

Obr. 30 Znárodnění 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.

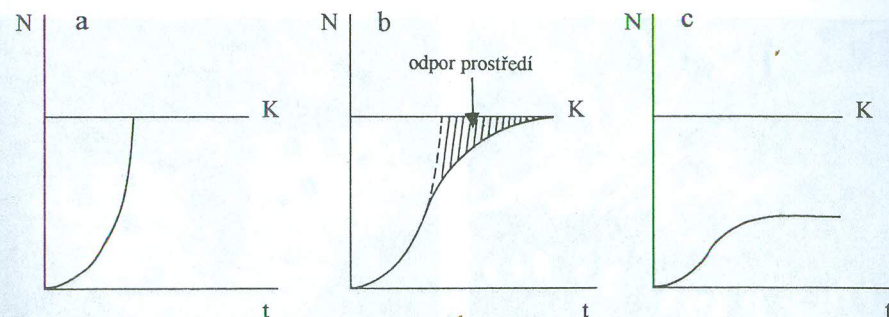
4.5.2 Typy růstu populace

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



Obr. 31 Typy růstu populace; a – exponenciální růst, b – sigmoidální růst, c – sigmoidální růst regulované populace; K – nosná kapacita prostředí, N – počet jedinců (vysvětlení v textu)

aj.). Poté se růst zastavuje a nastává prudký zlom provázený zánikem části nebo dokonce celé populace. Častěji se rychlost růstu v počáteční fázi sice zvyšuje, ale později s narůstajícím odporem prostředí se naopak zpomaluje až zastavuje (křivka tvaru S). Buď se vytvoří určitá rovnováha odpovídající tzv. **nosné kapacitě prostředí** (K ; únosnost prostředí), nebo jí ani populace nedosáhne. Oba typy populačního růstu představují spíše teoretické modely. Ve skutečnosti dochází po celou dobu populačního růstu k vlivům řady faktorů a nejrůznějším odchylkám od popisovaných křivek.

4.5.3 Populační strategie

Jednotlivé druhy organismů jsou výsledkem evoluce v rozmanitých podmínkách různě vybaveny k osidlování nových stanovišť a k přežívání. Tyto vlastnosti souborně označujeme jako **populační (životní) strategie**. Výraz „strategie“ chápeme obvykle jako uvědomělou činnost, nikoli geneticky naprogramovanou adaptační vlastnost. V našem textu jsme se přidrželi tohoto nepříliš šťastného označení z důvodu jeho obecného použití. Populační strategie zahrnují morfologické i fyziologické vlastnosti, reprodukční kapacitu a způsoby šíření, zvláštnosti vývoje, konkurenční schopnost, odolnost vůči narušení a stresům. Jde tedy o selekčně podmíněný vklad energie do určitých vlastností nebo procesů, které umožňují přežití druhu v daném prostředí.

V jednodušším případě dělíme organismy, zejména podle rychlosti růstu populace a schopnosti přežívání, na r - a K -strategie. **R -strategové** (nazvaní podle specifické rychlosti růstu r) se vyznačují menší velikostí těla, raným rozmnožováním, krátkým věkem a rychlým střídáním generací, velkým energetickým vkladem do reprodukčních orgánů a do rozmnožování, nikoli do přežití. Obvykle mají velký počet malých potomků. Jejich natalita i mortalita jsou vysoké, početnost rychle narůstá a může výrazně kolísat. Obývají krátkodobá, extrémní a nepředvídatelná stanoviště s možností rychlého růstu populace bez konkurenčních vlivů, kde dosahují přechodně maximálních hustot. **K -strategové** (podle nosné kapacity prostředí K) představují opačný extrémní případ, tedy druhy s velkou hmotností těla, dlouhodobě s opožděným rozmnožováním, nižším energetickým vkladem do



Obr. 32 Vymírajícím K-stratémem je mezi motýly jasoň červenooký (*Parnassius apollo*); vlevo jeho housenka požírající rozchodník bílý (*Sedum album*)

reprodukčních orgánů a často dokonalou péčí o potomstvo. Mívají menší počet větších potomků (energetické investice do snadnějšího přežití, nikoli do rozmnožování). Jejich natalita i mortalita jsou nízké, specifická rychlost růstu populace je malá a výkyvy početnosti minimální. Populační hustota těchto druhů se často pohybuje kolem nosné kapacity prostředí *K*. *K*-stratégy jsou charakterističtí pro stabilní a předvídatelná prostředí, kde se uplatňují především díky své konkurenční zdatnosti.

Rozdělení na *r*- a *K*-stratégy je nutné chápat jako kontinuum s uvedenými krajními extrémy, nikoli jako dvě vyhraněné skupiny. Takové kontinuum pak můžeme nalézt v každé skupině organismů a vzájemné srovnávání zástupců odlišných skupin (hmyzu a obratlovců) obvykle není možné. Z hmyzu jsou výraznými *r*-stratégy například osenice polní (*Agrotis segetum*), bělásek řepový (*Pieris rapae*), mnohé mšice, z obratlovců např. hraboš polní (*Microtus arvalis*) nebo potkan (*Ratus norvegicus*). Typickými *K*-stratégy jsou například jasoň červenooký (*Parnassius apollo*, obr. 32), otakárek ovocný (*Iphiclides podalirius*), z obratlovců velké šelmy, dravci a velcí kopytnci, např. jelen lesní (*Cervus elaphus*) nebo los evropský (*Alces alces*).

Poněkud složitější klasifikaci populačních strategií užívanou častěji u rostlin navrhl Grime (1979), který vychází z předpokladu, že jednotlivé organismy jsou různě citlivé na stres, narušování a různě konkurenceschopné. Stres chápe jako nadměrnou zátěž (překročení mezí homeostatického pole systému působením vnějšího nebo vnitřního podnětu), zejména nedostatek nebo nadbytek zdrojů (potrava, výživa rostlin, voda, světlo, teplo apod.). Organismy, které jsou vůči stresu rezistentní, jsou v prostředí často vystaveném stresům výrazně zvýhodněny. Narušování Grime spojuje s ničením nebo odnímáním vytvořené biomasy přirozenými procesy i antropogenní cestou (sklizeň, pastva, orba, činnost parazitů a predátorů, oheň apod.). Organismy, které odnímání nebo destrukci biomasy snášejí, jsou za jistých okolností ve výhodě. Konečně v prostředích, kde se neuplatňuje působení stresů ani narušování, hraje rozhodující roli v přežívání populace její schopnost

konkurence. Podle toho, který z uvedených tří faktorů je pro přežívání populace rozhodující, lze organismy rozdělit do tří hlavních skupin.

R-stratégy (ruderální stratégy) jsou odolní vůči narušování biomasy, ale nesnášejí stres. Tyto druhy se vyznačují velkou reprodukční schopností (velkým vkladem energie do generativních orgánů), rychlým růstem, vývojem a tvorbou biomasy a exponenciálním růstem početnosti. *R*-stratégy se vyskytují na stanovištích s dostatkem zdrojů, ale vystaveným silnému narušování (ruderální plochy, orná půda, břehy vod s kolísající hladinou, lavinové rokle).

S-stratégy (stres snášející stratégy) jsou tolerantní vůči stresu, ale citliví k narušování. Mají nízkou reprodukci (malý energetický vklad do reprodukčních orgánů), pomalý růst, vývoj i tvorbu biomasy a dlouhý věk. Vyskytují se na stanovištích s trvalým nebo periodickým nedostatkem určitého zdroje a podle typu nedostatkového zdroje (voda, živiny, světlo apod.) jsou vybaveny specifickými adaptacemi. K takovým stanovištím patří například málo úrodné a degradované (vyčerpané) půdy, slaniska, rašeliniště a vřesoviště.

C-stratégy (konkurenční stratégy), zkratka jejich názvu je odvozena od anglického výrazu competition) se vyznačují vlastnostmi umožňujícími jejich vysokou konkurenční schopnost, kterou však mohou realizovat pouze na stanovištích bez stresu a narušování. Často dosahují velkých rozměrů a značné biomasy, jejich růst je obvykle relativně rychlý, ale jsou dlouhověcí s více méně stabilní početností. Většina energie je vkládána do vegetativních a zásobních orgánů, vklad do generativních orgánů je nízký.

K typickým *R*-stratégům patří například jednoleté kulturní rostliny, merlík (*Chenopodium* spp.), lebeda (*Atriplex* spp.), žabinec obecný (*Alsinula media*) a ohnice polní (*Raphanus raphanistrum*), *S*-stratégy jsou například borůvky (*Vaccinium* spp.), vřes obecný (*Calluna vulgaris*) a borovice (*Pinus* spp.), významnými *C*-stratégy jsou dub (*Quercus* spp.), buk lesní (*Fagus sylvatica*) a jasan (*Fraxinus* spp.), z bylin např. pýr plazivý (*Elytrigia repens*).

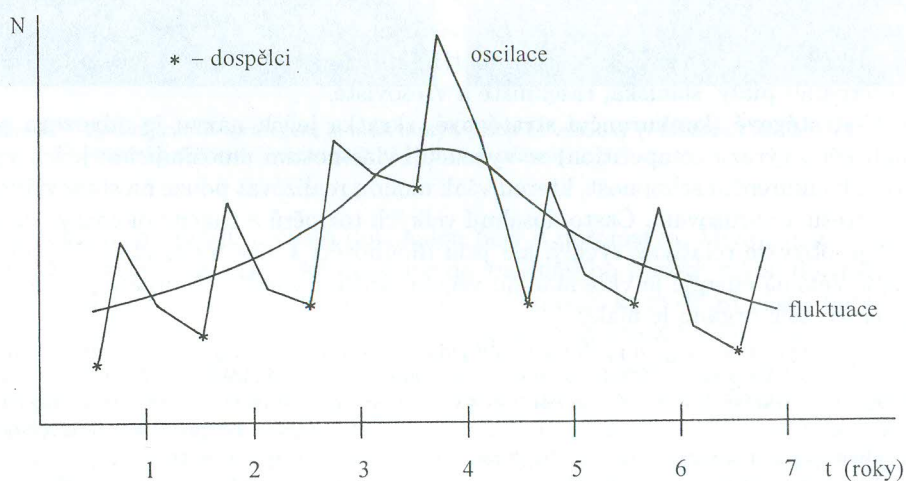
Všechny organismy nejsou s ohledem na uvedené tři základní strategie jednoznačně vyhraněné a lze rozlišit ještě jejich čtyři kombinace. *C-R* stratégy jsou konkurenčně zdatní, ale snášejí také mírné narušování biomasy. *S-R* stratégy tolerují současně mírný stres i narušování. *C-S* stratégy jsou schopni konkurence i při částečném stresu a konečně u *C-S-R* stratégů se všechny vlastnosti umožňující jejich přežití kombinují. K posledně jmenovaným patří např. štirovník obecný (*Lotus corniculatus*), který snáší částečné narušování své biomasy i určitý stres, ale současně svým způsobem růstu je dostatečným konkurentem jiných bylin rostoucích v blízkosti.

Poznání populačních strategií má význam nejen u druhů škodlivých, ale také u druhů existenčně ohrožených při volbě metodiky jejich ochrany. U *K*-stratégů hraje roli každý jedinec, a tudíž je na místě i individuální ochrana, zatímco ochrana jedince u *r*-stratégů je zcela bezvýznamná. Je nakonec všeobecně známo, že ani tak radikální zásah, jakým je chemické ošetření, nevede k likvidaci populace *r*-stratéga škůdce nebo plevele, i když při něm hyne obrovské množství jedinců.

4.5.4 Populační cykly

U řady populací dochází k pravidelným nebo nepravidelným výkyvům populační hustoty. Častěji jsou studovány u živočichů, ale dobře známy jsou i u rostlin. Ke kolísání dochází jednak během jediné sezóny nebo vývojového cyklu, jednak v průběhu více let. V prvním případě hovoříme o **oscilacích** početnosti, ve druhém

o **fluktuacích**. Oscilace jsou zpravidla dány průběhem ontogenetických cyklů v souvislosti se sezónními změnami. Projevují se sice zvláště u bezobratlých výrazným kolísáním početnosti, které však ještě nic neříká o dlouhodobých tendencích v populační dynamice. Například mnozí zástupci hmyzu kladou značné počty vajíček a ke kladení dochází v celé populaci více méně současně. Proto v době kladení populační hustota prudce vzroste (každé vajíčko představuje nového jedince) a početnost je z celého generačního cyklu nejvyšší. V důsledku různé mortality jednotlivých vývojových stádií nebo věkových kategorií (abiotické faktory, choroby, predace, parazitismus) se až do období dalšího rozmnožování početnost snižuje. Teprve studium většího počtu oscilací nám ukáže, k jak výrazným fluktuacím, tj. cyklům populační hustoty skutečně dochází (obr. 33).

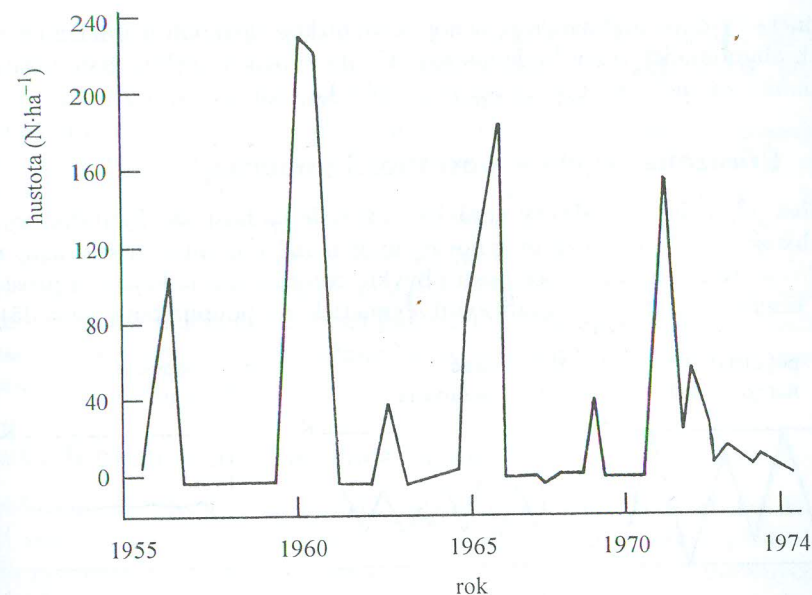


Obr. 33 Oscilace a fluktuace populační hustoty (vysvětlení v textu)

Změny početnosti mohou být různě výrazné a projevují se v různě dlouhých časových obdobích. Výraznější kolísání populační hustoty bylo častěji pozorováno v jednoduchých, narušených nebo umělých ekosystémech, cykličnost početnosti však není vzácností ani v ekosystémech přírodních a značně složitých. Studiu konkrétních příčin fluktuací je věnována značná pozornost. Jejich odhalení má nesmírný praktický význam zejména u druhů škodících v zemědělství a lesnictví.

Nápadné výkyvy populační hustoty jsou známy například u běláška zelného (*Pieris brassicae*), bekyně zlatořitné (*Euproctis chrysosorrhoea*), obaleče dubového (*Tortrix viridana*), bekyně mnišky (*Lymantria monacha*) a bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*). U hraboše polního (*Microtus arvalis*), norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*), lumíků rodu *Lemmus* a řady dalších hlodavců se vyskytují obvykle 3–4leté cykly, u větších savců, např. zajíců a jejich predátorů, trvají cykly 9–10 let (obr. 34). Klasickým příkladem je kolísání početnosti rysa kanadského (*Lynx canadensis*) v 9 až 10letých cyklech v závislosti na výskytu zajíce měnivého (*Lepus americanus*, obr. 44).

Příčiny cyklů populační hustoty jsou prozatím jen částečně objasněny a lze je najít v působení faktorů prostředí (vnější příčiny) i v populaci samotné (vnitřní příčiny). Velmi zjednodušeně je můžeme shrnout do tří skupin:



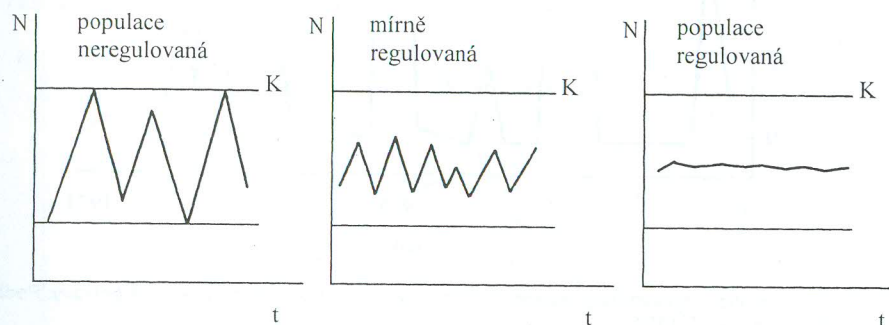
Obr. 34 Dlouhodobé cykly lumíka norského (*Lemmus lemmus*) v závislosti na kvalitě potravy. Podle Batzliho a kol., 1980

- Vliv abiotických faktorů.** Působení abiotických činitelů na výkyvy populační hustoty je zcela zřejmé a doložené řadou pozorování. Zvláště u hmyzu je dobře znám vliv počasí především na výši mortality, a tudíž na celkovou početnost, stejně jako dopad extrémně chladných zim na populační hustotu některých savců, ptáků i rostlin. Mortalitou jsou nejvíce postiženi velmi mladí a přestárlí jedinci. U druhů s rychlým sledem generací a vysokou natalitou mohou povětrnostní faktory početnost populace značně ovlivňovat. V uvedených případech jde o výkyvy zcela nepravidelné. Více méně pravidelné cykly některých druhů jsou vysvětlovány periodicitou sluneční aktivity.
- Následky vztahů k ostatním populacím.** Populace predátorů, ale i mnoha býložravců jsou závislé na kvalitě i kvantitě potravy, což ovlivňuje jejich natalitu a mortalitu, a tím i celkové kolísání početnosti. Pokud dochází k periodickým změnám v množství potravy, mohou být i výkyvy početnosti závislé populace více méně pravidelné. Kromě potravních závislostí ovlivňují populační dynamiku i další vzájemně prospěšné nebo antagonistické vztahy jako komensalismus, mutualismus a konkurence. Ve všech těchto případech, kdy existuje závislost dvou populací, se může zmenšování jedné projevit úbytkem, nebo naopak růstem druhé.
- Vliv interakcí uvnitř populace.** Existují doklady o tom, že se v průběhu fluktuacních výkyvů mění i genetické a fyziologické vlastnosti jedinců i jejich vitalita, projevuje se rozmanitě vnitrodruhová konkurence apod. Pod vlivem rozdílných selekčních tlaků v jednotlivých fázích cyklů přežívají jedinci s různým fenotypem, resp. genotypem. Tedy v období nízké početnosti budou preferováni

jedinci s vysokou rozmnožovací schopností, nízkou agresivitou apod. a při vysokých abundancích tomu bude naopak. Určité zpoždění těchto změn vlastností populace za změnami početnosti může vést ke vzniku cyklů.

4.5.5 Přírozená regulace početnosti populace

Početnost populace řídí **faktory nezávislé a závislé na hustotě**. Tyto faktory mohou velikost populace pouze ovlivňovat, mohou určovat meze početnosti, nebo ji regulovat. Horní hranici početnosti obvykle omezuje nosná kapacita prostředí, spodní hranice je dána demografickými a genetickými podmínkami (obr. 35).



Obr. 35 Změny početnosti u různě regulovaných populací; K – nosná kapacita prostředí

Působení nezávislých faktorů není v korelaci s hustotou, tzn. že jejich vliv zůstává stejný při minimálních počtech jedinců i při přemnožení. Mezi nezávislými faktory převažují abiotické vlivy, zejména počasí a na populační hustotu mají obvykle destabilizující účinek. V populacích s cyklickými změnami početnosti způsobují narušení pravidelnosti a velikosti cyklů. Faktory závislé na hustotě snižují s růstem početnosti natalitu (imigraci) nebo zvyšují mortalitu (emigraci). Často jsou produktem vnitrodruhové konkurence a na populační hustotu mívají stabilizující a regulační vliv.

To znamená, že mortalita i natalita se v určitém bodě růstu stávají následkem vnitrodruhové konkurence závislými na hustotě. To je způsobeno řadou konkrétních dílčích příčin (nedostatek zdrojů, fyzické nebo psychické strádání jedinců, vyšší predace, snadnější přenos patogenů, agresivní chování). Čím dříve tato situace nastane, tím větší stabilizační roli konkurence hraje. Populace s rychlým rozmnožováním a pozdním regulačním vlivem konkurence (exponenciální růst) mohou výrazně překročit nosnou kapacitu prostředí. V určitém okamžiku pak dochází k náhlému vzestupu mortality, která již není kompenzována natalitou, a početnost populace se prudce sníží. To se dlouhodobě projevuje výraznými změnami početnosti.

Více méně stabilní početnost zajišťuje teritoriální chování živočichů i analogické projevy u rostlin a mikroorganismů. Projevem regulačního působení vnitrodruhové konkurence je i tzv. samozreďování populace rostlin, kdy při stárnutí populace a růstu biomasy jsou méně zdatní jedinci v důsledku rostoucí konkurence

eliminováni. K samoregulaci hustoty populace některých organismů a tím k omezení vnitrodruhové konkurence dochází také pomocí tzv. **autotoxinů** (brzdících nebo toxických látek produkovaných samotnou populací).

Tentýž faktor obecně nezávislý na hustotě může v určité situaci fungovat jako závislý a naopak. Například počasí může při vysoké hustotě likvidovat více jedinců, kteří neměli k dispozici vhodný úkryt, místo k přezimování apod., než při nízkých početnostech. Ovlivňování početnosti kořisti predátory, parazity i patogeny může vykazovat znaky nezávislosti na hustotě, ale mnohem častěji se s růstem početnosti kořisti jejich působení zvětšuje (koncentrace predátorů, snadnější přenos parazitů a patogenů při vyšší hustotě hostitele apod.). Tím se dostáváme k časté otázce o možném regulačním vlivu predátorů a parazitů na populační hustotu kořisti (hostitelů).

Za jakých okolností je regulace účinná?

Odpověď na tuto otázku není zdaleka jednoduchá a ani u konkrétních dvou populací nebude vždy stejná. Do jaké míry regulace funguje, závisí především na rozdílu rychlostí růstu obou populací a samozřejmě na množství ulovených nebo napadených jedinců regulované populace (predační tlak). Pokud je populace predátora schopna okamžitě a stejně rychle reagovat na mírný vzrůst početnosti kořisti, může nástupu její populační exploze zabránit. Predátor se však většinou rozmnožuje výrazně pomaleji než kořist. Čím je jeho rozmnožování pomalejší ve srovnání s kořistí, tj. čím více roste poměr kořist : predátor, tím má menší šanci na zachycení nástupu jejího populačního růstu a účinnou regulační funkci. Například rychlost rozmnožování některých dravých roztočů a hmyzích parazitoidů je blízká růstu početnosti hostitele. Takové populace mohou rychlost množení hostitele a jeho početnost výrazně ovlivnit (obr. 43). Stejně tak mohou velmi účinně regulovat početnost hostitele některé mikrobiální patogeny. Velcí predátoři, zejména dravci a šelmy jsou schopni udržovat stabilní hustotu opět jen u velkých druhů kořisti. Populační hustotu drobných druhů s rychlým rozmnožováním sice příležitostně různě snižují, ale zastavení jejich populační exploze nebylo prokázáno. Je to způsobeno nízkou populační hustotou těchto predátorů a velmi pomalým rozmnožováním, takže k jejich mírnému nárůstu dojde až v době, kdy populační hustota kořisti již dosáhla vrcholu nebo dokonce klesá. Predátoři omezují populační hustotu kořisti zejména při jejich nízkých hustotách a tím mohou oddálit její přemnožení (např. zimní predace hraboše polního). Regulační možnosti parazitů a patogenů závisí na celé řadě okolností, které vyúsťují ve schopnost ovlivňovat početnost hostitele (přímá mortalita, snížení natality). Parazité a patogenní organismy s vysokou patogenitou sice velmi rychle potlačí hostitele, což ale způsobí i jejich současné vymření a hostitel se brzy vrací na původní početnost. Pak dochází k prudkým výkyvům početnosti obou populací. Při regulaci se proto více uplatňují druhy s nižší patogenitou a mírnějším, ale stabilním omežováním populace hostitele.

4.6 Migralita – stěhování a šíření populace

Pod pojmem **migralita** rozumíme jakékoli přemísťování jedinců. Migralita je ovlivněna vlastnostmi populace i působením vnějších činitelů a je umožněna především **pohyblivostí (vagilitou)** jedinců nebo možností jejich **pasivního přenosu**. Ke stěhování a šíření dochází v různých fázích vývoje. U živočichů ve srovnání s ostatními organismy se migralita uskutečňuje rozmanitěji a složitěji.

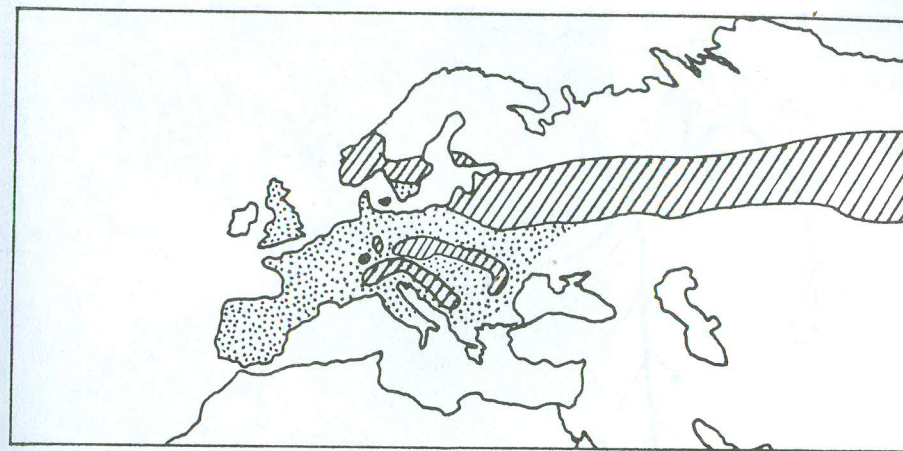
4.6.1 Migralita živočichů

Živočichové se přemísťují aktivně pomocí pohybových orgánů (ploutve, nohy, křídla) nebo jsou přenašeni pasivně větrem, vodou, příp. prostřednictvím jiných živočichů. Migralita zahrnuje přemísťování různého charakteru a na různé vzdálenosti od tzv. vnitřní migrace uvnitř obývaného stanoviště přes nejrůznější potulky po značně dlouhé tahy. Rozhodujícími příčinami migrací jsou klima, potrava, rozmnožování a prostor. Podle směru pohybu rozlišujeme **emigrace (vystěhování)**, **imigrace (přistěhování)** a **migrace (periodické tahy)**. Impulsem k migraci může být teplota, délka dne (fotoperioda), nedostatek potravy, přemnožení populace (příliš časté střety jedinců), nástup období rozmnožování apod. Pozoruhodné a často ne zcela odhalené jsou způsoby orientace živočichů v průběhu migrací. V jednotlivých případech byla doložena orientace prostřednictvím slunce, měsíce, hvězd, magnetických siločar, čichem i učením.

Migralita má nesmírný význam pro předávání dědičných informací mezi jednotlivými populacemi (tok genů). V některých případech také ovlivňuje populační hustotu. Vliv migrality na hustotu se obvykle neprojeví ve vyvážené populaci, ale při extrémních početnostech. Při přemnožení může emigrace zabránit devastaci prostředí a zániku populace, obdobně při silném poklesu početnosti může imigrace urychlit růst populace nebo ji dokonce zachránit před vymřením. U některých druhů dochází při přemnožení k masovým emigracím jedinců nazývaným **irupce**. Migrující jedinci pronikají často až za hranice areálu do oblastí ekologicky nepříznivých a zpravidla se nerozmnožují. Jen výjimečně dávají základ alespoň krátkodobě existujícím populacím. V tomto případě je emigrace výhodou pro jedince, kteří zůstávají (obr. 36).

Periodické migrace jsou patrně nejlépe prostudovány u ptáků. Velmi známé jsou také tahy ryb. V souvislosti s tahy za rozmnožováním rozeznáváme **ryby anadromní** a **katadromní**. První táhnou ke tření z moře do sladkých vod, druhé opačně. Z jiných obratlovců byly pozorovány různě dlouhé migrace u savců, plazů i obojživelníků. U savců jsou nápadné sezónní potulky nebo pravidelné tahy způsobené proměnlivou potravní nabídkou. Obojživelníci a plazi migrují do míst rozmnožování, přezimování nebo získávání potravy. U členovců se vyskytují jak **aktivní**, tak **pasivní formy migrality**. Drobné druhy hmyzu, pavouků a roztočů mohou být přenašeny větrem nebo prostřednictvím jiných živočichů (forezie). K aktivním migracím dochází u motýlů, sarančí, vážek i u dalších skupin hmyzu.

Irupce nastávají příležitostně při silném přemnožení lumika norského (*Lemmus lemmus*), sovice sněžní (*Nyctea scandiaca*), ořešníka kropenatého (*Nucifraga caryocatactes*), brkoslava severního (*Bombycilla garrula*) a dalších druhů. V minulosti byly vícekrát zaznamenány mohutné



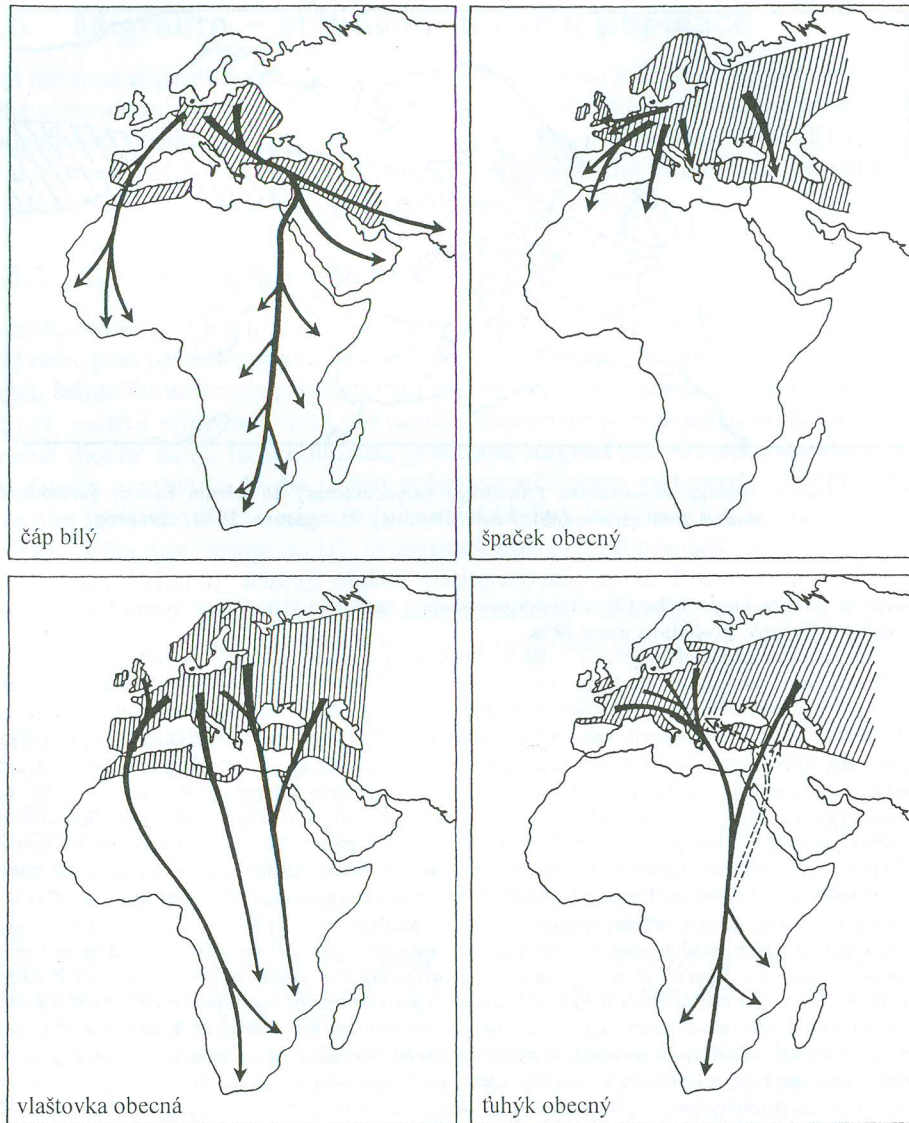
Obr. 36 Irupce ořešníka kropenatého (*Nucifraga caryocatactes*) do střední Evropy (tečkovaně) a jeho hnízdní areál (šrafovaně). Podle Cloudsley-Thompsona, 1988, upraveno.

irupce stepokura kirgizského (*Syrhaptus paradoxus*) ze stepí východně od Kaspického moře až do střední Evropy, poslední v roce 1908.

Ptáci se pro poznání migrací i dalších vlastností populací značkují (kroužkují). Jejich migrace se intenzivně studují od konce 19. století (obr. 37). Při tazích opouštějí ptáci každoročně v určitou dobu svá hnízdiště a následující rok se do nich opět vracejí. V zimovištích obvykle nehnízdí. Vzdálenost i způsob tahu jsou u jednotlivých druhů odlišné. Některé druhy cestují ze střední Evropy pouze do Středomoří, jiné až do jižní Afriky, jedny táhnou v široké frontě (např. drozd zpěvný, *Turdus philomelos*), druhé pouze po úzké tahové cestě (např. čáp bílý, *Ciconia ciconia*). Mezi druhy s nejdelšími migračními cestami patří například rybák dlouhoocasý (*Sterna paradisica*), který každoročně podniká cestu z nejsevernějších oblastí Severní Ameriky a Evropy až k pobřeží Antarktidy a zpět, tedy celkem kolem 40 000 km. Většina ptáků táhne hromadně v různě velkých hejnech, některé druhy samostatně, např. kukačka obecná (*Cuculus canorus*) a žluva hajní (*Oriolus oriolus*). Rovněž rychlost letu, výška tahu a délka jeho trvání jsou u jednotlivých druhů rozdílné. Vynikající orientační schopnosti ptáků dokládá pokus se špačky a albatrosy. Špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) žijící v Nizozemí přezimuje v jižní Anglii a západní Francii. Před migrací bylo větší množství jedinců odchyceno a převezeno do Švýcarska. Po vypuštění letěli mladí ptáci naprogramovaným směrem, tj. na jihozápad, kdežto starší jedinci přímo na severozápad, do obvyklých zimovišť. Letecká základna na jednom z Midwayských ostrovů v Tichomoří byla ohrožována kolonií albatrosa laysanského (*Diomedea immutabilis*). Proto bylo 18 jedinců odchyceno a převezeno na vhodná náhradní místa v různých částech světa. Za několik týdnů se 14 albatrosů vrátilo zpět, první z nich již za 10 dní z místa vzdáleného 5 150 km. Ptáci však mohou migrovat i po zemi, např. pštrosi a nanduové, tuňáci se stěhují vodou.

U mořských ryb, jako jsou sledi, sardinky, makrely a tuňáci, dochází k periodickým migracím obrovských hejn do míst s dostatkem potravy. Z ryb, které při rozmnožování střídají mořské a sladkovodní prostředí, jsou mezi anadromními druhy nejznámější losos obecný (*Salmo salar*) a někteří jeseterovití. Ke katadromním druhům patří například úhoř říční (*Anguilla anguilla*). Pozoruhodný je způsob orientace ryb při těchto tazích. Mnohé se totiž vracejí zpět do míst, kde se vylíhly. Zdá se, že je pro ně při tahu rozhodující chemické složení vody.

Potulky a migrace savců vyvolané změnou potravní nabídky, příp. nedostatkem vody jsou známé zejména u stád tropických kopytníků, dochází k nim také u sobů, bizonů, některých druhů jelenů, slonů, medvědů i dalších predátorů. Například los lesní (*Alces alces*) se v přírodních podmínkách po příznivější část roku toulá a v horším období zůstává na místě. Kytovci



Obr. 37 Tahové cesty čápa bílého (*Ciconia ciconia*), špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a tuhýka obecného (*Lanius colurio*). Podle různých autorů

a ploutvonožci migrují mezi tropickými a chladnými moři v souvislosti s rozmnožováním a dostatkem potravy (tropická moře jsou chudá na plankton) a jejich tahy přesahují 6 000 km. Lachtan medvědí (*Callorhinus ursinus*) se stěhuje každoročně k rozmnožování do Beringova moře podél pobřeží východní Asie nebo Severní Ameriky ze vzdálenosti skoro 10 000 km. Značně dlouhé přelety byly zaregistrovány u některých druhů netopýrů a vrápců, především při střídání zimních a letních úkrytů. U evropských druhů činí tyto vzdálenosti obvykle desítky až stovky kilometrů, americká tadarida mexická (*Tadarida mexicana*) táhne až 12 800 km daleko.



Obr. 38 Výskyt tažného lišaje smrtihlava (*Acherontia atropos*) u nás závisí každý rok na počtu přilétlých jedinců z jihu

Žáby i čolci se vrací každoročně k páření na totéž místo, do téže tůně nebo rybníka. U plazů, např. u zmije obecné (*Vipera berus*), byly v několika případech pozorovány opakované přesuny jedinců mezi zimními úkryty a letními stanovišti. Mnohé druhy mořských želv vykonávají každoročně migrace mezi oblastmi, kde získávají potravu a místy, kde kladou vejce. Tyto cesty mohou představovat stovky až tisíce kilometrů. Například pastviště karety obrovské (*Chelonia mydas*) na pobřeží Brazílie dělí od míst rozmnožování na ostrově Ascension v Atlantickém oceánu vzdálenost 2 250 km.

Z členovců se šíří pasivně větrem (aeroplankton) například mšice, trásněnky, mnozí dvoukřídli, drobní motýli i pavouci. Jako příklad lze uvést nález již více druhů pavouků žijících v Severní Americe na území Velké Británie. Forézie byla nejčastěji pozorována u roztočů, zejména jejich nymf nebo štírků. Značný praktický význam má studium masových tahů některých aktivně létajících fytofágních druhů hmyzu. Mezi nejobávanější patří záplavy tažných sarančí. V Africe a Asii jsou nejznámější saranče stěhovavá (*Locusta migratoria*) a saranče pustinná (*Schistocerca gregaria*). Oba druhy se vyskytují ve dvou formách. Při nízké populační hustotě, dostatku prostoru a potravy zůstávají v tzv. stacionární (usedlé) fázi. Teprve při přemnožení nebo vyčerpání zdrojů se mění ve fázi migrační (stěhovavou), která je schopna se sdružovat do hejn a podnikat daleké tahy. Přes aktivní schopnost letu sarančí je směr jejich tahů výrazně ovlivněn větrem. Ve střední Evropě byly poslední imigrace stěhovavých sarančí zaznamenány kolem poloviny 19. století.

Vcelku dobře jsou migrace prozkoumány u některých druhů motýlů. Ti se stěhují buď ve velkých hejnech, podobně jako saranče, nebo táhnou jednotlivě. Na rozdíl od sarančí je směr jejich letu jen minimálně ovlivněn větrem. Severoamerický monarcha stěhovavý (*Danaus plexippus*) táhne každoročně v různě velkých hejnech z Mexika a jihu Spojených Států do Kanady, tj. až 5 600 km, a jeho potomci se na podzim vrací zpět. V Evropě cestuje většina druhů na jaře směrem na sever a na podzim se jejich potomci vrací částečně zpět na jih. U nás patří k tažným druhům bělásek rezedkovy (*Pontia daplidice*), babočka bodláková (*Vanessa cardui*), babočka admirál (*V. atalanta*, obr. 7), můra gamma (*Autographa gamma*), osenice ypsilonová (*Agrotis ipsilon*), lišaj smrtihlav (*Acherontia atropos*, obr. 38) a řada dalších. Tyto druhy nejsou schopny obvykle přežít naši zimu a nevytvářejí u nás proto trvalé populace. Jejich výskyt v jednotlivých letech je ovlivněn množstvím přilétlých jedinců z jihu a počásím v době vývoje následující,

„naší“ generace, jejíž dospělci se objevují v létě a na podzim. Podzimní ochlazení pak většinu z nich zahubí. Množství jedinců a doba přiletu je pravidelně sledována zvláště u druhů, jejichž housenky škodí na zemědělských plodinách.

V některých zemích byly pozorovány rovněž tahy vážek. Z brouků jsou časté migrace sluněček, stěhování se vyskytuje také u některých blanokřídlých a dvoukřídlých. Mnohé otázky související s migracemi, jejich příčinami, způsoby orientace apod. čekají teprve na objasnění.

4.6.2 Šíření populace rostlin

K šíření a přemístování rostlin dochází prostřednictvím jejich diaspor. **Diasporou** je jakákoli část rostliny, která může vyrůst v nového jedince. Může to být semeno, výtrus, část lodyhy nebo stélky, hlíza, cibule, oddenek apod., tedy jak orgán generativní, tak vegetativní. Na rozdíl od živočichů jsou diasporu rostlin rozšiřovány pouze pasivně, i když často mají vytvořené nejrůznější adaptace, které takové šíření umožňují a usnadňují nebo přímo zajišťují rozptyl do okolí. Nepřipadají zde tedy v úvahu pravidelné migrace nebo emigrace v souvislosti s přemnožením. Jednotlivé druhy rostlin produkují různé množství semen (plodů), druhy monokarpické vkládají do reprodukčních orgánů 20–40 % energie, polykarpické druhy méně než 20 % (tab. 3). S růstem počtu semen klesá obvykle jejich velikost, rostliny tedy produkují často mnoho malých, nebo málo velkých semen.

Tab. 3 Maximální produkce diaspor (semen, plodů) některých druhů rostlin v jednodruhovém porostu na 1 m² (podle Slavíkové, 1986)

Vrbka úzkolistá (<i>Chamaenerion angustifolium</i>)	1 430 000
Vratič obecný (<i>Tanacetum vulgare</i>)	1 086 900
Heřmánkovec přímořský (<i>Tripleurospermum maritimum</i>)	752 500
Hulevník Loeselův (<i>Sisymbrium loeselii</i>)	467 300
Starček lepivý (<i>Senecio viscosus</i>)	270 000
Třtina křovištní (<i>Calamagrostis epigejos</i>)	181 800
Lebeda lesklá (<i>Atriplex nitens</i>)	158 500
Bodlák obecný (<i>Carduus acanthoides</i>)	108 000
Pcháček oset (<i>Cirsium arvense</i>)	96 100
Podběl obecný (<i>Tussilago farfara</i>)	63 400
Ovsík vyvýšený (<i>Arrhenatherum elatius</i>)	14 100

Semena a plody se rozšiřují různě daleko a různým způsobem. Přísun diaspor na určité stanoviště je ovlivněn přítomností okolních zdrojů šíření, velikostí diaspor, morfologickými adaptacemi k šíření i přítomností rozšiřujících činitelů. Diasporu mohou být šířeny větrem (**anemochorie**), vodou (**hydrochorie**), živočichy (**zoochorie**) i člověkem (**antropochorie**). Hromadí se v půdě, kde tvoří zásobu označovanou jako **semenná banka**. Jejich počet se může na 1 m² pohybovat v desítkách až stovkách tisíc, přičemž jednotlivé druhy si zachovávají různě dlouhou klíčivost.

Vedle šíření diasporami vzniklými generativní cestou se populace mnohých druhů rostlin rozrůstají a šíří i vegetativně pomocí odnoží, kořenů, oddenků, cibulí

a vytvářejí polykormony. Na větší vzdálenosti se rostliny šíří vegetativně jen ve zcela omezené míře.

Anemochorní šíření je běžné u druhů s lehkými drobnými semeny a plody vybavenými „nadržecími“ strukturami, nejčastěji různým chmýrem, např. pampeliška lékařská, (*Taraxacum officinale*), orobinec (*Typha* spp.), vrby a topoly (*Salix* a *Populus* spp.), smrk obecný (*Picea abies*). Anemochorní cestou se běžně šíří na obrovské vzdálenosti i spóry hub, bakterií, prvoků a nižších rostlin. Větrm jsou rozšiřovány i tzv. **stepní běžci**, např. máčka ladní (*Eryngium campestre*) a katrán tatarský (*Crambe tataria*). Odložené nadzemní části těchto druhů se suchým plodenstvím se kutálí a semena se cestou uvolňují. Hydrochorně se šíří vodní rostliny i terestrické druhy, jejichž semena a plody byly splaveny a přeneseny vodou, např. kotvice vzplývavá (*Trapa natans*). Živočichové přenášejí diasporu na povrchu svého těla (epizoochorie), např. plody lopuchu většího (*Arctium lappa*) a svízele přituly (*Galium aparine*), nebo ve svém trávicím traktu (endozoochorie), např. plody ochmetu evropského (*Loranthus europaeus*) a bezu černého (*Sambucus nigra*). Živočichové šíří diasporu také jejich přenášením a hromaděním, např. hraboši, veverky a křečci. Některé druhy jsou roznášeny mravenci (myrmekochorie), např. dymnivka (*Corydalis* spp.) a violka (*Viola* spp.). K expanzivnímu vegetativnímu šíření křídlatek (*Reynoutria* spp.) dochází podle vod (odlomení oddenků vodou).

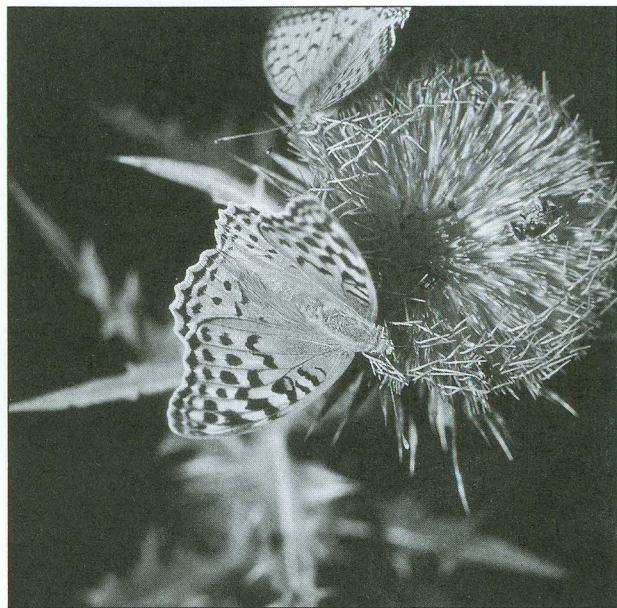
Doba klíčivosti semen v půdě se pohybuje od několika dní, např. u vrb (*Salix* spp.), topolů (*Populus* spp.) a podbělu obecného (*Tussilago farfara*), do desítek až stovek let. Semena merlíku bílého (*Chenopodium album*) a kolence rolního (*Spergula arvensis*) nalezená při archeologických vykopávkách si podržela klíčivost ještě po 1 600 letech a semena divizny velkokvěté (*Verbascum thapsiforme*) po 900 letech. Merlíky (*Chenopodium* spp.) produkují více typů semen s různou dobou klíčivosti.

4.6.3 Invaze cizích druhů

V posledních desetiletích jsme svědky šíření mnoha nových druhů rostlin i živočichů na naše území. Rozhodně nejde o nic nového a ke změnám areálů docházelo i v minulosti, dnes si jich jen více všímáme, analyzujeme jejich příčiny i možné následky. Většinou jsme schopni jen obtížně posoudit, jaký podíl na té které invazi má člověk a zda by zdánlivě zcela přirozené změny areálů bez jeho přítomnosti vůbec nastaly. **Invaze** jednotlivých druhů mají různý charakter, probíhají různě rychle a zasáhnou různě velké území. V počáteční fázi je invaze pomalá a její rychlost se postupně zvětšuje. Po vyčerpání možností šíření a nastolení rovnováhy s přirozenými antagonisty se invaze zpomaluje až zastavuje.

Absolutní rychlost invaze je značně rozmanitá. U ondatry po jejím vypuštění ve středních Čechách v roce 1905 byla průměrná rychlost šíření 5–6 km za rok, u jiných obratlovců to může být víc než 100 km. Rychlost šíření je ovlivněna pohyblivostí jedinců daného druhu. Například u motýlů bylo zjištěno, že u druhů o hmotnosti jedinců do 30 mg kompenzuje menší schopnost letu možností pasivního přenosu větrem. Proto v této hmotnostní kategorii nebyla pozorována závislost rychlosti šíření na letových schopnostech. Ta byla prokázána u druhů s hmotností nad 30 mg. Invazi může napomáhat rozvlékání druhů dopravními prostředky, s hostitelskými rostlinami apod.

Obecnou podmínkou nutnou pro osídlení nového území a úspěšnost invaze je odpovídající klima, potrava a přítomnost vhodných biotopů (vhodná ekologická nika). K invazím dochází buď v závislosti na klimatických změnách, nebo jako důsledek změn ekologických nároků invazního druhu. Invaze často následují také po introdukci druhu vzdáleného původu, jak bylo pojednáno v kapitole o antropogenním působení. I když řada invazí je připisována právě první příčině (oteplování klimatu), skutečnost je poněkud odlišná. Invaze umožněné změnou klimatu jsou



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 žlutáška tolicového (*Colias erate*), známého do té doby nejbliže z jižního Rumunska a Bulharska. Od roku 1995 jsme svědky invaze jihoevropské klíněnky hlohyňové (*Phyllonorycter leucographellus*). Zde je zásadní podmínkou přítomnost hlohyň 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