4 Populace

4.1 Vymezení, charakteristika a funkce populace

Populace je soubor jedinců téhož druhu na určitém území, mezi nimiž je obvykle možná trvalá výměna genetických informací. Každá populace je dokonale přizpůsobena obývanému prostředí, které může být příčinou vzniku nejrůznějších adaptací. Proto má každá populace svůj specifický **genofond**, tj. soubor genetických vloh všech jejích příslušníků. Kromě specifických selekčních tlaků má na utváření a zachování genofondu populace vliv její velikost, mutabilita, migralita jedinců (**tok genů**), příp. genetický drift (únik genů). Do populace přicházejí jedinci z jiných, různě vzdálených populací a přinášejí nové genetické vlohy, obdobně ji jiní jedinci opouštějí a při malé početnosti může populace některé vlohy ztratit. Čím jsou podmínky prostředí populace nebo souboru populací odlišnější od ostatních a čím je populace izolovanější, tím bude její genofond vyhraněnější, což může být předpokladem vzniku poddruhu nebo samostatného nového druhu. Větší populace v dlouhodobě heterogenním prostředí s rozmanitějšími selekčními tlaky bude geneticky pestřejší než populace malá žijící v homogenním prostředí. V této souvislosti se hovoří o genetické struktuře populace. Populace tedy není jen základní ekologickou jednotkou, ale i rozhodující úrovní, na které se realizuje evoluční proces.

Populace se vyznačuje velikostí, rozmístěním jedinců v prostoru, vnitřní strukturou, rychlostí rozmnožování, přežíváním potomstva, kolísáním početnosti a dalšími vlastnostmi. Jedinci populací **unitárních organismů** (většina živočichů) mají více méně shodnou morfologii a liší se jen velikostí, příp. morfologií vývojového stádia. Jejich velikost, věk a fáze ontogeneze jsou ve vzájemné korelaci. **Organismy modulární** (rostliny, houby) mají morfologii jedinců značně proměnlivou podle podmínek prostředí a jejich populace jsou často značně různorodé. Velikost jedinců, jejich stáří a stádium ontogeneze nemusí být v těsnějším vztahu.

Populace může za určitých okolností vzniknout nepohlavní cestou z jediného mateřského jedince. Takový soubor se nazývá **geneta (klon)** a jeho příslušníci pak mají shodný genotyp. Soubory jedinců, kteří po nepohlavním rozmnožování zůstávají trvale spojeni, někdy s částečně propojenou látkovou výměnou, se nazývají u živočichů **kormusy**, u rostlin **polykormony**. U organismů, kteří se rozmnožují dlouhodobě nepohlavně (vegetativně) nebo partenogeneticky, je výměna genetických informací mezi jedinci značně omezena až v extrémním případě znemožněna a každý jedinec je součástí samostatné linie, ve které jsou předávány genetické informace pouze vertikálně na potomstvo.

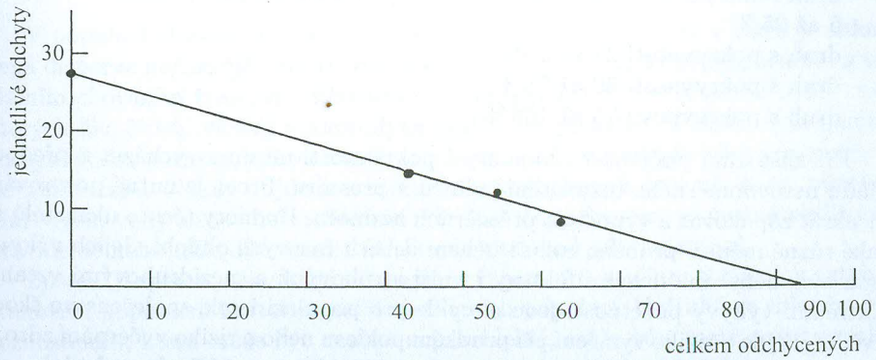
V živočišné říši vytvářejí kormusy například koráli, ke vzniku rozsáhlých polykormonů dochází u osiky (*Populus tremula*), trnky (*Prunus spinosa*), pryšce lesklého (*Euphorbia lucida*) aj.

4.2 Velikost populace a její určování

Ukazateli kvantitativního zastoupení populace v prostředí, tj. její velikosti jsou **abundance (početnost)**, **biomasa**, případně **pokryvnost**. Celkový počet jedinců

(**absolutní abundance**) se zjišťuje spíše ve výjimečných případech. Je to možné například u velkých bylin a dřevin, u velkých savců nebo v hnízdních koloniích ptáků, kde lze jedince snadno pozorovat a počítat nebo odlovit. Častěji určujeme **abundanci relativní**, tj. počet odchycených nebo pozorovaných jedinců určitou metodou. Hodnoty relativní abundance jsou srovnatelné s výsledky získanými shodnou metodikou při jiných výzkumech, ale většinou z nich nelze odvodit absolutní početnost populace. Pokud je možné abundanci vyjádřit ve vztahu k určité ploše nebo prostoru (m^2, m^3, ha), hovoříme většinou o **hustotě (denzitě)** populace. Studujeme-li abundanci více druhů v rámci téhož biotopu, je vhodné všechny získané výsledky vztáhnout k téže jednotce, např. na m^2. Zjišťujeme-li populační hustotu na rozsáhlém heterogenním území, kde jen některé biotopy vyhovují ekologickým nárokům sledovaného druhu, hovoříme o **hrubé populační hustotě**. Přepočítáme-li abundanci pouze na rozlohu skutečně obývaných ploch, jde o **ekologickou populační hustotu**. Studium početnosti populací má značný význam zejména u vymírajících druhů, u populací využívaných člověkem a u druhů, které při zvýšených hustotách působí škody.

Na zjišťování konkrétních hodnot početnosti populace existuje celá řada metod, které je možné u různých organismů různě aplikovat. Nejjednodušší je prosté sčítání jedinců na celém sledovaném území nebo vymezené ploše. Pokud není možné sečtení všech jedinců, využívá se například počítání jedinců v síti čtverců, na transektech nebo odchyt do linie pastí a výsledek se buď podle určitých indexů přepočítá na velikost studované plochy, nebo se uvádí jako relativní hodnota abundance. Další možností je vícekrát opakovaný odchyt značkovaných jedinců. Na základě poměru mezi znovu odchycenými označenými a neoznačenými jedinci lze podle existujících matematických vztahů spočítat velikost studované populace. Jednoduchá je rovněž metoda opakovaného počítání jedinců na stálých plochách nebo metoda odběru vzorků. Ta je použitelná u méně početných populací živočichů, kdy lze v následujících odchytech očekávat snižující se počet jedinců. Jestliže si získané hodnoty vyneseme do grafu, kde na osu y vynášíme velikosti jednotlivých úlovků a na osu x celkový počet odchycených jedinců, a proložíme jimi přímku, její průsečík s osou x pak určuje přibližně celkový počet jedinců na studované ploše (obr. 26).



Obr. 26 Stanovení hustoty populace metodou opakovaného odchytu (vysvětlení v textu)

Uvedená metoda je samozřejmě přijatelná u druhů, jejichž jedince po zjištění početnosti opět vypustíme (obratlovci), nebo je prováděna na malých ploškách, které jsou zakrátko znovu osídleny z okolí a počet odchycených jedinců je zanedbatelný (hmyz). Relativní početnost zjišťujeme z různých ukazatelů, např. počítáním letících jedinců za 1 h, pozorováním jedinců po 1 km chůze, počet jedinců ulovených na 100 pastí nebo odchytem jedinců pomocí nejrůznějších typů lapačů

(potravní, světelné, feromonové). K orientačnímu posouzení početnosti často poslouží i kvalifikovaný odhad vyjádřený absolutními počty nebo relativní stupnicí, např. 1 – druh zcela ojedinělý, 2 – vzácný, 3 – nehojný, 4 – hojný, 5 – velmi hojný.

Obdobně postupujeme při zjišťování velikosti biomasy. Pod pojmem **celková biomasa populace** chápeme hmotu všech jedinců populace v určitém okamžiku. Obvykle jsou do ní zahrnovány i neživé a odumřelé části těl (dřevo, suché větve na stromě). Biomasu rostlin často dělíme na nadzemní a podzemní. Velikost biomasy vyjadřujeme nejčastěji hmotností živých jedinců nebo sušiny, podle potřeby také například hmotností uhlíku nebo množstvím vázané energie. Biomasu je možno opět uvádět v absolutních hodnotách celé populace, účelnější a využitelnější jsou však údaje přepočítané na jednotku plochy nebo objemu.

Odum (1977) uvádí pro přirozená stanoviště následující hodnoty biomasy živočichů ($kg \cdot ha^{-1}$): rys 0,002–0,015; liška 0,015–0,07; medvěd 0,15–1,0; veverka 1,0–4,0; hraboš 0,6–12 (hraboš polní při přemnožení 60 kg i více) atd. Naproti tomu biomasa buků ve stoleté bučině přesahuje 300 $t \cdot ha^{-1}$.

Pokryvnost představuje plochu, zakrytou nadzemními částmi jedinců populace při kolmém pohledu shora. Je závislá na hustotě populace i na velikosti jedinců a jejich nadzemních částí. Pokryvnost se stanovuje orientačním odhadem, odhadem pomocí sítí se čtvercovými oky nebo přesnější kvantitativní metodou sítě bodů. Vyjadřuje se v procentech pokusné plochy nebo pomocí některé ze stupnic pokryvnosti. Často používaná je Braun-Blanquetova sedmičlenná kombinovaná stupnice početnosti a pokryvnosti:

r – druh velmi vzácný s velmi malou pokryvností (jeden nebo několik málo jedinců)
\+ – druh vzácný, s malou pokryvností
1 – druh početný, s malou pokryvností, nebo méně početný s větší pokryvností (pokryvnost vždy menší než 5 %)
2 – druh velmi početný, nebo při menším počtu jedinců s pokryvností 5 až 25 %
3 – druh s pokryvností 25 až 50 %
4 – druh s pokryvností 50 až 75 %
5 – druh s pokryvností 75 až 100 %

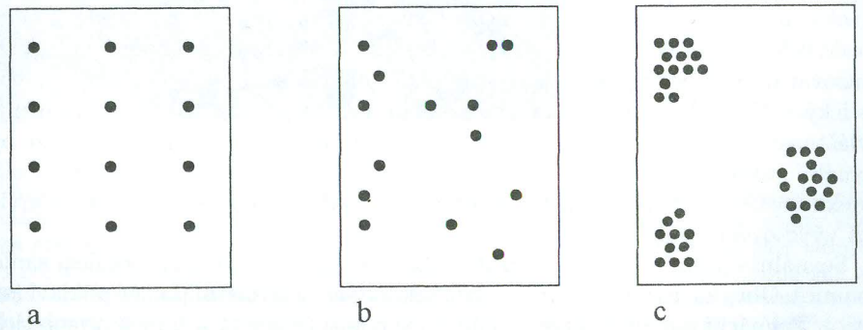
Při zjišťování početnosti, biomasy i pokryvnosti musíme vycházet z předpokladu nerovnoměrného rozmístění jedinců v prostoru. Proto je nutné pozorování vícekrát zopakovat a vypočítat průměrnou hodnotu. Hodnoty těchto ukazatelů se také různě mění v průběhu roku i během delších časových období. Jejich výkyvy jsou ovlivněny abiotickými faktory i vnitrodruhovými a mezidruhovými vztahy. Extrémní výkyvy početnosti jsou obvykle pro populaci i celé společenstvo škodlivé, ať již jde o riziko vymření při prudkém poklesu nebo o riziko vyčerpání zdrojů a narušení koloběhů látek při vzestupu populační hustoty (**Alleeho princip**).

U obratlovců je na základě poznatků evoluční genetiky pro zdárný vývoj populace nezbytné minimálně 500 aktuálně se rozmnožujících jedinců (včetně mláďat a dalších jedinců, kteří se na rozmnožování nepodílejí, musí být populace podstatně větší). Existuje však řada případů, kdy pouze několik jedinců dalo vznik životaschopné populaci. Například východiskem expanze ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus*) ve střední Evropě bylo 5 (!) jedinců vysazených u Dobříše v roce 1905. Do roku 1918 ondatra osídlila téměř celé Čechy a dnes obývá značnou část Evropy i mírné Asie (zde již často s podporou dalších introdukcí).

4.3 Struktura populace

4.3.1 Prostorová struktura – disperze jedinců

Pod pojmem **disperze** chápeme prostorové rozmístění jedinců populace. Disperze je určována jak charakterem obývaného prostředí, tak vlastnostmi samotných jedinců populace. Může být pravidelná, náhodná nebo shloučená (obr. 27). S **pravidelnou disperzí** se setkáme nejméně často. Dochází k ní zpravidla tam, kde existuje silná konkurence o některý zdroj (světlo, voda), u teritoriálně žijících živočichů nebo může být nastolena uměle. **Náhodná disperze** se vyskytuje u živočichů bez sociálních vazeb často ve velmi stejnorodém prostředí, kde nedochází ke konkurenci nebo u jednotlivě žijících parazitů a predátorů s nízkou populační hustotou. Setkáme se s ní také v iniciálních stádiích rostlinných společenstev na nově vytvořených ekotopech. V přirozených složitějších společenstvech je vzácná.



Obr. 27 Disperze (rozmístění) jedinců populace; a – pravidelná, b – náhodná, c – shloučená

V populaci obvykle dochází k různému seskupování jedinců, a tudíž je **shloučená disperze** nejčastější. Shlukování nastává v souvislosti s rozmnožováním a sociálním chováním živočichů, následkem vegetativního rozmnožování rostlin i některých živočichů, vlivem různorodých podmínek prostředí a různé dostupnosti zdrojů (voda, potrava, výživa rostlin) i jako následek mezidruhových a vnitrodruhových vztahů. Někdy dojde ke vzniku seskupení jedinců pasivně, např. působením větru, vody nebo jiného činitele. Při shloučené disperzi je možné rozlišovat pravidelné nebo náhodné rozmístění skupin podobně jako u jedinců.

Zjištění disperze jedinců má mimo jiné význam pro studium sociálních vztahů, stanovení populační hustoty a stáří rostlinných populací. U druhů se shloučeným rozmístěním, které může být značně nepravidelné, může vést malý počet vzorků a nedostatečná velikost studijní plochy ke zcela zkresleným závěrům.

Příkladem rovnoměrné disperze mohou být starší lesní monokultury, kde jsou stromy vlivem konkurence o světlo rovnoměrně rozestoupeny, obdobně jako rostliny kukuřičného nebo pšeničného pole. U zemědělských plodin i kulturních porostů dřevin je obvykle počáteční rovnoměrná disperze navozena člověkem. Rovněž pouštní rostliny jsou v důsledku konkurence o vláhu obvykle pravidelně rozptýleny. K více méně pravidelné disperzi může dojít i u teritoriálně a samotářsky žijících druhů. Jedinci těchto druhů si pomocí pachových, zvukových nebo optických signálů vymezují v závislosti na míře homogenity území více méně stejně rozsáhlá teritoria. Náhodně jsou

rozmístěny například larvy potemníka skladištního (*Tribolium confusum*) v mouce, housenky mola šatního (*Tineola bisselliella*) v šatníku nebo četné druhy pavouků. Výsledkem shloučené disperze jsou rodiny (např. skupina mšic na několika sousedních klasech obilí), hnízdní kolonie, stáda kopytníků, hnízda sociálně žijícího hmyzu a jiné typy societ. U některých druhů mají zásadní význam při shlukování a udržování skupin agregační feromony. Rozmístění jedinců se může v různě dlouhých obdobích měnit. Například uměle nastolená pravidelná disperze kulturních bylin a dřevin přechází bez lidských zásahů v disperzi shloučenou nebo náhodnou, naopak náhodná disperze se vlivem konkurence s vývojem populace může měnit v pravidelnou.

4.3.2 Zastoupení pohlaví

Zastoupení pohlaví (sexuální složení) populace může být více méně stálé nebo dochází k jeho pravidelným nebo nepravidelným změnám. Pro další růst a rozvoj populace je zpravidla rozhodující zastoupení samic, označované jako **sexuální index**. Vyjadřujeme jej číslem od 0 do 1 nebo v procentech a je podílem počtu samic k celkovému počtu jedinců. Populace v rozvoji má zpravidla sexuální index vysoký, naopak vymírající populace nízký. Existují však druhy, které vykazují trvale velmi nízký nebo naopak vysoký sexuální index, aniž bychom mohli cokoli usuzovat o prosperitě populace. Zastoupení pohlaví se běžně zjišťuje u gonochoristických živočichů, u rostlin je jeho studium možné pouze u dvoudomých druhů. Zvláštností jsou druhy s partenogenetickým rozmnožováním, u kterých může být sexuální index dlouhodobě značně vysoký. Výrazné krátkodobé změny sexuálního indexu nastávají naopak u druhů s heterogonií, kde se samci objevují jen v určité fázi vývojového cyklu.

Sexuální složení můžeme vyjádřit i prostým poměrem pohlaví (podílem samců a samic). Obvykle rozlišujeme primární, sekundární a terciární poměr pohlaví (sex ratio). **Primární poměr pohlaví** je dán po splynutí pohlavních buněk a teoreticky by měl být 1 : 1. Vlivem různé úmrtnosti gamet nebo oplozením jen části vajíček (někteří blanokřídlí) už na této úrovni dochází k odchylkám. **Sekundární poměr pohlaví** stanovujeme při narození nebo vylíhnutí jedince a **terciární** v dospělosti. Terciární poměr pohlaví může být značně pozměněn různou mortalitou pohlaví, různou délkou jejich života a při jeho zjišťování může dojít k chybám způsobeným například rozdílnou aktivitou samců a samic. Samci jsou obvykle pohyblivější, nápadnější, a tudíž zdánlivě hojnější (tab. 2).

Tab. 2 Sexuální index některých druhů živočichů (podle Schuberta, 1986)

hřebenule borová (*Diprion pini*)	0,77
bažant obecný (*Phasianus colchicus*)	0,72
srnec obecný (*Capreolus capreolus*)	0,62
chroust obecný (*Melolontha melolontha*)	0,50
králík divoký (*Oryctolagus cuniculus*)	asi 0,50
krtek obecný (*Talpa europaea*)	0,44
liška obecná (*Vulpes vulpes*)	0,40
tmavoskvrnáč borový (*Bupalus piniarius*)	0,37

Obr. 28 Kobylka rodu sága může být delší než 10 cm

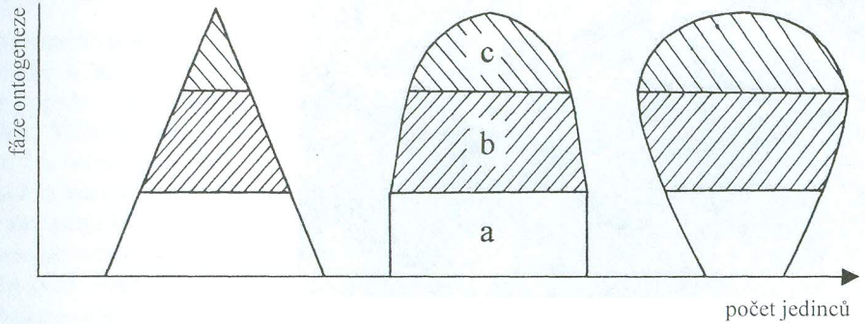
Dlouhodobé partenogenetické rozmnožování s absencí samců je známo u některých druhů rovnokřídlých, strašilek, motýlů a brouků. Například výskyt samce naší největší kobylky ságy (*Saga pedo*, obr. 28) není na našem území spolehlivě prokázán, rovněž motýl vakonoš hlemýždový (*Apterona helicoidella*) je od nás znám pouze v samičím pohlaví. Mšice se rozmnožují po většinu vegetačního období partenogeneticky diploidními vajíčky (bez redukčního dělení) a v populaci scházejí samci. Teprve koncem sezóny se objevuje generace samců i samiček. Vajíčka této generace jsou oplozena, přezimují a na jaře se z nich líhnou opět pouze samičky.

4.3.3 Věková a velikostní struktura

Složení populace z hlediska stavu ontogeneze a velikosti jedinců je důležitým ukazatelem jejího dalšího rozvoje. U unitárních organismů rozlišujeme obvykle tři věkové kategorie (třídy) – **jedince juvenilní (prereproduktivní)**, **adultní (reproduktivní)** a **postreproduktivní**. Skupina jedinců stejného stáří v populaci se nazývá **kohorta**. Rozvíjející se populace zpravidla obsahuje velký podíl mladých jedinců, zanikající populace má naopak vysoké zastoupení jedinců starých. Věkovou strukturu však také ovlivňuje celková délka života, délka juvenilního i reprodukčního období a specifická úmrtnost v jednotlivých fázích vývoje. U druhů s dlouhým obdobím dospělosti a krátkým vývojem může populace obsahovat převahu dospělých jedinců a přitom být v rozvoji. Naopak u mnohých bezobratlých je juvenilní období mnohonásobně delší než fáze dospělosti a nedospělí jedinci v populaci výrazně převažují. U modulárních organismů je výhodnější stanovit strukturu ontogenetickou, velikostní nebo hmotnostní.

Ontogenetická struktura bývá složitější u víceletých druhů, které se opakovaně rozmnožují. Takové druhy nazýváme u rostlin **polykarpické** a u živočichů **polycyklické**. Naopak druhy, které se rozmnožují jedenkrát za život mívají strukturu

populace jednodušší. Jsou označovány jako druhy **monokarpické** (**monocyklické**). Jestliže je vývojový cyklus posledně jmenovaných druhů sladěn s ročními obdobími, nemůžeme věkovou, ontogenetickou a dokonce ani velikostní strukturu často vůbec stanovit, protože jejich populace je v určitém čase vždy tvořena stejnocennými jedinci (tentýž věk, stádium, velikost). Složení populace lze přehledně znázornit pomocí tzv. věkových, velikostních nebo hmotnostních pyramid (obr. 29). Při poznání způsobu vývoje určitého druhu lze strukturu jeho populace modelovat a předpovídat.



Obr. 29 Věkové pyramidy mohou být názorným ukazatelem stavu populace; a – fáze juvenilní, b – reproduktivní, c – postreproduktivní

Dlouhé období dospělosti a reprodukční aktivity mají zejména některé velké druhy savců, ptáků (vrubozobí, sovy, dravci), plazů a ryb, z rostlin mnohé dřeviny. Struktura populací těchto druhů bývá dlouhodobě stabilní. Mnozí bezobratlí se vyznačují značně dlouhým juvenilním obdobím provázeným vysokou mortalitou. Extrémními příklady jsou jepice, jejichž larvy se vyvíjejí ve vodním prostředí i několik let a dospělec žije v krajním případě jen několik hodin, nebo známá severoamerická cikáda sedmnáctiletá (*Tibicen septemdecim*), jejíž larva potřebuje k vývoji v půdě průměrně 17 let, zatímco imágo saje na kůře stromů jen několik týdnů. V délce vývoje těchto i dalších druhů (chrousti, roháč) dochází jen k malým odchylkám a paralelně se vyvíjející kohorty se tak vzájemně jen omezeně mísí a mohou být různě početné („chroustí roky"). I mezi obratlovci najdeme monocyklické druhy. Larvální vývoj mihulí trvá 3–6 let a neparazitické druhy krátce po dosažení dospělosti a jediném tření hynou. Úhoř říční (*Anguilla anguilla*) se vyvíjí dokonce 8–11 let (samec) nebo 10–15 let (samice) před tím, než podnikne dlouhý tah (asi 7 000 km) do Sargasového moře k jedinému tření, po kterém hyne.

4.3.4 Sociální struktura

O sociální struktuře populace lze hovořit pouze u populací živočichů. Jejich příslušníci žijí buď samostatně, nebo se sdružují do nejrůznějších seskupení, tzv. **societ**. Existence societ má obvykle pozitivní význam pro přežití samotných jedinců i celé populace. Society umožňují lepší výměnu informací, efektivnější využití potravních zdrojů, dokonalejší ochranu, dělbu činností, budování složitých staveb apod. Sdružování jedinců souvisí s rozmnožováním (pár, rodina, sourozenecká skupina, příbuzenský svazek, hnízdní kolonie, hnízda sociálně žijícího hmyzu), získáváním potravy (lovné smečky), migracemi (tažné skupiny, hejna), nocováním

nebo přezimováním (klidové skupiny). Rozlišujeme society anonymní a neanonymní, otevřené a uzavřené.

Nejvolnější a nejjednodušší jsou otevřené anonymní society, např. tažná hejna ptáků, hejna ryb. Jejich příslušníci se vzájemně nerozlišují, nebrání vstupu cizího jedince a society nejsou vnitřně rozrůzněné. Otevřené neanonymní society jsou známy u některých kopytníků nebo koloniálně hnízdících velkých ptáků (volavky). Jedinci society se rozpoznávají, ale neprojevují antagonistické chování vůči novým příchozím. Uzavřené anonymní society sociálně žijícího hmyzu (čmeláci, vosy, včely, mravenci, všekazi) a některých hlodavců jsou udržovány prostřednictvím feromonů a zahrnují morfologicky a funkčně rozrůzněné jedince (kasty), kteří se nezúčastní rozmnožování. Nejsložitější uspořádání mají uzavřené neanonymní society savců. Jejich členové se dobře znají a rozpoznávají se. Jsou to například smečky vlků, lvů, stáda slonů, tlupy opic. Tyto society se vyznačují složitou hierarchickou strukturou, projevy nadřízenosti a podřízenosti, složitou komunikací, vzájemnou péčí a pomocí.

4.4 Vztahy uvnitř populace

Mezi jedinci populace dochází k nejrůznějším interakcím, které mohou být podle okolností spíše pozitivní nebo naopak negativní. Tyto vztahy jsou ovlivněny pohyblivostí jedinců, jejich rozmístěním v prostoru, populační hustotou, potravními a jinými zdroji. Obvykle při populační hustotě pohybující se kolem optima převládají pozitivní interakce, při poklesu nebo nárůstu početnosti do extrémních hodnot přibývá vztahů negativních. U živočichů, kteří jsou v porovnání s rostlinami a dalšími organismy většinou pohyblivi s různě složitými projevy chování, jsou vztahy uvnitř populace složitější a mnohostrannější. Některými aspekty této problematiky se podrobně zabývá nauka o chování živočichů – etologie.

Vzájemné vztahy mezi jedinci populace jsou podmíněny možností komunikace a předáváním informací. **Signály** mohou být **chemické, optické, akustické** nebo jsou předávány **přímým kontaktem jedinců**. Často druhově specifické chemické látky produkované živočichy přenášející určitou informaci nazýváme **feromony**. Slouží k lákání sexuálního partnera, zprostředkovávají různé způsoby chování, používají se ke značkování teritoria, k signalizaci nebezpečí, k regulaci jedinců v hmyzích společenstvích a k sociálnímu rozpoznání. Feromony jsou přenášeny vzduchem, vodou nebo jsou umísťovány na různé předměty v prostředí. Nejlépe poznány jsou sexuální feromony. Umožňují nalezení sexuálního partnera a často navozují i sexuální chování. Agregační feromony slouží ke shlukování jedinců u zdrojů potravy a ke kladení vajíček (např. u kůrovců a švábů). S nejrozvinutějším systémem chemické (pachové) signalizace se však setkáme u savců. Chemické látky zde vyznačují sociální postavení, regulují epigamní chování a páření, zprostředkovávají komunikaci mezi matkou a mláďaty.

Optická komunikace je častá zejména u ptáků a savců, ale setkáme se s ní i u hmyzu. Představuje nejrůznější pohyby, postoje a natáčení části těla. U ptáků to může být čepýření peří, pohyby hlavy, rozprostírání křídel nebo ocasu, způsob letu nebo chůze. **Akustická signalizace** je známa u hmyzu (stridulace), obojživelníků (skřehotání), některých plazů a zejména u ptáků a savců. Obzvlášť velký rozsah akustických signálů mají psovití a primáti.

4.5 Dynamika populace

Pod pojmem **populační dynamika** chápeme výkyvy populační hustoty, tzn. její narůstání, různé rychlosti růstu, pokles početnosti i vymírání populace. Rozhodujícími faktory, které určují další vývoj početnosti populace i rychlost jejího růstu jsou **natalita** a **mortalita**, příp. **migralita jedinců**. Velikost populace po určité době (N_{t+1}) můžeme zjednodušeně vyjádřit rovnicí:

$$N_{t+1} = N_t + Na - Mo + Im - Em,$$

kde N_t je výchozí početnost populace, Na natalita, Mo mortalita, Im imigrace a Em emigrace.

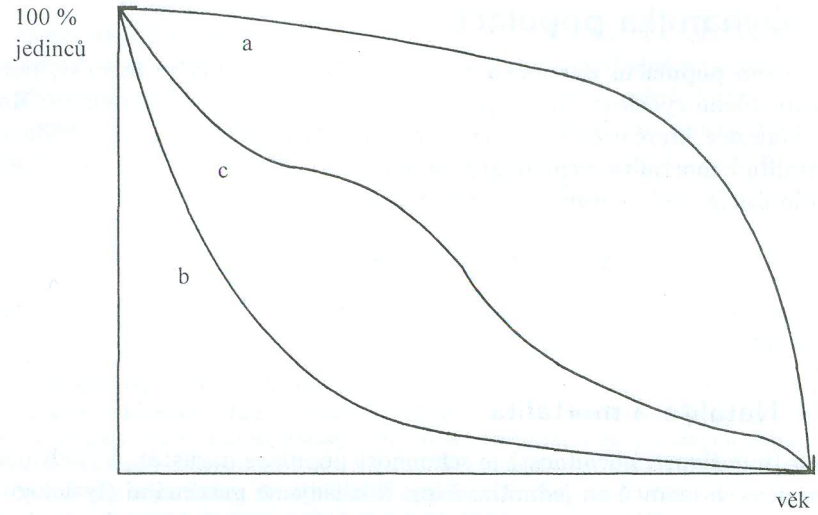
4.5.1 Natalita a mortalita

Natalita (množivost, porodnost) je schopnost populace narůstat. Vyjadřujeme ji počtem nových jedinců za jednotku času. Rozlišujeme **maximální (fyziologickou) množivost**, která představuje maximální produkci nových jedinců za ideálních vnitřních i vnějších podmínek a **realizovanou (ekologickou) množivost**, která je výsledkem působení okamžitých podmínek prostředí na populaci. Množivost může být závislá i na populaci samotné. Pokud je populační hustota nízká, je realizovaná množivost relativně vyšší, naopak při výrazně nadoptimální početnosti množivost silně klesá.

Úbytek jedinců v populaci v důsledku vymírání označujeme jako **mortalita (úmrtnost)**. Také mortalita může být **minimální (fyziologická)** a **realizovaná (ekologická)**. S úmrtností souvisí i délka života jedince určitého druhu, která je rovněž fyziologická (maximální), nebo ekologická. Oba faktory, množivost i úmrtnost, jsou ve velmi těsném vztahu. Některé druhy vkládají značnou energii do rozmnožování a produkce potomstva. Jeho nadbytek pak kompenzuje vysokou úmrtnost během vývoje. Nevyváženost množivosti a úmrtnosti pod vlivem konkrétních ekologických podmínek může vyvolávat výrazné kolísání početnosti těchto populací. Druhy, které vynakládají energii na delší embryonální vývoj, na dokonalou péči o potomstvo a snadnější přežití mají pak nižší úmrtnost a malý počet potomků. Jejich populační hustota obvykle kolísá méně nebo dlouhodobě. Různé typy závislosti natality a mortality jsou znázorněny na obr. 30.

Výrazný rozdíl mezi maximální a realizovanou množivostí zvláště u některých bezobratlých dokumentuje Park (1954) na populaci potemníka skladištního (*Tribolium confusum*) tvořené 18 páry. Maximální množivost za 1 generaci (60 dní) byla 11 988 vajíček, zatímco realizovaná množivost podle podmínek prostředí 839 a 2 617 vajíček. Vysokou úmrtnost v průběhu ontogeneze kompenzovanou obrovskou množivostí mají mnozí nižší bezobratlí, např. tasemnice bezbranná (*Taenia saginata*) vytváří až 2 000 článků a každý obsahuje 100 až 250 tisíc vajíček, motolice jaterní (*Fasciola hepatica*) vyprodukuje kolem 2 miliónů vajíček a z každého se může složitou cestou vyvinout 400–900 dospělých motolic. Také samice některých ryb, např. kapr nebo candát, kladou statisíce až milióny jiker a rozmnožování se vícekrát opakuje. Nejmenší úmrtnost a tak i množivost mají velké druhy ptáků a savců, nízká množivost existuje i u mnoha bezobratlých s rozvinutou péčí o potomstvo.

Za ustálených podmínek prostředí je obvykle množství uhynulých jedinců nahrazeno jedinci narozenými, takže populační hustota se výrazně nemění. Míru nahrazování uhynulých jedinců vyjadřuje tzv. **čistá míra reprodukce** (R_0). Jestliže



Obr. 30 Znázornění vztahu natality a mortality; a – druh s nízkou mortalitou během ontogeneze, která se zvyšuje teprve před koncem fyziologického věku; b – druh s vysokou mortalitou zvláště na počátku ontogeneze, která je obvykle kompenzována i vysokou natalitou, c – druh s rovnoměrnou mortalitou během vývoje

$R_0 = 1$, znamená to, že v populaci produkuje 1 samice za svůj život průměrně 1 samici, která se dožije rozmnožování. V takovém případě se početnost nemění. Jestliže $R_0 = 2$ a poměr pohlaví je vyrovnán, početnost populace se v následující generaci zdvojnásobí. Hodnota R_0 se snáze zjišťuje u druhů, které se rozmnožují jedenkrát za život a generace se časově nepřekrývají. U živočichů, kteří se dožívají delšího věku a potomci se rozmnožují ještě v době dalšího rozmnožování rodičů, je nutno použít k výpočtu R_0 složitějších vztahů.

4.5.2 Typy růstu populace

Rychlost růstu je jedním z rozhodujících faktorů, které ovlivňují populační dynamiku. Zpravidla určujeme **specifickou rychlost růstu**, tj. nárůst počtu na 1 jedince za časovou jednotku. V optimálních podmínkách je rychlost růstu maximální a pro určitou populaci také konstantní. Vlivem působení konkrétních faktorů, tzv. odporu prostředí (potrava, prostor, struktura populace) se tato rychlost snižuje. Pro stanovení specifické rychlosti růstu populace (r) platí následující vztah:

$$r = \frac{dN}{N_0 \cdot dt},$$

kde dN je přírůstek jedinců, N_0 výchozí počet jedinců a dt časové období. Velikost t určujeme úměrně k rychlosti růstu příslušné populace (hod., den, rok).

Průběh růstu početnosti populace znázorňují tzv. **růstové křivky**. V zásadě rozlišujeme dva typy růstových křivek (obr. 31), a to exponenciální křivku tvaru J a sigmoidální křivku tvaru S. U křivky tvaru J se rychlost růstu neustále zvyšuje (nebrzděný růst) až do chvíle, kdy je vyčerpán některý ze zdrojů (potrava, prostor