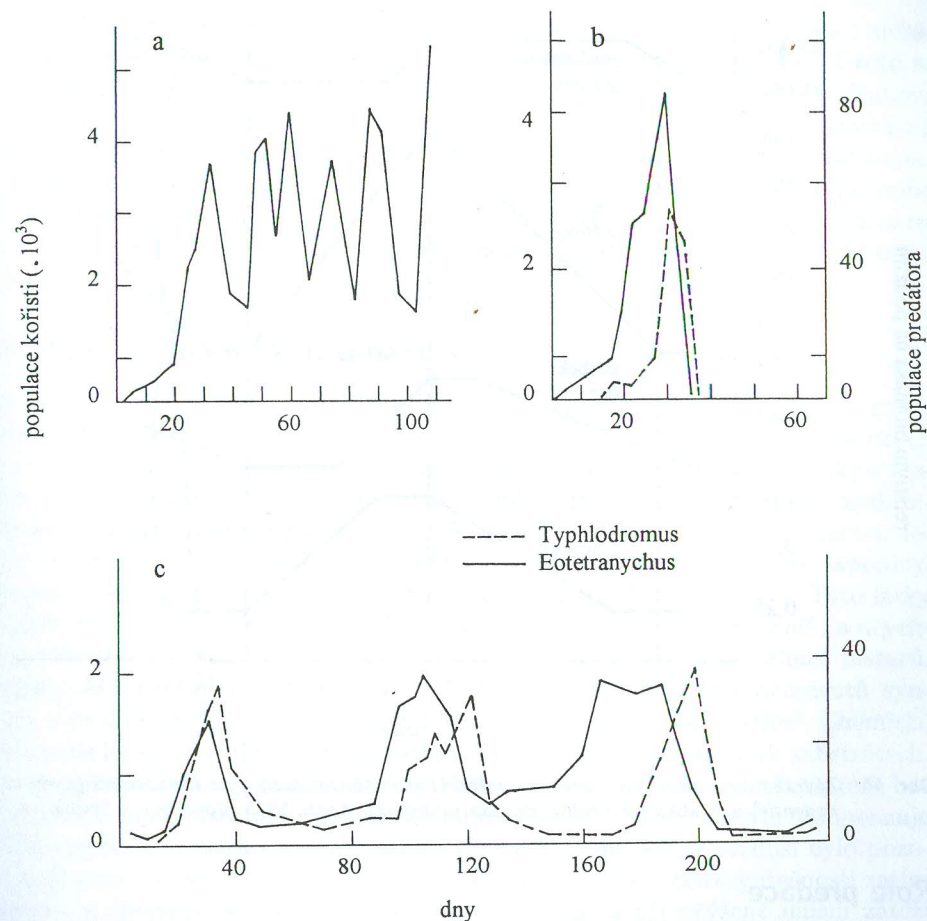
Obr. 42 Změny početnosti sovy pálené (*Tyto alba*) v závislosti na hustotě hraboše polního (*Microtus arvalis*). Podle Glutze v. Blotzheim, ze Schuberta, 1986

roztoče k populaci svlušky došlo velmi rychle k růstu početnosti predátora, likvidaci svlušky a vymření obou populací. V heterogenním prostředí, které simulovalo přírodní podmínky a nabízelo svlušce alespoň krátkodobě místa nerušeného populačního růstu, než je objevil predátor, se lokálně projevily různé situace, ale celkově nastaly nepravidelné dlouhodobě závislé cykly početnosti po mnoho generací (obr. 43).

Zcela zvláštní vztah existuje mezi severoamerickým rysem kanadským (*Lynx canadensis*), zajícem měnivým (*Lepus americanus*), tetřívkem kanadským (*Canachites canadensis*) a jeřábkem červeným (*Bonasa umbellus*). Zajíc a rys vykazují obdobné, ale poněkud zpožděné 8–11leté cykly početnosti, které jsou příležitostně interpretovány jako výsledek vzájemného ovlivňování. V oblastech, kde se rys nevyskytuje, jsou však cykly zajíce stejné. Studie ukázaly, že v jeho případě není rozhodující predace rysem, ale změna kvality potravy při jeho přemnožení. Rostliny jsou následkem intenzivní konzumace chudé na živiny a produkují zvýšené množství obranných toxických látek. Tyto látky zůstávají v rostlinách obsaženy ještě 2 až 3 roky po nadměrném spásání. To způsobí snížení populační hustoty zajíce a její setrvání na nízké úrovni, než se opět kvalita potravy zlepší. Populační cykly rysa jsou skutečně závislé na množství zajíců. V době, kdy se nachází populace zajíců v minimu, trpí rys nedostatkem potravy, jeho početnost klesá a je nucen se přeorientovat na náhradní potravu – tetřívky a jeřábky. Tím jsou populace obou druhů silně decimovány a jejich početnost se snižuje. Po opětovném nárůstu počtu zajíců se rys vrací k původní potravě a početnost tetřívků a jeřábků se zvyšuje. Tak na jedné straně početnost zajíce ovlivňuje obvyklým způsobem změny početnosti rysa, na straně druhé ovlivňuje rys neobvykle periodicky početnost tetřívků a jeřábků (obr. 44).

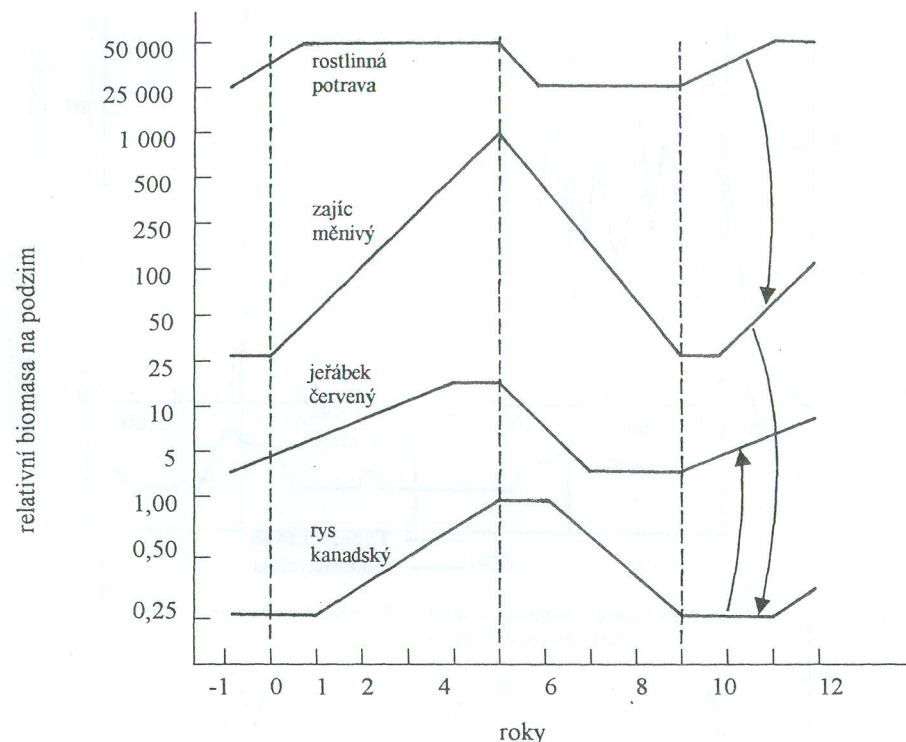
- početnost predátora i kořisti kolísají nezávisle na sobě; změny početnosti každé z populací jsou regulovány jinými faktory a nejsou ovlivněny daným potravním vztahem.

Možnost vzájemného ovlivňování závisí především na rozdílu rychlostí individuálního vývoje a růstu obou populací a na predacním tlaku na populaci kořisti.



Obr. 43 Ovlivnění početnosti v systému dravý roztoč (*Typhlodromus* sp.) – svluška (*Eotetranychus* sp.); a – kolísání početnosti svlušky bez vlivu predátora, b – systém obou druhů v jednoduchém prostředí, c – systém obou druhů ve složitějším, heterogenním prostředí. Huffaker, 1958

**Predační tlak** představuje poměr počtu ulovených a dosažitelných jedinců. U drobných hlodavců se pohybuje v rozmezí 20 až 40, maximálně 80 %, u kopytníků činí většinou jen 2–15 %. Predační tlak zpravidla nepostihuje celou populaci rovnoměrně, ale ve zvýšené míře určitou věkovou kategorii, jedno z pohlaví, nemocné jedince apod. Populace mnoha druhů kořisti (hmyz, hlodavci) mají však často reprodukční schopnost mnohem vyšší než jim dovolují omezující faktory prostředí (potrava, prostor, choroby). Úbytek jedinců predací je pak snadno kompenzován rychlejším rozmnožováním.



Obr. 44 Závislé cykly početnosti zajíce měnivého (*Lepus americanus*), rysa kanadského (*Lynx canadensis*) a jeřábka červeného (*Bonasa umbellus*). Keith, 1983 (vysvětlení v textu)

## Role predace

Podobně jako některé další mezidruhové vztahy je predace nezastupitelným procesem umožňujícím fungování ekosystému. Sice vede k likvidaci části jedinců konzumovaného druhu, ale na celou populaci kořisti může mít pozitivní vliv. Tento vliv spočívá především v odstraňování nemocných, přestárých a méně vitálních jedinců a tím ve zvyšování životaschopnosti populace. Snižováním početnosti kořisti může predátor omezovat vnitrodruhovou i mezidruhovou konkurenci. Umožňuje koexistenci druhů s obdobnými ekologickými nároky, u nichž by jinak došlo ke vzájemnému konkurenčnímu vylučování. Predace se proto může stát také faktorem, který zvyšuje druhovou rozmanitost.

### 4.7.3 Herbivorie, mycetofágie a bakteriofágie

**Herbivorie** se projevuje v mnoha ohledech podobně jako predace, i když jde o interakci mezi živočichem a rostlinou. **Mycetofágie** představuje trofický vztah živočicha s houbou a **bakteriofágie** živočicha s bakterií. Přes některá specifika tyto vztahy nevykazují zásadní rozdíly oproti herbivorii. Jednotlivé druhy rostlin jsou

vůči konzumaci herbivory různě citlivé. Některým druhům poškozování a odnámání biomasy vůbec neublíží, jiné po opakované konzumaci odumírají. Proto se následkem intenzivní pastvy (která je navíc více či méně selektivní) mění druhové složení rostlinného společenstva a klesá druhová rozmanitost. Některé potravně specializované druhy hmyzu jsou schopny při přemnožení téměř zlikvidovat populaci hostitelské rostliny, což způsobí i následný pokles početnosti daného hmyzího druhu často až pod hranici zjistitelnosti. K opětovnému zvýšení populační hustoty fytofágního druhu dojde teprve po obnově populace rostliny, což může trvat dlouhá léta.

### Reakce rostliny na konzumaci

U rostlin vznikly jako ochrana proti herbivorii nejrůznější morfologické i fyziologické adaptace, např. žahavé a žláznaté trichomy, trny a přítomnost toxických nebo inhibičních látek v konzumovaných orgánech. Ochranné chemické látky v pletivech rostlin jsou buď přítomny trvale a mohou tak snadno vyvolávat vznik rezistencí u konzumentů, nebo jsou produkovány teprve při zvýšené konzumaci. Jejich působení může mít jak kvalitativní (alkaloidy, glykosidy, terpenoidy, saponiny, flavoniny, silice), tak kvantitativní charakter (celulóza, lignin, taniny). Tyto látky mohou být blízké hmyzím hormonům („fyto-gení hormonální působení“) a urychlují vývoj, vyvolávají vznik přespočetných životaneschopných larválních instarů, neplodnost, nástup diapausy apod. Někdy indukují v tělech konzumentů syntézu a uvolňování látek, které lákají další jedince k hostitelské rostlině. Chemické ochranné látky produkují častěji rostliny na nedostatečně výživných substrátech, tj. energii nevyužitou pro růst vkládají do tvorby těchto látek. Na substrátech bohatých na dusík investuje rostlina energii do rychlého růstu, kterým kompenzuje ztráty způsobené herbivory. U rostlin vystavených znečištění ovzduší bylo pozorováno intenzivnější napadení fytofágy. Exaktní vysvětlení této skutečnosti zatím nebylo předloženo, ale je pravděpodobné, že rostlina při zvýšené imisní zátěži má nižší produktivitu a vynakládá více energie na reparaci následků znečištění a energie na obranu proti napadení fytofágem jí nezbývá.

Populační výkyvy některých živočichů jsou způsobeny změnou kvality konzumované rostlinné potravy. Při zvýšené konzumaci totiž rostliny na jedné straně produkují zmíněné obranné látky, na druhé straně klesá jejich výživná hodnota vlivem nedostatku živin. Nekvalitní potrava vede ke snížení populační hustoty býložravce (druhotně způsobuje vyšší predaci jedinců ve špatné kondici) a k jejímu setrvání na nízkých hodnotách než v rostlině přestane působit informace o zvýšené konzumaci a než se obnoví živiny v půdě (obr. 34).

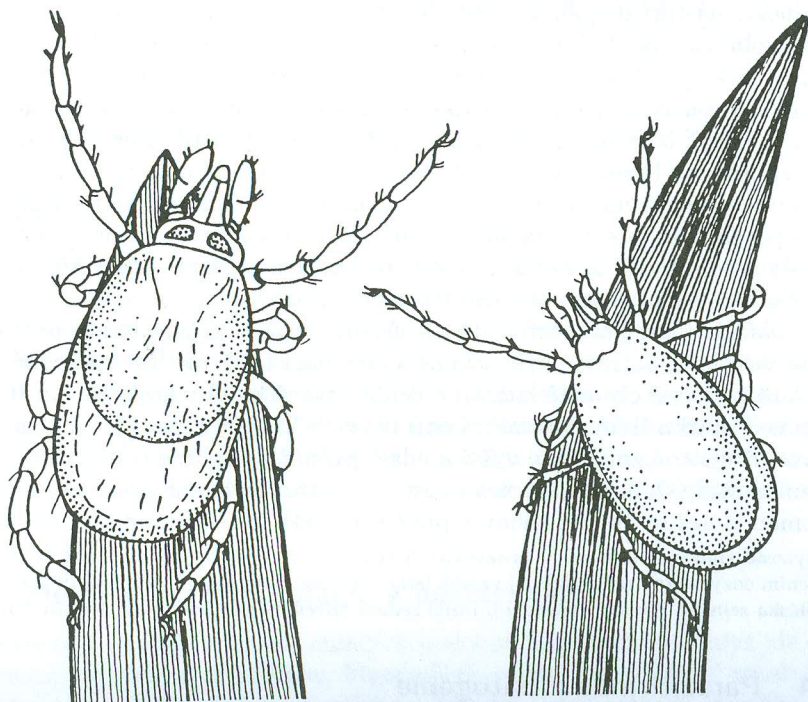
Glykosid sinigrin obsažený v brukvovitých rostlinách je jedovatý pro mnohé konzumenty. Působením enzymu myrosinázy z něj vzniká látka allyl-isothiocyanát, která funguje jako lákadlo pro běláška zelného (*Pieris brassicae*), mšičku zelnou (*Brevicoryne brassicae*) a další druhy.

### 4.7.4 Parazitismus a patogenie

Výrazu **parazitismus** se obvykle užívá při vztahu mezi dvěma populacemi živočichů, mezi živočichem a rostlinou, houbou a rostlinou, i mezi rostlinami nebo

mikroorganismy navzájem. **Patogenie** představuje tradičně vztah mezi mikroorganismy (viry, bakteriemi, houbami) a makroorganismy (rostlinami a živočichy). Parazit i patogen mohou být vnější i vnitřní a ti mohou být zase střevní a tkáňoví, mezibuněční a vnitrobuněční. Parazitismus může být příležitostný, nebo pravidelný, stálý, nebo dočasný, larvální, nebo imaginální apod. Patogen a obvykle i parazit jsou menší než hostitel. Na rozdíl od predátora a herbivora vytvářejí mnohé patogenní organismy i někteří parazité klidová stádia s dlouhodobým přežíváním bez potřeby hostitele. Ve vztazích fytofág–rostlina je mnohdy velmi těžké rozhodnout, zda jde o herbivorii nebo parazitismus, což však obvykle není důležité a tentýž vztah může být řazen příležitostně do obou kategorií. Rovněž mezi predátory a živočišnými parazity neexistuje ostrá hranice. Parazit i patogen jsou obecně specializovanější než predátoři a býložravci a vzniklé vztahy jsou vždy daleko komplikovanější a těsnější než u predace a herbivorie. Parazit i patogen sice hostitele různě poškozují, ale na rozdíl od predátora jej nezabíjejí na začátku infekce (invaze). Oproti predaci jde tedy na úrovni celé populace i každého jedince o **vztah dlouhodobý**.

Pravidelnými (obligátními) živočišnými parazity jsou klíště obecné (*Ixodes ricinus*, obr. 45), komár obtížný (*Culex molestus*), toxoplazma obecná (*Toxoplasma gondii*), rybmorka kapří (*Myxobolus cyprini*), tasemnice dlouhočlenná (*Taenia solium*), motolice jaterní (*Fasciola hepatica*), sametka rudá (*Trombidium holosericeum*), střeček hrtanový (*Cephenomyia stimulator*),



Obr. 45 Klíště obecné (*Ixodes ricinus*) je jako hematofágní parazit přenašečem původců řady nebezpečných onemocnění; vlevo samice, vpravo samec. Podle Pomeranceva, z Kratochvíla, 1973



Obr. 46 S parazitickým podbílkem šupinatým (*Lathraea squamaria*) se setkáme v lesích již brzy na jaře. Foto P. Kraus

hlístovka *Steinernema feltiae* a háďátko jahodníkové (*Aphelenchoides fragariae*). Klíště a komár jsou parazity dočasnými, toxoplazma, rybmorka, tasemnice a motolice jsou parazité stálí trvalí, sametka a střeček stálí larvální a hlístovka a háďátko stálí imaginální. Klíště, komár a sametka jsou ektoparazité, ostatní endoparazité, tasemnice je střevním, rybmorka mezibuněčným a toxoplazma vnitrobuněčným parazitem. K nejčastějším parazitům člověka patří škrkavka dětská (*Ascaris lumbricoides*), měchovec lidský (*Ancylostoma duodenale*), zimničky (*Plasmodium* spp.) způsobující malárii, ale také například vlasovec mizní (*Wuchereria bancrofti*) vyvolávající v tropech známou elephantiasis nebo krevní motolice (*Schistosoma* spp.), které jsou příčinou bilharziózy (močokrevnosti). Škrkavkami je napadeno asi 1,3 miliardy lidí, měchovci 900 milionů, malárii trpí kolem půl miliardy lidí, asi 250 milionů je postiženo elephantiázou a 200 milionů bilharziózou, která je ročně ve 250 tisících případech smrtelná.

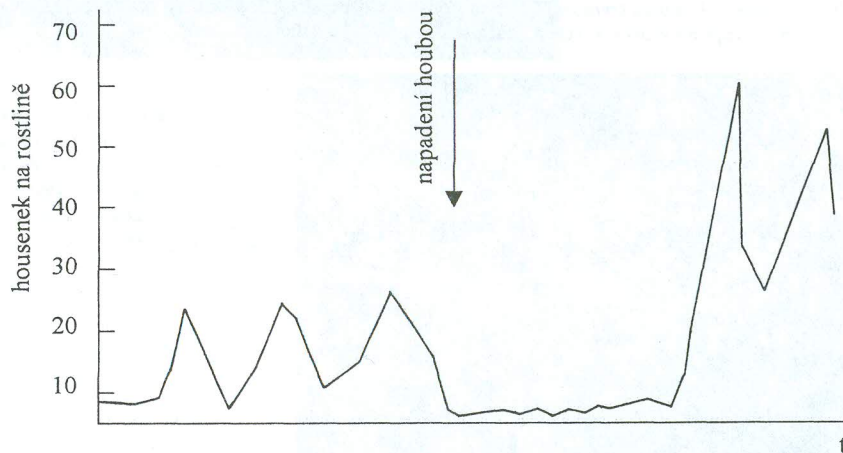
Mezi parazitickými druhy rostlin rozeznáváme úplné parazity a poloparazity. Prvními jsou například kokotice (*Cuscuta* spp.) napadající různé druhy rostlin, zejména hvězdnicovité, podbílky šupinatý (*Lathraea squamaria*, obr. 46), který cizopasí na četných dřevinách, a záraza větvevnatá (*Orbanche ramosa*) na vřkvovitých. Poloparazity jsou jmelí jehličnanové (*Viscum larum*, obr. 47), ochmet evropský (*Loranthus europaeus*) na dubu a mnohé krtičníkovité rostliny, např. černýš hajní (*Melampyrum pratense*).

Původcem akarinozy včely medonosné (*Apis mellifera*) je roztočik včel (*Acarapis woodi*), který cizopasí v prvním páru vzdušnic. Jde sice o nepříjemného parazita působícího různě velké ztráty, ale včelstvo je schopno jeho nákazu přečkat. Počátkem 80. let 20. století se do střední Evropy rozšířil další včelí cizopasník, roztoč Jacobsonův (*Varroa jacobsoni*). Tento druh pochází z Indie, střeoevropské včely se s jeho napadením nikdy neseťaly a nebyly na něj adaptovány. První léta invaze roztoče byla proto provázána obrovskou mortalitou včel, dodnes je velmi nebezpečným parazitem a jen velmi pozvolna a obtížně si včela „zvyká“ na jeho přítomnost.

Parazité vykazují nejruznější adaptace odpovídající jejich způsobu života. Například housenky minujících druhů motýlů jsou v důsledku endofágního způsobu života uvnitř listů, tj. v úzké chodbičce nebo ploché dutince mezi svrchní a spodní epidermis, zcela nepodobné ostatním housenkám. Mají ploché tělo, plochou trojúhelníkovitou prognátní hlavu a chybí jim končetiny. Obdobně jsou adaptovány larvy minujících brouků a dvoukřídlých, takže jsou si pak

## Výsledek vztahu

Míra postižení hostitele, případně jeho smrt již závisí na způsobu života parazita a patogena, jeho patogenitě, napadeném orgánu, intenzitě infekce apod. Existují však parazité a patogeny, kteří nezabíjejí hostitele nikdy, a naopak jiní, kteří jej zabíjejí téměř vždy. Tzv. **nekrotrofní parazité** dokončují svůj vývoj dokonce teprve na mrtvém hostiteli, na rozdíl od **parazitů biotrofních**, kteří vyžadují živého hostitele a při jeho smrti mohou být odsouzeni k zániku. Obecně bývají parazitismus a patogenie méně drastické než predace, ale v konkrétních případech se projevují velmi rozmanitě. Oboustranné ovlivňování zúčastněných populací vede ke vzniku nejrůznějších morfologických, fyziologických i etologických změn v ekologickém i evolučním měřítku a postupnému zmírňování negativních účinků. U starších vztahů bývá proto negativní ovlivňování hostitele obvykle menší. V některých případech vyvážených interakcí dochází jen k minimálnímu poškození a soužití je pak blízké komensalismu. Naopak u vztahů nově vzniklých je často ovlivňování výrazné a může být provázeno vysokou mortalitou hostitele a nápadnými výkyvy populační hustoty jedné nebo obou zúčastněných populací (obr. 52).



Obr. 52 Změny početnosti předivky polní (*Plutella xylostella*) po napadení houbou *Entomophthora sphaerosperma*; houba způsobí pokles početnosti předivky i úbytek jejich dosavadních antagonistů; proto po odeznění napadení početnost předivky na přechodnou dobu výrazně vzroste. Podle Tischlera, 1965

Populační hustota králíka divokého (*Oryctolagus cuniculus*) a její výkyvy jsou výrazně ovlivněny epidemiemi myxomatózy. Roční úlovky králíků se u nás v poválečném období pohybovaly kolem 150 tisíc kusů. Následkem onemocnění myxomatózou v první polovině 50. let klesly pod 20 tisíc kusů ročně. V následujících desetiletích odstřely opět rostly a v polovině 70. let dosahovaly téměř 100 tisíc kusů. Opětovné epidemie koncem 70. a v 80. letech vedly ještě k drastičtějším poklesu populačních hustot, které zůstávají více méně nezměněné do současnosti.

Kromě parazitismu z potravních důvodů se setkáváme i se vztahy podstatně komplikovanějšími, při kterých jedna populace různým způsobem využívá a zneužívá druhou. Mravenec otrokářský (*Polyergus rufescens*) si nedokáže vybudovat hnízdo ani se postarat o potomstvo. Jeho oplozená samička pronikne do hnízda jiného druhu, zahubí královnu a společenství ovládne. O larvy mravence otrokářského se starají dělnice podmaněného druhu. Jakmile těchto dělnic

ubývá, pořádají vojáci otrokáře loupeživé výpravy do cizích hnízd a přinášejí kukly, ze kterých se líhnou další dělnice. V hnízdech s 2–3 tisíci jedinců tohoto druhu může být až 10 000 otroků. Pačmelák cizopasný (*Psithyrus rupestris*) se velikostí i zbarvením značně podobá čmeláku skalnímu (*Bombus lapidarius*). Samička pačmeláka vnikne do hnízda čmeláka a do jeho buněk klade svá vajíčka. O vylíhnuté larvy pačmeláka se již do konce jejich vývoje starají dělnice čmeláka. Housenky zavíječe voskového (*Galleria mellonella*) je nutné také považovat za parazity, i když necizopasí přímo na včelách nebo jejich larvách, ale konzumují jejich plásty.

## 4.7.5 Komensalismus

Při **komensalismu** jedna populace využívá jinou bez jejího poškození. Nejčastěji jde o závislost potravní nebo prostorovou, případně se uplatňují obě současně. Jestliže však jeden živočich aktivně odnímá potravu získanou jiným druhem, např. některé druhy dravců mezi sebou, jde již o tzv. **potravní parazitismus**. Často se setkáme s jevem, kdy drobní živočichové vyhledávají blízkost velkého druhu z důvodu větší bezpečnosti. Tento vztah označujeme jako **parekie**. V hnízdech ptáků, norách savců nebo hnízdech sociálně žijícího hmyzu najdeme řadu jiných, vesměs drobných živočichů. Tento typ komensalismu nazýváme **synekie**. V případě **epiekie** se usídlují jedinci jednoho druhu na povrchu těla druhu jiného, u **entekie** dokonce uvnitř jeho těla. Při komensalismu jde tedy o jednostranný vztah, kdy jedna z populací zůstává více méně neovlivněna. Pro populaci komensála může jít jak o vztah zcela příležitostný a nezávazný, tak o vazbu naprosto nezbytnou. Tentýž vztah se za určitých okolností, v závislosti na intenzitě napadení hostitele, jeho kondici apod. může jevit jako komensalismus nebo jako parazitismus.

Nejnámějšími příklady komensálů jsou supi, hyeny a další mrchožraví živočichové využívající zbytků potravy velkých šelem, obdobně se někteří roztoci přizívají na potravě brouků a jiného hmyzu. Za **parekii** můžeme považovat například hnízdění drobných pěvců v těsné blízkosti nebo přímo v hnízdech velkých dravců (orlů), kteří je sami neloví, i hnízdění řady druhů ptáků v blízkosti člověka. **Synekie** je známa u mnoha druhů roztoců a brouků, kteří žijí v norách savců nebo v hnízdech sociálně žijícího hmyzu. Například drabčák *Dinarda dentata* žije v hnízdech mravenců rodu *Formica*, obdobně larvy zlatohlávka hladkého (*Potosia cuprea*) se vyvíjejí v kupovitých hnízdech mravence lesního (*Formica rufa*). V hnízdech sršně obecné (*Vespa crabro*) žije komensálně larva pestřenky sršňové (*Volucella zonaria*). **Epiekie** se vyskytuje u živočichů i rostlin. Příkladem **epiekie** u živočichů jsou opět zejména některé neparazitické druhy roztoců. U rostlin je tento vztah nazýván **epifytismus**. Našimi epifyty jsou například řasy, lišejníky a některé kapradiny. V tropech jsou epifyty početně zastoupeny druhy rostlin z čeledi broméliovitých a vstavačovitých. **Entekie** je častá u mikroorganismů a prvoků v trávicích soustavách živočichů, u člověka jsou jejími příklady měňavka ústní (*Entamoeba gingivalis*) a měňavka střevní (*Entamoeba coli*). Zvláštní formou komensalismu je využívání jedněch živočichů druhými k přenosu, tzv. **forézie**. Například klidové nymfální stádium roztoců skladokazů zvané hypopus vznikající v nepříznivých podmínkách má schopnost se přichytit na jiné živočichy (roztoc, hmyz) a jimi se nechat přenést do nového vhodnějšího prostředí.

## 4.7.6 Protokooperace a mutualismus

Nejrůznější případy oboustranně kladného ovlivňování dvou populací jsou velmi časté. Takové interakce zahrnují celou škálu rozmanitých vzájemných závislostí a působení a dochází k nim mezi všemi typy organismů. Může jít o zabezpečení přístupu nebo poskytnutí potravy, prostoru, vhodného prostředí, ochrany apod. Oboustranně pozitivní soužití může být přitom prospěšné pro populaci jako celek

i pro každého jedince, nebo pouze pro populaci, ale jedinci jsou masově likvidováni. Interakce se může realizovat občasným stykem jedinců i trvalým povrchoým nebo vnitřním soužitím. Jednodušší formou pozitivního ovlivňování je **protokooperace**. Je to vztah sice vzájemně prospěšný, ale naprosto nezávazný. Může jít například o sdružování jedinců různých druhů v souvislosti s jejich lepší ochranou před predátory díky různě vyvinutým smyslům každého z nich. V průběhu evoluce došlo u některých, zpočátku volných svazků, postupně ke vzniku jednostranné nebo oboustranné závislosti a bezpodmínečnosti vztahu. Pro označení tohoto typu interakce zde používáme jednoznačně vymezeného termínu **mutualismus**, místo známějšího, ale různě chápaného pojmu symbióza. Mutualismus může ovlivňovat v některých případech také rychlost růstu jedné nebo obou zúčastněných populací (zvýšení natality, ochrana před predátory apod.).

Známymi příklady protokooperace jsou vztah afrických kopytníků a ptáků klubáka habešského (*Buphagus erythrorhynchus*) a volavky rusohlavé (*Bubulcus ibis*) nebo některých druhů mořských sasank a raka pouštevnicka (*Eupagurus prideauxi*). Sasanka poskytuje ochranu, rak zajišťuje změnu místa a přísun potravy. Těsnější je již vztah ryb-čističů a jejich „zákazníků“. Zákazníci poskytují potravu a za to jsou zbaveni ektoparazitů.

Volnými, ale již nezbytnými případy mutualismu jsou vztahy mezi hmyzími opylovači a kvetoucími rostlinami provázené vznikem různých specializací a adaptací nebo vztahy mezi rostlinami a semenožravými živočichy, kteří současně fungují jako přenašeči jejich semen, např. drozd kvíčala (*Turdus viscivorus*) a jmelí (*Viscum spp.*).

Pozoruhodný mutualismus se vyvinul mezi mravenci a housenkami některých druhů modrásků (myrmekofilie). Například housenky modráska černoskvřnného (*Maculinea arion*) požírají na počátku svého vývoje mateřidoušku. Později začnou ze zvláštní medové žlázy vylučovat sladkou tekutinu, která láká mravence. Mravenci housenku po nalezení odnesou do mraveniště – a musí to být mravenci jen několika určitých druhů, např. *Myrmica scabrinodis* a *M. rubra* – kde o ni až do jara následujícího roku pečují. Tolerují i to, že se housenka po celou dobu živí jejich larvami. V mraveništi se dokonce zakuklí a modráska po jeho vylihnutí nechají mravenci bez problému odletět. Ze strany modráska jde tedy o vztah nutný, ze strany mravence fakultativní, přičemž výhody vzniklé tímto vztahem jsou pro mravence patrně větší než ztráty predací housenky na larvách (obr. 53). Podobně brouk kyjorožec *Claviger testaceus* produkuje sladké sekrety a žije v hnízdech mravenců rodu *Lasius*.

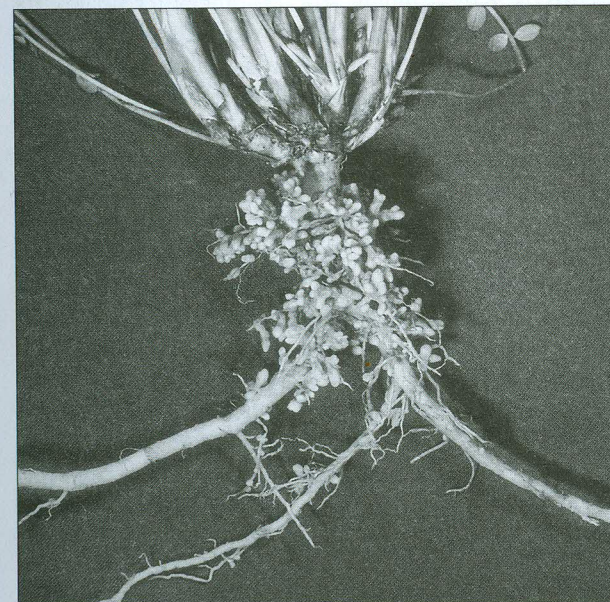
Všeobecně rozšířeným typem mutualismu je soužití mezi býložravci a mikroorganismy v jejich trávicích traktech. Toto soužití je známé například u přežvýkavců, vsekazů, švábů a brouků. Mikroorganismy, zejména bakterie, u některých druhů i bičíkovci, produkují enzymy celulózy a umožňují tak trávení celulózy. Živočiškové jim poskytují vhodné prostředí a připravují potravu. Bakterie se vyskytují většinou volně v trávicím traktu, ale také často uvnitř buněk prvoků (bachelorů). V bachoru se nachází  $10^9$ – $10^{11}$  bakterií a  $10^5$ – $10^6$  prvoků v  $\text{cm}^3$ . Tento vztah je sice pro existenci zúčastněných populací oboustranně prospěšný a nutný, ale populace mikroorganismu je masově konzumována. Mutualistické mikroorganismy se nacházejí i ve střevěch všežravců a masožravců, běžnou součástí střevní mikroflóry člověka je například bakterie *Escherichia coli*. V 1 g stolice bylo zjištěno až  $10^9$  jejich buněk.

K zajímavému soužití dochází mezi tropickými mravenci rodu *Atta* a některými druhy hub. Rovněž zde je hlavním důvodem svazku rozklad celulózy. Ten však v tomto případě probíhá mimo trávicí trakt ve vnějším prostředí na rozkousaných listech, na kterých si mravenci tyto houby pěstují. Rozvlékání hub, které později slouží jako potrava, bylo zjištěno také u některých druhů brouků. Například někteří kůrovci přenášejí houby nebo jejich výtrusy na svém povrchu těla nebo v trávicím traktu na další stromy. Tam se v jejich chodbičkách ve dřevě houby rozrůstají a slouží jako potrava další generaci larev brouků, ale hostitele ničí, např. houba *Ceratocystis ulmi* působící tzv. grafiózu jilmů přenášena bělokazy (*Scolytus spp.*).

Bakterie rodu *Rhizobium* schopné vázat vzdušný dusík žijí v hlízkách na kořenech bobovitých (obr. 54), obdobné hlízky na kořenech olší (*Alnus spp.*) vytvářejí aktinomycety rodu *Frankia*. Rostlina poskytuje bakteriím sacharidy a jejich množství určuje objem fixovaného dusíku.



Obr. 53 Housenka modráska černoskvřnného (*Maculinea arion*) se vyvíjí v hnízdech několika druhů mravenců (blíže v textu)



Obr. 54 Hlízkové bakterie rodu *Rhizobium* na kořeni vičence (*Onobrychis viciifolia*)

Mutualistický vztah mezi kořeny vyšších rostlin a houbou se nazývá **mykorhiza**. U **ektotrofní mykorhizy** obalují hyfy hub kořeny a pronikají jen do jejich kůry. Zvětšují aktivní povrch kořenů a tím usnadňují příjem vody a minerálních živin a uvolňují růstové látky. Rostlina poskytuje houbě jednoduché rozpustné glycidy (glukózu). Tento typ mykorhizy je znám u mnoha lesních dřevin, např. dub, buk, habr, smrk a borovice. Ze strany houby nemusí být nutný a u rostlin může být jeho absence někdy kompenzována nadbytkem živin. U **endotrofní mykorhizy** vnikají



hyfy hub až do kořenových buněk, odkud čerpají asimiláty. Samy jsou tráveny rostlinou, která z nich využívá dusíkaté látky a fosfor. Tato mykorhiza je ukázkou možné rovnováhy mezi pronikáním houby a obrannými silami rostliny. Při destabilizaci tohoto soužití může rostlina houbu zcela strávit, opačně se může stát houbou parazitem a rostlinu zahubit. Endotrofní mykorhiza se vyskytuje u vstavačovitých, některých trav, např. u smilky tuhé (*Nardus stricta*), a u řady dřevin (jasan, trnka, jalovec) a je patrně oboustranně nezbytná. Mykorhiza umožňuje rovněž propojení některých nezelených parazitických rostlin s jejich hostiteli.

#### 4.7.7 Konkurence

Konkurence (kompetice) nastává ve všech případech, kdy mají zúčastněné populace podobné nároky na určitý zdroj prostředí, který určuje horní mez početnosti jedinců. U živočichů to může být potrava, prostor, místa úkrytů a rozmnožování, u rostlin světlo, voda a minerální látky. Konkurence se realizuje přímým kontaktem jedinců (**konkurence interferenční**) nebo prostřednictvím nedostatkového zdroje (**konkurence exploatační**). Konkurence postihuje jen výjimečně obě populace stejně významně. Častěji se projevuje různě výrazná asymetrie vzájemného negativního ovlivňování vedoucí v extrémním případě až k amensalismu. Průběh konkurenčního vztahu závisí na počátečních hustotách obou populací, na rychlostech růstu, konkurenční síle (konkurenčním koeficientu  $\alpha$ ) každé z nich a na hodnotách nosných kapacit prostředí. Konkurenční síla, tj. omezující účinek na druhou populaci (např. 5 jedinců jedné populace má stejný omezující účinek jako 1 jedinec druhé populace, tzn. že druhá populace je konkurenčně 5× silnější) má rozhodující vliv na výsledek konkurence. Počáteční hustoty a rychlosti růstu určují dobu, za jakou bude výsledkem dosaženo i situace, které v průběhu této doby nastanou. V počáteční fázi konkurence může například převládat druh s rychlým rozmnožováním a rychle osídluje nový prostor, ale s malou konkurenční schopností. Teprve později je potlačován konkurenčně silnými druhy s pomalým ontogenetickým vývojem i růstem populace. To vše platí, pokud je omezující účinek na jedince druhé populace větší než na ostatní jedince téhož druhu, tj. pokud je mezidruhová konkurence větší než vnitrodruhová. Pak je konkurenční koeficient  $\alpha_{12} > 1$  (jedinci druhu 2 působí na jedince druhu 1 silněji než jedinci druhu 1 mezi sebou). V opačném případě, je-li mezidruhová konkurence menší než vnitrodruhová, omezují jednotlivé druhy samy sebe více než ostatní druhy a obě populace obvykle koexistují ( $\alpha_{12} < 1$ ). Pokud tedy koeficient  $\alpha_{12}$  vyjadřuje konkurenční vliv populace 2 na populaci 1 a hodnoty nosných kapacit zúčastněných populací označíme  $K_1$  a  $K_2$ , mohou nastat v modelových situacích čtyři možné výsledky konkurence:

$$\alpha_{12} < K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} > K_2/K_1, \quad \text{nebo}$$

$$\alpha_{12} > K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} < K_2/K_1,$$

tj. buď druh 2 působí na druh 1 méně intenzivně než jedinci druhu 1 mezi sebou a druh 1 ovlivňuje druh 2 více než jedinci druhu 2 sebe navzájem, nebo je situace opačná. V tomto případě dojde pravděpodobně k trvalému vyloučení jednoho

z druhů. Za předpokladu, že

$$\alpha_{12} > K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} > K_2/K_1,$$

tj. oba druhy konkurují více jedincům druhé populace než vlastním jedincům, bude výsledkem konkurence obvykle vyloučení jednoho druhu v závislosti na jejich konkurenčních koeficientech, příp. na počátečních hustotách a specifických rychlostech růstu. Pokud bude

$$\alpha_{12} < K_1/K_2 \quad \text{a} \quad \alpha_{21} < K_2/K_1,$$

mají oba druhy menší konkurenční vliv na druhou populaci než samy na sebe a lze předpokládat možnost koexistence obou populací. V reálných prostředích působí na obě populace celý komplex nejrůznějších abiotických i biotických faktorů a výsledky jejich konkurenčních vztahů se mohou od modelové situace výrazně lišit.

#### Rozrůznění ekologických nik

Rozhodující pro koexistenci dvou nebo více konkurentů je možnost vymezení dostačujících realizovaných nik. Čím jsou si ekologické niky dvou druhů bližší (existence naprosto shodných nik je nepravděpodobná), tj. roste míra společného využívání určitého zdroje (zdrojů), tím více se konkurenčně ovlivňují. Pokud není možné omezení základní niky a „ustoupení“ druhů do oddělených realizovaných nik, konkurenčně silnější druh časem vytěsni druh slabší. Výjimka může nastat za situace, kdy faktory nezávislé na hustotě udržují trvale početnost obou druhů hluboko pod hodnotou nosné kapacity prostředí a ke konkurenci tak nedochází. Diferenciace realizovaných nik může být např. časová, prostorová nebo je dána rozdílností požadovaných podmínek.

Míru překrývání nik ( $NO$ ) dvou druhů  $x$  a  $y$  lze vypočítat ze vztahu:

$$NO_{xy} = 1 - \frac{1}{2} \sum (p_{ix} - p_{iy}),$$

kde  $p_i$  představuje podíl jedinců druhu na určitém biotopu z celkového počtu jedinců daného druhu. Například v lese bylo odchyceno 60, na křovinatém okraji 30 a na louce 10 jedinců druhu  $x$ . Hodnoty  $p_{ix}$  pro tyto biotopy budou 0,6; 0,3 a 0,1.

#### Vliv proměnlivého prostředí

V proměnlivém prostředí v prostoru a čase se může měnit i konkurenční síla, a tím převaha jednoho nebo druhého druhu (každý druh má optimum za jiných podmínek) a dlouhodobě pak mohou koexistovat (viz Parkův pokus s potměníky). K vymezení (zúžení) nik nemusí dojít jen následkem aktuální konkurence (což lze doložit studiem druhu v prostředí bez možných konkurentů), ale může jít již o záležitost společné evoluční historie obou druhů (evoluční potlačení konkurence), nebo také výsledek nezávislé evoluce.