

Populační ekologie

Predace 2 :

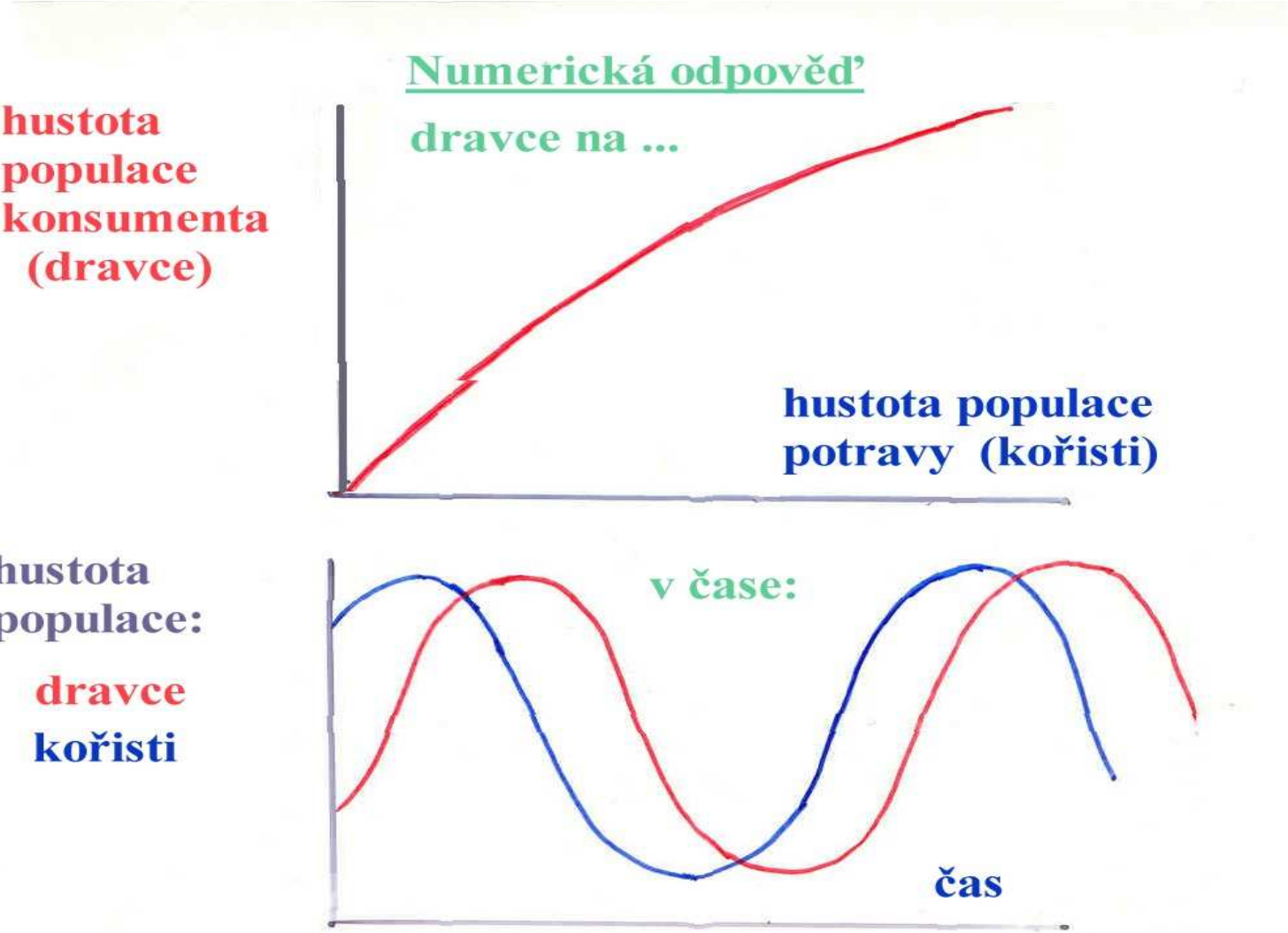
Mezipopulační vztahy

**Analýza mezipopulačních vztahů
dravce a kořisti - matematické
modely:**

**numerická a funkční odpověď dravce
na změny hustoty populace kořisti.**

Numerická odpověď dravce na změnu hustoty populace kořisti je závislost hustoty populace dravce na hustotě populace kořisti (obr.).

Numerická odpověď dravce



Vzájemný vztah hustot obou populací a jeho časový průběh lze analyzovat

- diferenčními rovnicemi :

model Nicholson – Bailey

- diferenciálními rovnicemi :

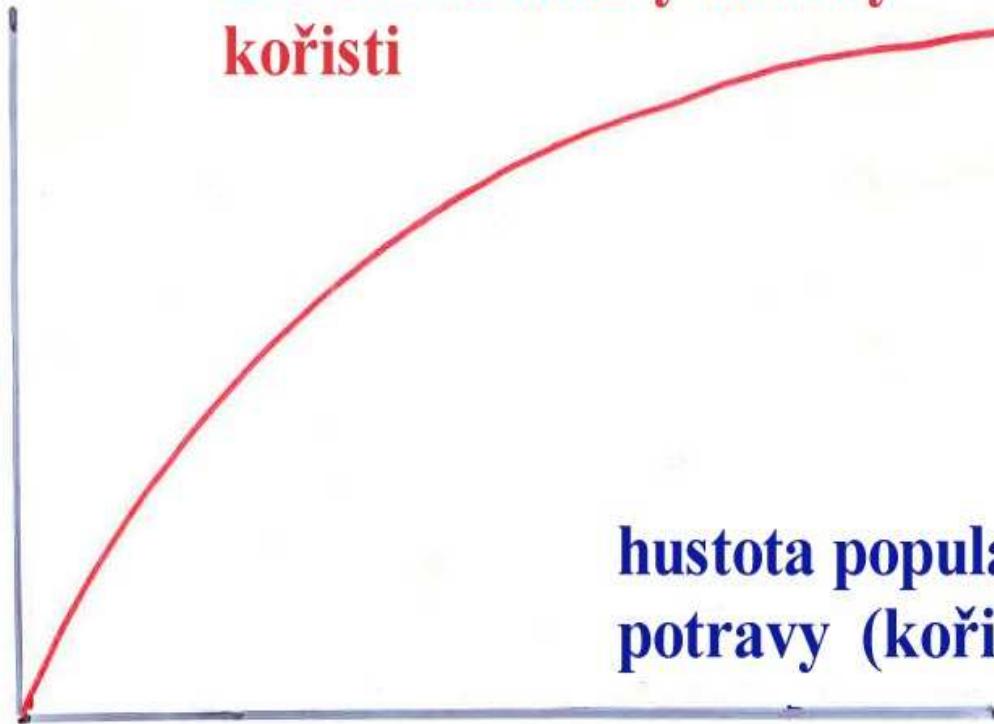
model Lotka – Volterra

Funkční odpověď dravce na hustotu populace kořisti je závislost množství kořisti ulovené jedním jedincem dravce za jednu jednotku času (obvykle jedincem za den) na hustotě populace kořisti (obr.).

Funkční odpověď

dravce na změny hustoty
kořisti

množství
potravy
(kořisti)
uložené
1 dravcem
(konsumenty)
za jednotku
času



hustota populace
potravy (kořisti)

Větší hustota populace kořisti umožňuje lovit více, ale jen po určité horní mez (více jeden dravec za den nedokáže, ale ani nepotřebuje ulovit).

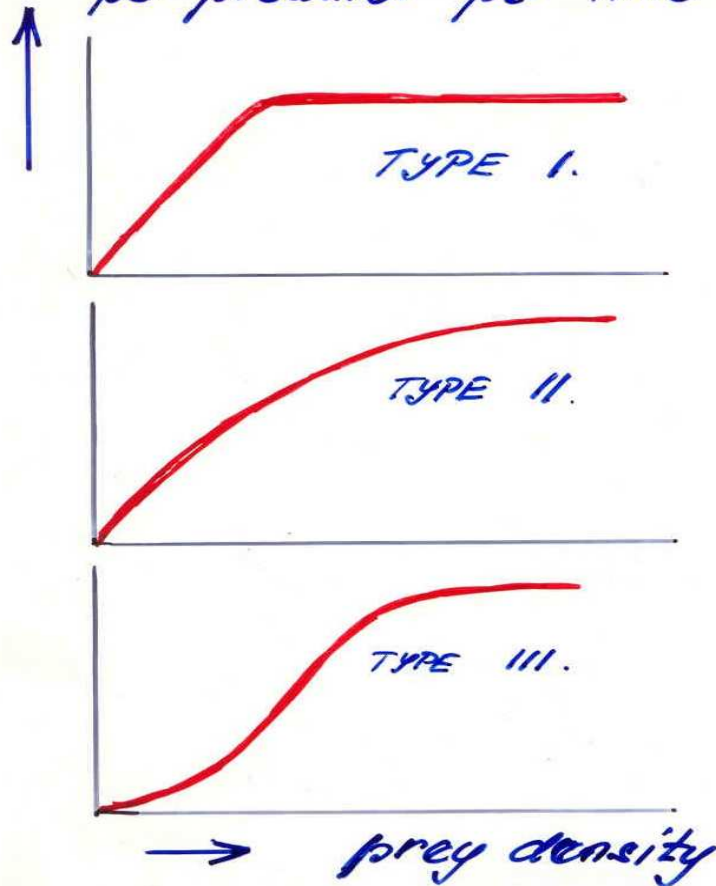
Matematickou analýzu funkční
odpovědi provedl **Holling**:

- rozlišil tři typy funkční odpovědi
podle průběhu tohoto vztahu (obr.).

HOLLING :

FUNCTIONAL RESPONSE
of predator's feeding rate
to changing density of prey

no. of prey eaten
per predator per time unit



- **typ 2** - rychlost spotřeby kořisti roste s její hustotou, růst se zpomaluje, až se dosáhne konstantní spotřeby za jednotku času nezávislé na dalším růstu hustoty kořisti.

- **typ 1** - vykazují např. filtrátoři ve vodním prostředí:

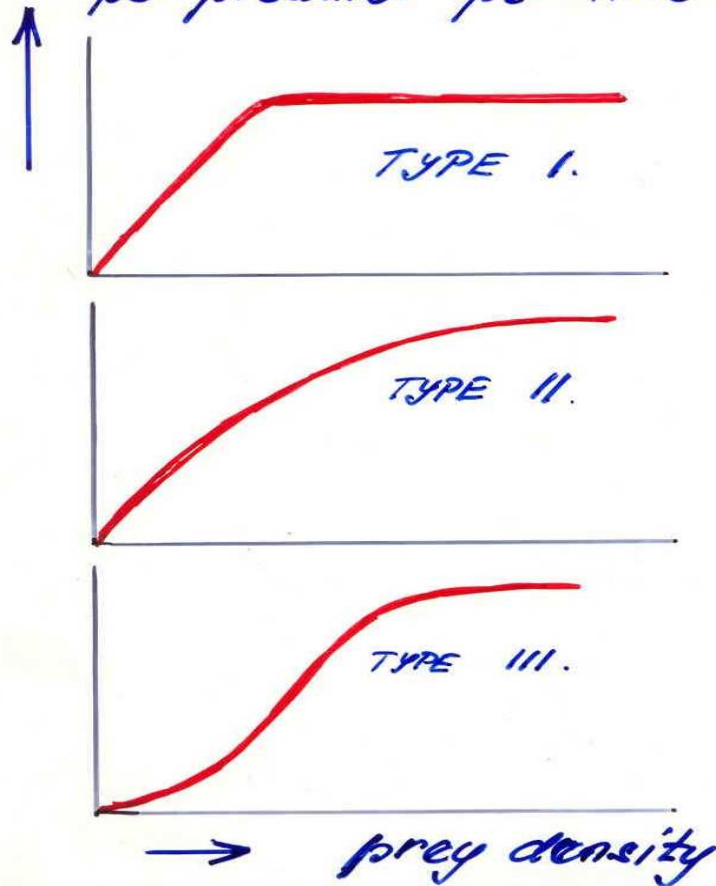
rychlost konzumace roste lineárně až do dosažení horní meze.

- **typ 3** - s růstem hustoty populace kořisti stoupá účinnost vyhledávací schopnosti dravce (např. se učí tuto kořist lovit).

HOLLING :

FUNCTIONAL RESPONSE
of predator's feeding rate
to changing density of prey

no. of prey eaten
per predator per time unit



Odvození modelu pro funkční
odpověď:

Hollingova disková rovnice (1959)

(pokusná osoba „loví“ jen hmatem
kolečka drsného papíru z podlahy).

N hustota kořisti

P počet jedinců kořisti ulovených predátorem za dobu hledání T_S (searching time)

$$P = a \cdot T_S \cdot N$$

kde **a** je účinnost pátrání, míra útoku (attack rate).

K pátrání je volná jen část T_s
z celkové doby T , část doby T je
potřeba na zpracování kořisti:
 $P \cdot T_h$ (handling time).

$$T_s = T - P \cdot T_h$$

Odtud

$$P = a(T - T_h \cdot P)N$$

a

$$P = \frac{a \cdot N \cdot T}{1 + a \cdot T_h \cdot N}$$

= funkční odpověď predátora na
hustotu kořisti, funkční odpověď
typu 2

Jiné řešení funkční odpovědi :

- Blackman : dvě rozmezí pro funkční závislost, každé řešeno jiným matematickým vztahem
- další možné řešení je možné na základě Michaelis-Mentenovské kinetiky, t.j. závislosti rychlosti reakce (spotřeby potravy jedincem dravce) na koncentraci „substrátu“ (hustotě populace kořisti)

Blackmanův model pro funkční odpověď :

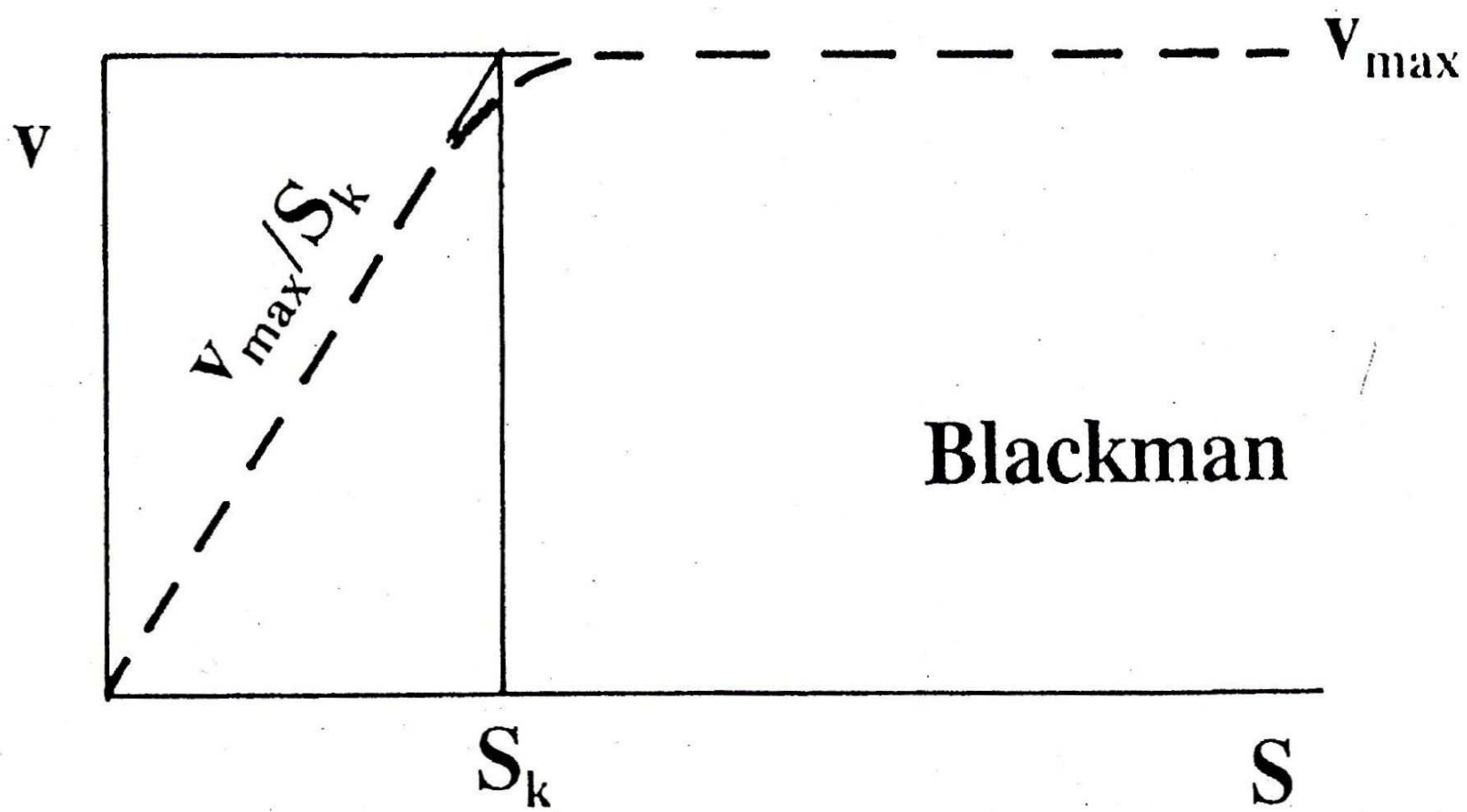
- řeší samostatně dvě části rozmezí hustot kořisti :
- pro hustoty $S < S_k$, kde S_k je saturační hustota kořisti, platí pro rychlost konzumace v

$$v = \alpha \cdot S , \quad \text{kde konstanta } \alpha = v_{\max} / S_k$$

- pro hustoty $S > S_k$, kde S_k je saturační hustota kořisti, platí pro rychlost konzumace v

$$v = v_{\max}$$

Blackmanův model pro funkční odpověď :

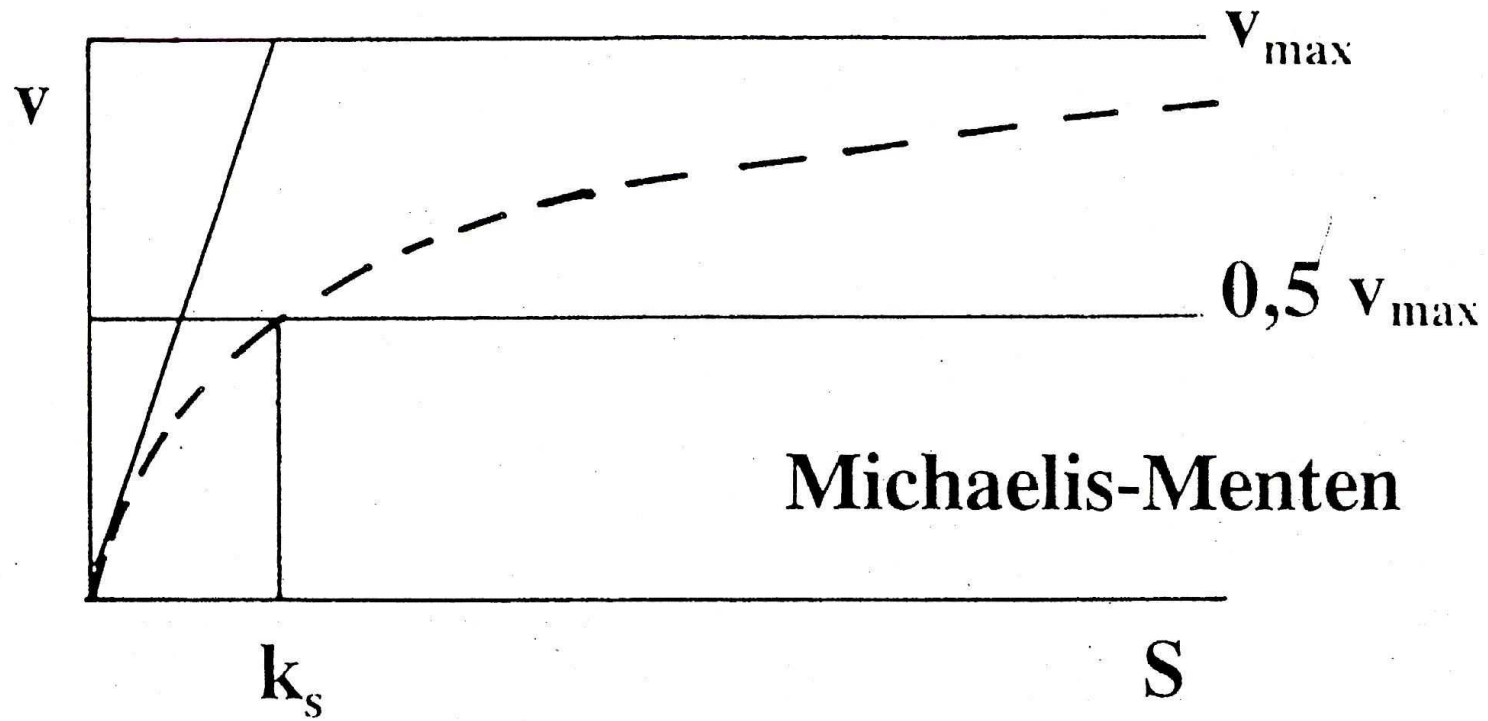


model Michaelis - Mentenové

- je uplatněním běžného biochemického modelu závislosti reakční rychlosti v chemickém systému enzym – substrát na koncentraci substrátu, kde k_S („polosaturační konstanta“) je hustota kořisti, při níž predátor dosahuje poloviny maximální denní spotřeby kořisti jedním predátorem $0,5 \cdot v_{\max}$
- pak je rychlost spotřeby (denně ulovené množství kořisti jedním predátorem) v

$$v = v_{\max} \cdot S / (S + k_S)$$

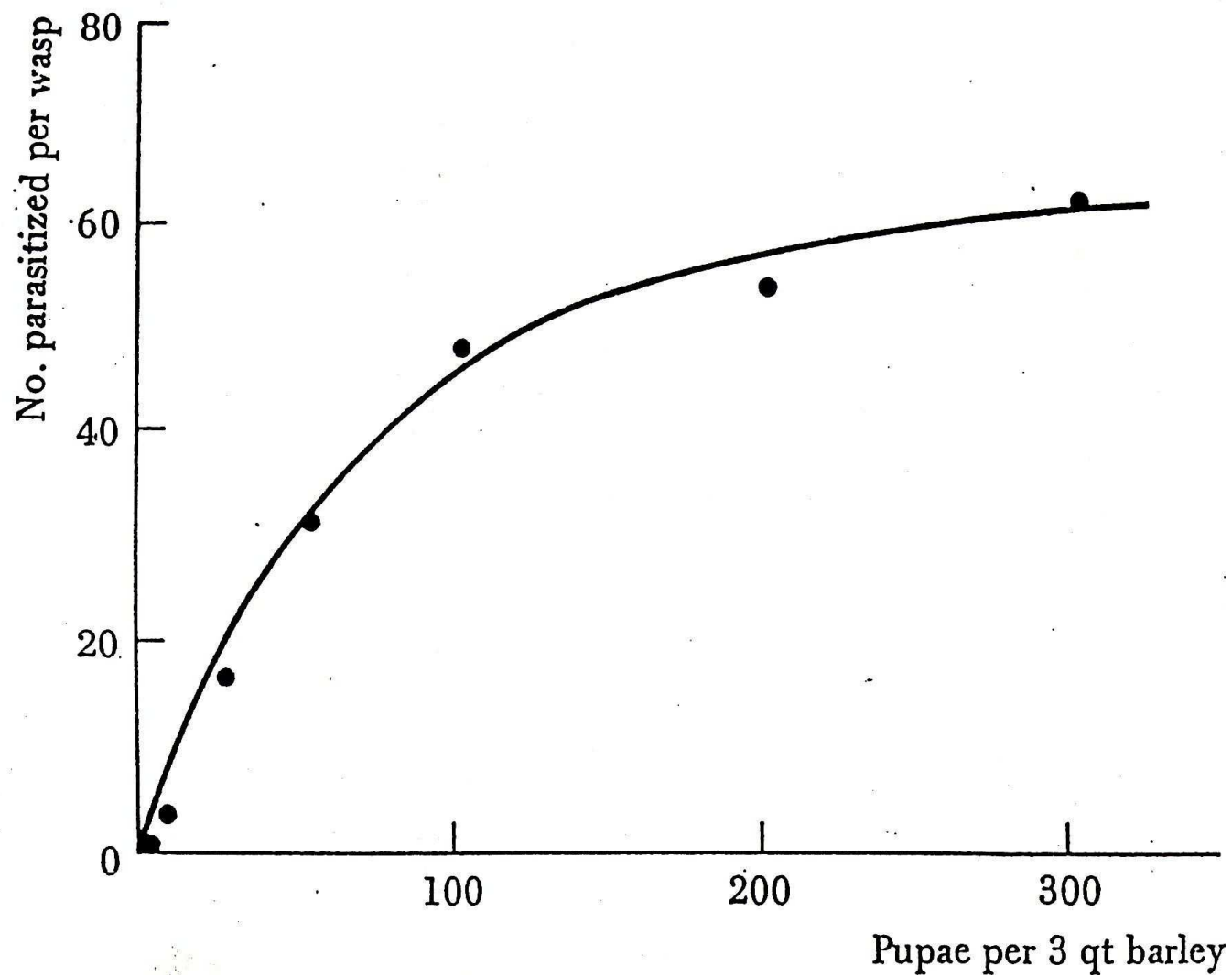
model Michaelis - Mentenové



Příklady funkční odpovědi :

- napadení kukel mouchy parasitoidní vosičkou *Nasonia vitripennis* (počet kukel napadených jednou vosičkou) v závislosti na hustotě kukel

napadení kukel vosičkou *Nasonia vitripennis*



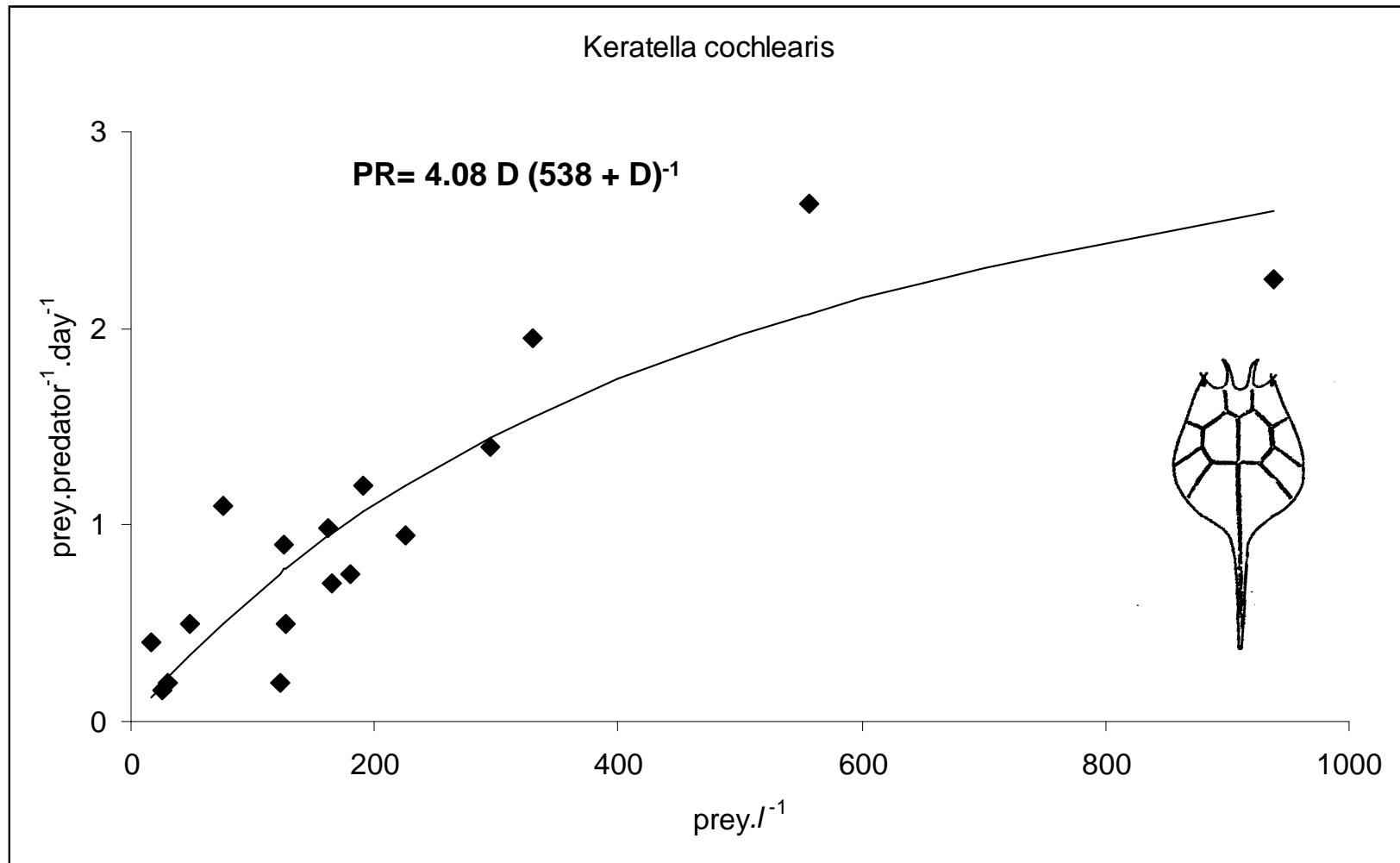
Funkční odpověď u planktonních korýšů:
predace vířníků, naupliových larev a
menších perlooček
buchankami čel. Cyclopidae

(běžný druh našich vod *Cyclops vicinus*)

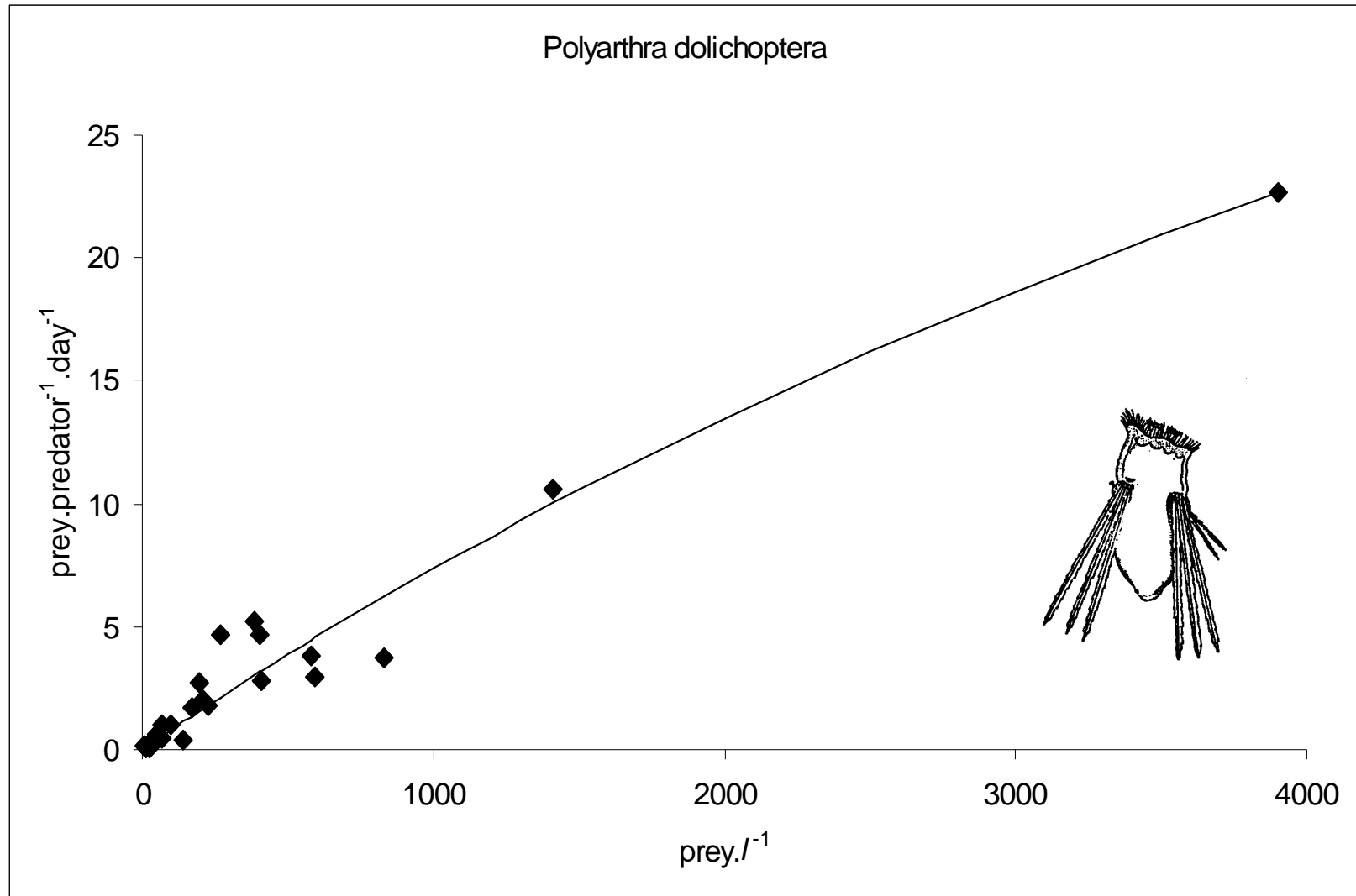
Měření spotřeby potravy, analýza potravní selekce :

- Za podmínek blízkých přírodním
(v dostatečně prostorných nádobách
exponovaných obvykle na 24 hodin přímo
v nádrži v příslušné hloubce)
- pokusná (s dravci) a kontrolní (bez dravců)
varianta přirozeného společenstva
planktonních živočichů v původní hustotě
- rozdíl vzniklý predací dravců

predace vířníka r. *Keratella*



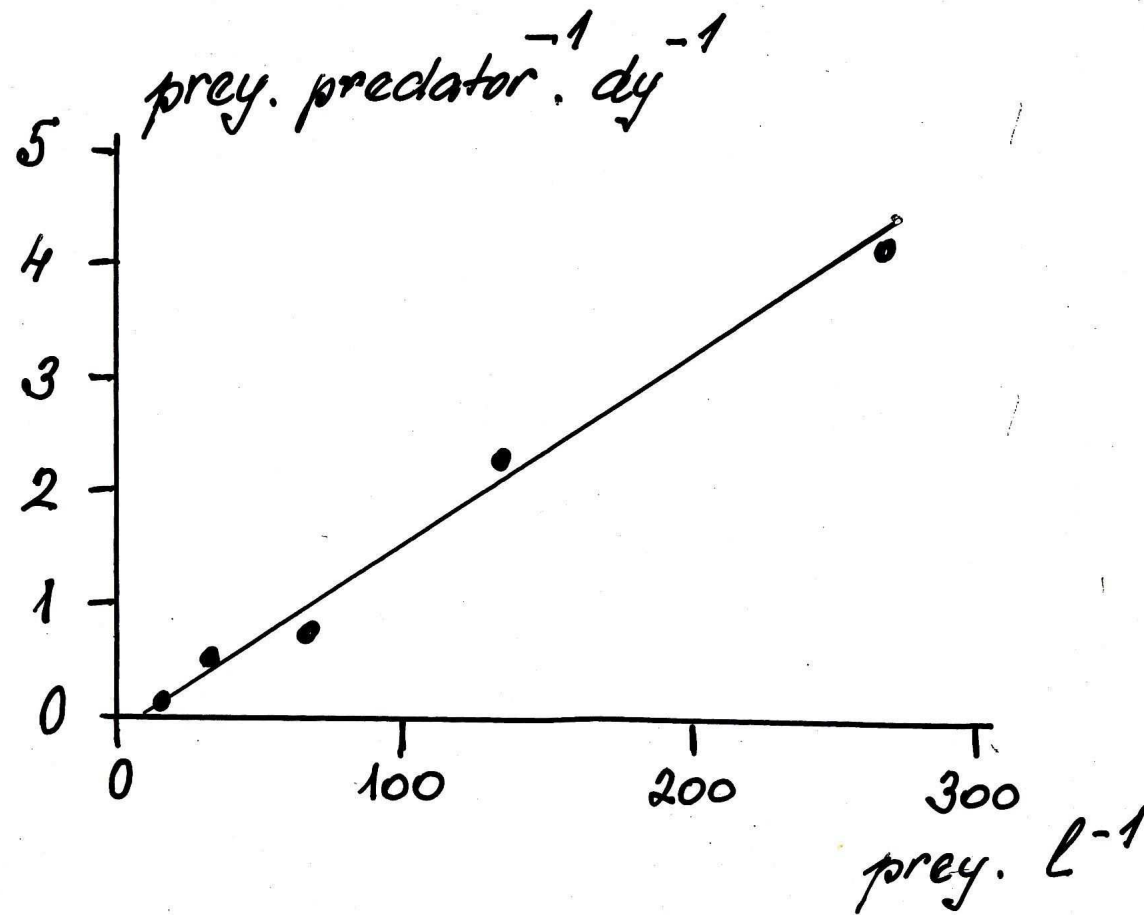
predace vířníka r. *Polyarthra*



Funkční odpověď – reálné situace :

- častým případem je situace, kdy reálně v přírodě existující rozmezí hustot populace kořisti je podstatně menší než rozmezí, v němž predátor mění svoji funkční odpověď
- pak můžeme zjistit třeba jen lineární vztah mezi hustotou kořisti a množstvím kořisti uloveným jedním predátorem
- př.: M. Vašek, *Cyclops vicinus* x *Daphnia galeata*

M. Vašek, predace *Cyclops vicinus* na *Daphnia galeata*



**Numerická odpověď dravce na
měníci se hustotu populace kořisti**

Predací je ovlivněna početnost kořisti

- natalita nestačí kompenzovat
mortalitu způsobenou predací

= početnost populace kořisti
se zmenšuje

= to sníží potravní nabídku predátora

Vzájemný vztah hustot obou populací a jeho časový průběh lze analyzovat

- diferenčními rovnicemi :

model Nicholson – Bailey (1935)

též Nicholson (1933)

- diferenciálními rovnicemi :

model Lotka (1932) – Volterra (1926)

Diferenční model Nicholsonův :

- N počet jedinců v populaci kořisti
 - P počet jedinců v populaci dravce
 - λ konečná růstová rychlost kořisti
 - c průměrný počet potomků predátora vzniklý z napadení 1 jedince kořisti
-
- $$N_{t+1} = \lambda \cdot N_t \cdot f(N_t, P_t)$$
 - $$P_{t+1} = N_t \cdot c [1 - f(N_t, P_t)]$$

Diferenční model Nicholsonův :

- model je vhodný pro parazitoidy kladoucí jedno vajíčko do jednoho hostitele, $c = 1$
- pak je-li \underline{a} počet hostitelů průměrně za život napadených jedním parazitoidem, je:
- průměrná pravděpodobnost napadení při počtu P parazitoidů je $a \cdot P$
- průměrný počet hostitelů **nenapadených** parazitoidem je e^{-aP}

Diferenční model Nicholsonův :

- po dosazení :
- $N_{t+1} = \lambda \cdot N_t \cdot e^{-aP}$
- $P_{t+1} = N_t \cdot [1 - e^{-aP}]$
- model vykazuje navzájem propojené nestabilní oscilace vedoucí k vymření hostitele a následně parazitoida

Diferenční model Nicholsonův :

- rozdíl mezi Nicholsonovým modelem a obvyklou realitou je důsledkem řady zjednodušujících předpokladů :
- lineární funkční odpověď
- náhodná distribuce aktivity predátora i hustoty kořisti v prostoru
- podrobně viz Jarošík (2005), Růst a regulace populací, kap.5

Lotka – Volterrův model predace :

N počet jedinců populace kořisti

C počet jedinců populace konzumenta
(dravce)

a attack rate, $\mathbf{a \cdot C \cdot N}$ ztráta populace kořisti.

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N - a \cdot C \cdot N$$

q rychlost mortality predátora

$$\frac{dC}{dt} = f \cdot a \cdot CN - q \cdot C$$

pro

$$\frac{dN}{dt} = 0$$

je

$$C = \frac{r}{a}$$

pro

$$\frac{dC}{dt} = 0$$

je

$$N = \frac{q}{f \cdot a}$$

kde **f** je pouze přepočetni koeficient.

Odtud lze odvodit mezní hodnoty hustoty každé z populací, při nichž druhá populace přestává růst a začíná klesat či naopak.

Odvození Lotka-Volterrova modelu numerické odpovědi dravce.

kořist N :

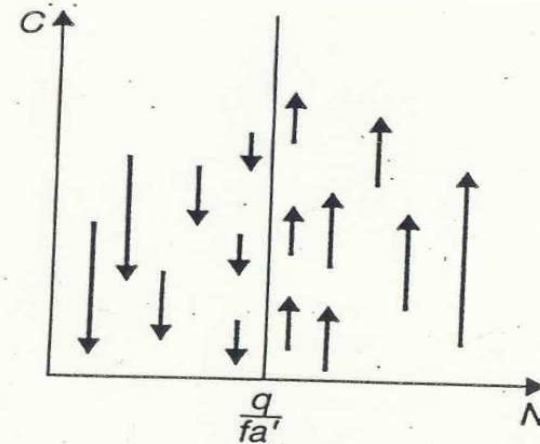
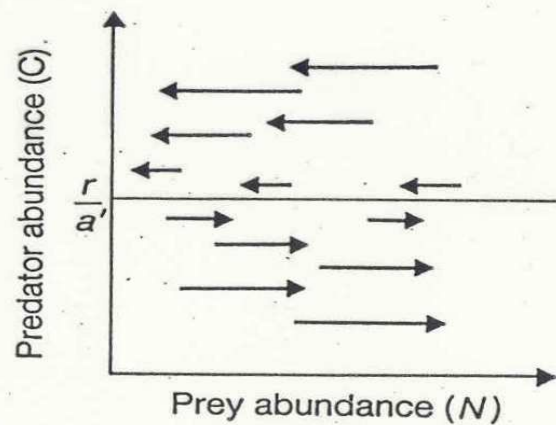
$$\frac{dN}{dt} = rN - aCN$$

predátor C :

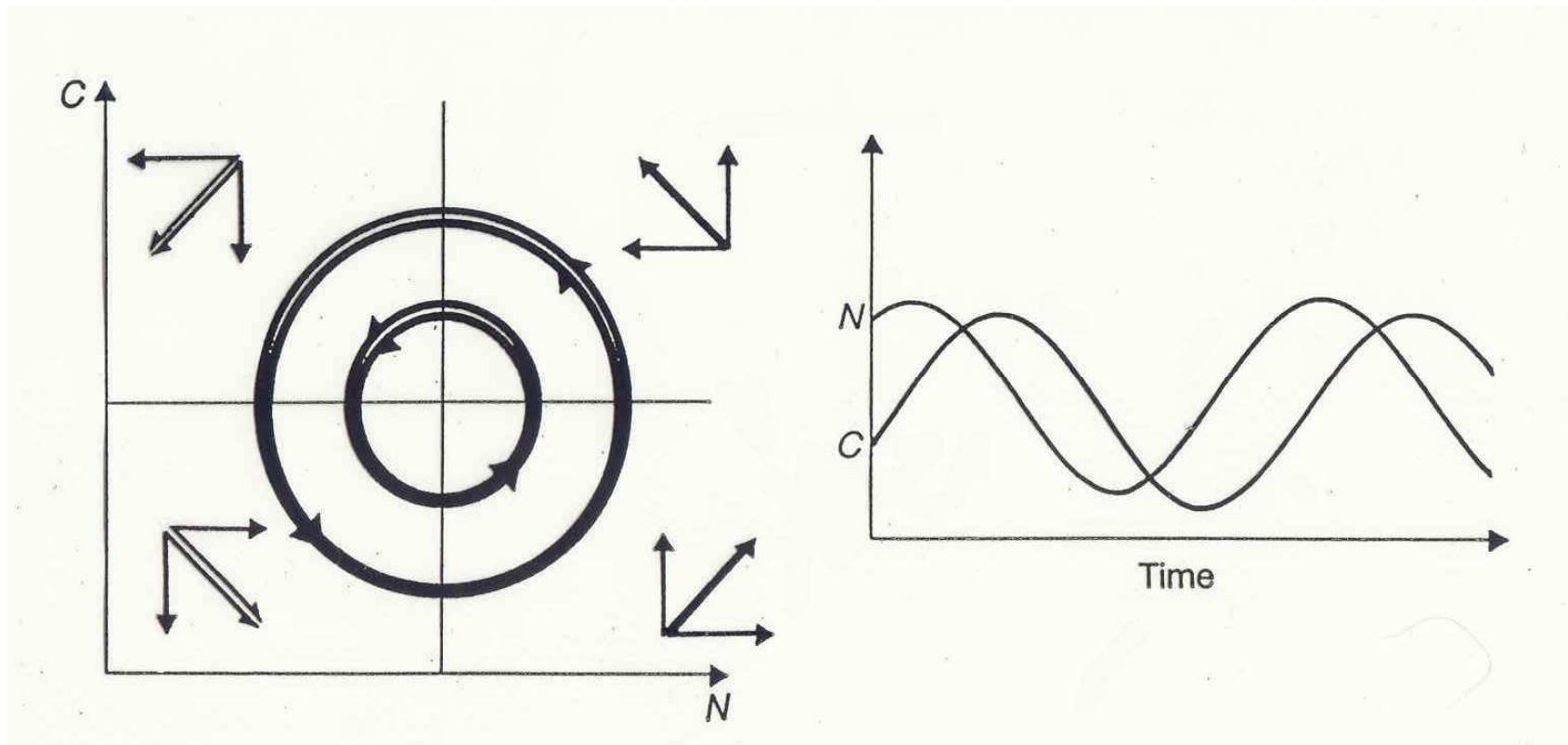
$$\frac{dC}{dt} = f \cdot aCN - qC$$

$$\frac{dN}{dt} = 0 \rightarrow C = \frac{r}{a}$$

$$\frac{dC}{dt} = 0 \rightarrow N = \frac{q}{f \cdot a}$$



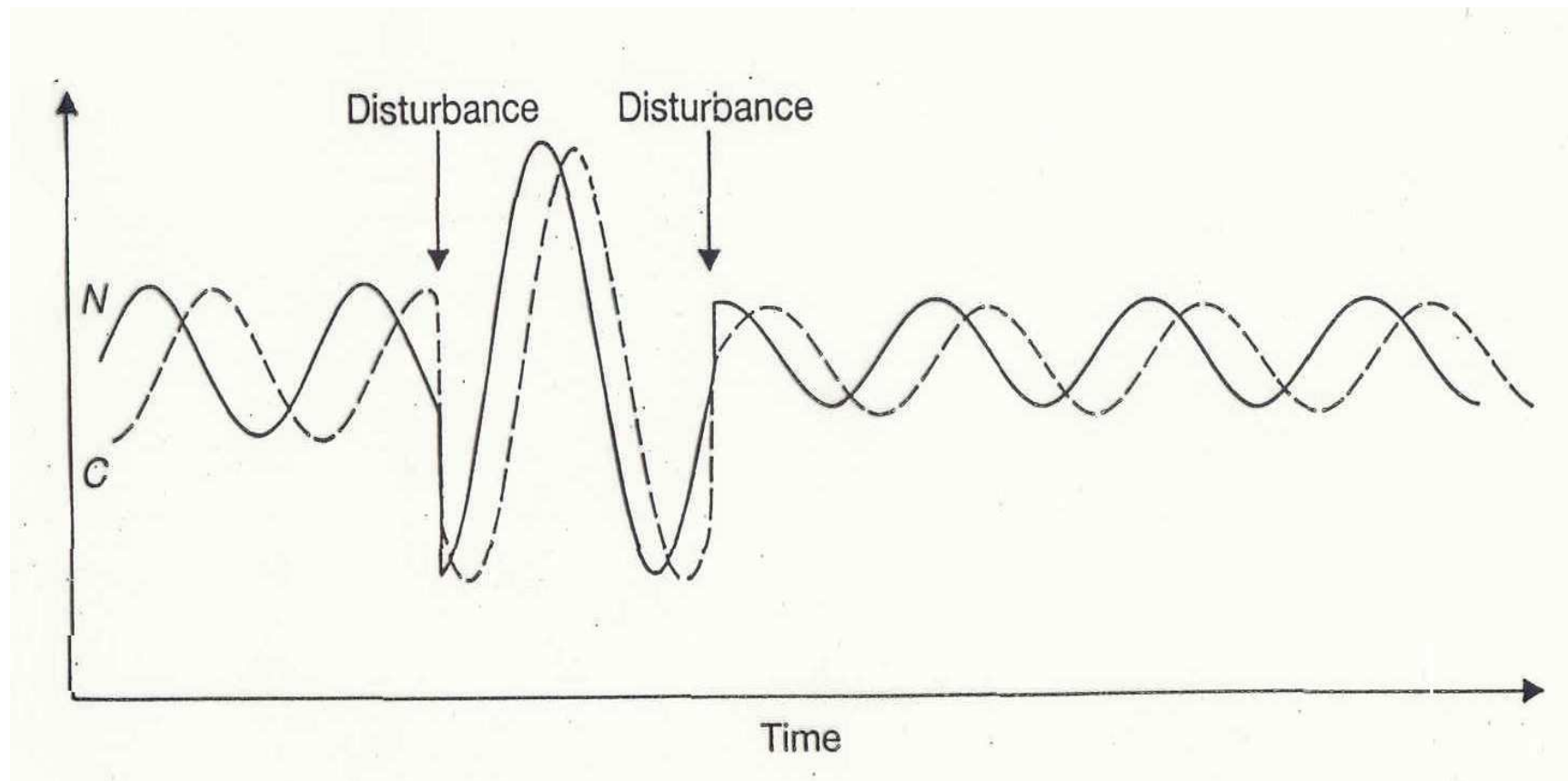
Sdružením současných změn obou populací lze vyložit vznik cyklických a navzájem fázově posunutých oscilací obou populací.



Co vyvolají změny parametrů,
co vyvolají zásahy do systému zvenčí :

- zásahy zvenčí jsou pro některou ze zúčastněných populací (případně obě) disturbancemi, které vychýlí jejich abundance buď nahoru nebo dolů, podle charakteru disturbance a podle toho, kterou z populací zasáhnou ...
- nová disturbance může opět oscilace změnit ...

Disturbance, která zasáhne populaci kořisti nebo populaci dravce, způsobí změnu amplitudy oscilací (změnu velikosti kolísání hustot populací dravce a kořisti).



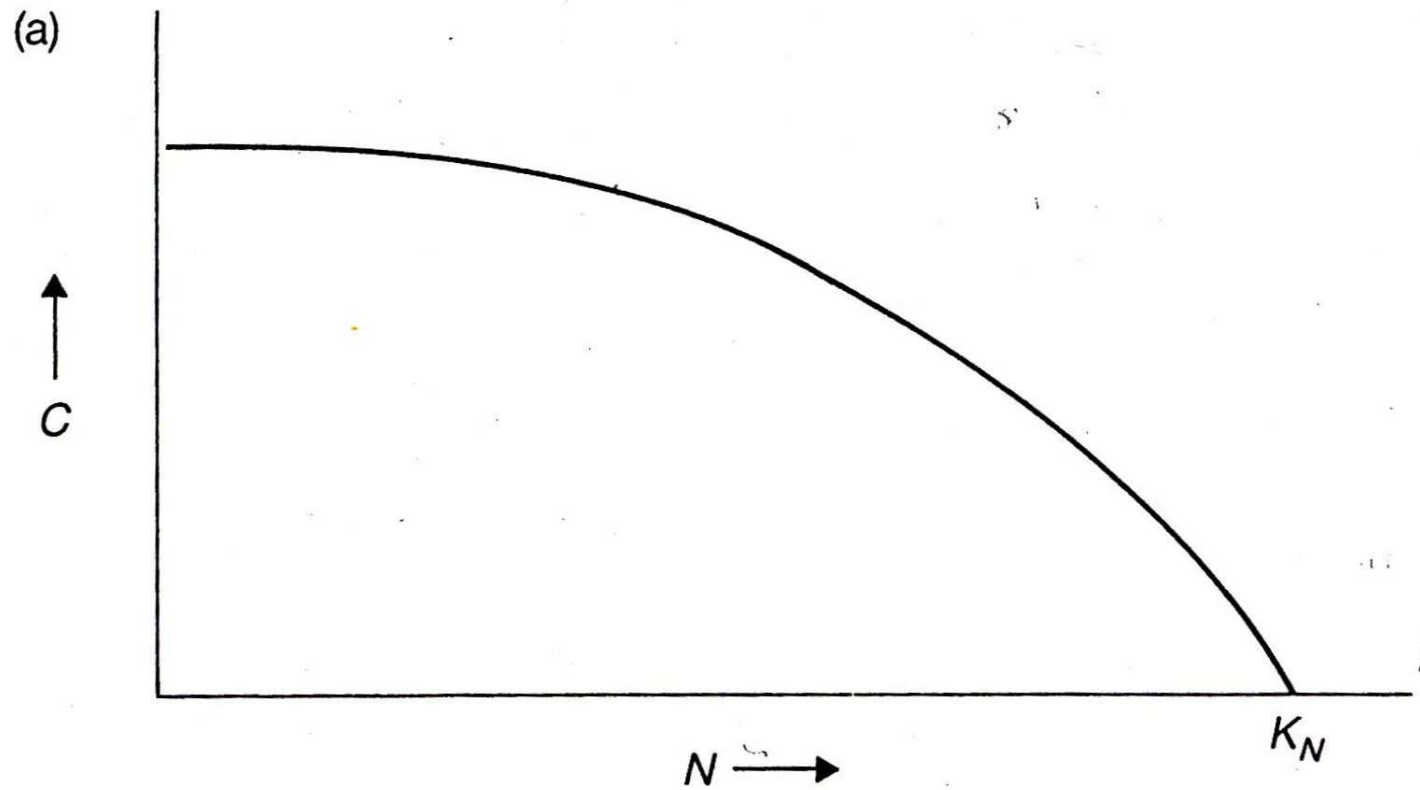
Co vyvolá samoregulace v populacích kořisti a dravce ?

- zjednodušený model Lotky a Volterry vychází z předpokladu nulových isoklin nezávislých na hustotě populace kořisti nebo populace dravce
- v realitě je třeba počítat s vnitrodruhovou kompeticí v populacích obou zúčastněných druhů
- průběh nulové isokliny je tedy závislý na hustotě (density-dependent), v populaci existuje autoregulace nezávisle na predáčním vztahu

Co vyvolá autoregulace v populacích kořisti a dravce ?

- pro populaci kořisti viz následující schema průběhu nulové isokliny růstu populace, kde :
- C je hustota predátora
- N je hustota kořisti
- K_N je nosná kapacita prostředí pro populaci kořisti, tedy maximální hustota populace kořisti za nepřítomnosti predátora

nulová isoklina růstu populace kořisti s autoregulací



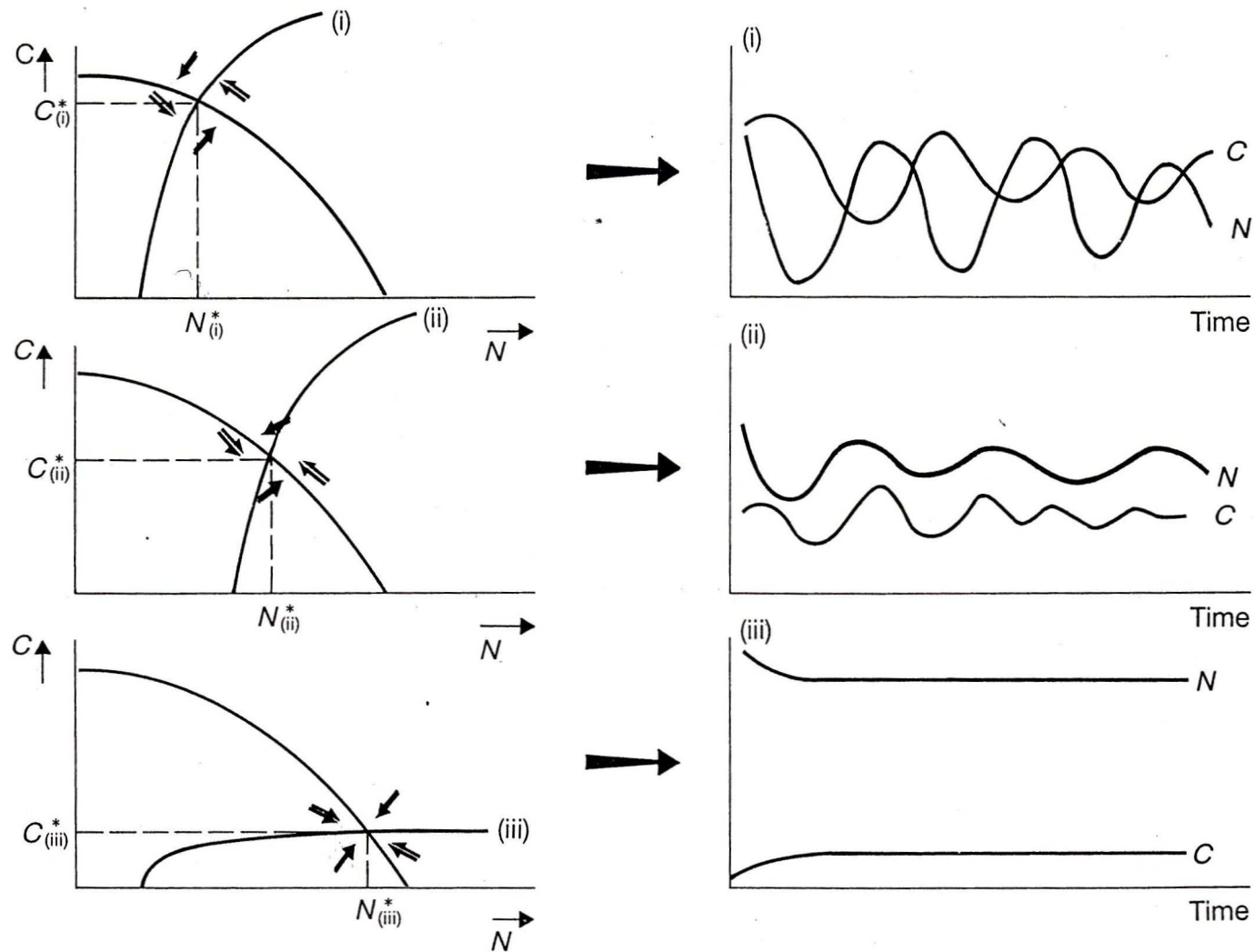
kombinace autoregulačních mechanismů v obou populacích :

- obdobně lze předpokládat nějakou úroveň vnitrodruhové kompetice a tedy „samoregulace“ nezávislé na kořisti i v populaci dravce
- - v různé míře (tři části následujícího schematu)
- ve třech variantách je postupně uplatněna vždy větší míra autoregulace predátora
- C^* , N^* jsou po řadě rovnovážné hustoty dravce a kořisti

kombinace autoregulačních mechanismů v obou populacích :

- schema (i) s poměrně malou autoregulací dravce vede k nejméně stabilnímu stavu s velkými oscilacemi dravce i kořisti, s nejvíce dravci a nejméně kořisti
- schema (ii) odpovídá méně „účinnému“ dravci o menší hustotě a vede větší hustotě kořisti a menším oscilacím
- silná autoregulace dravce (iii) může oscilace eliminovat, N^* se blíží K_N a dravce je málo

kombinace autoregulačních mechanismů



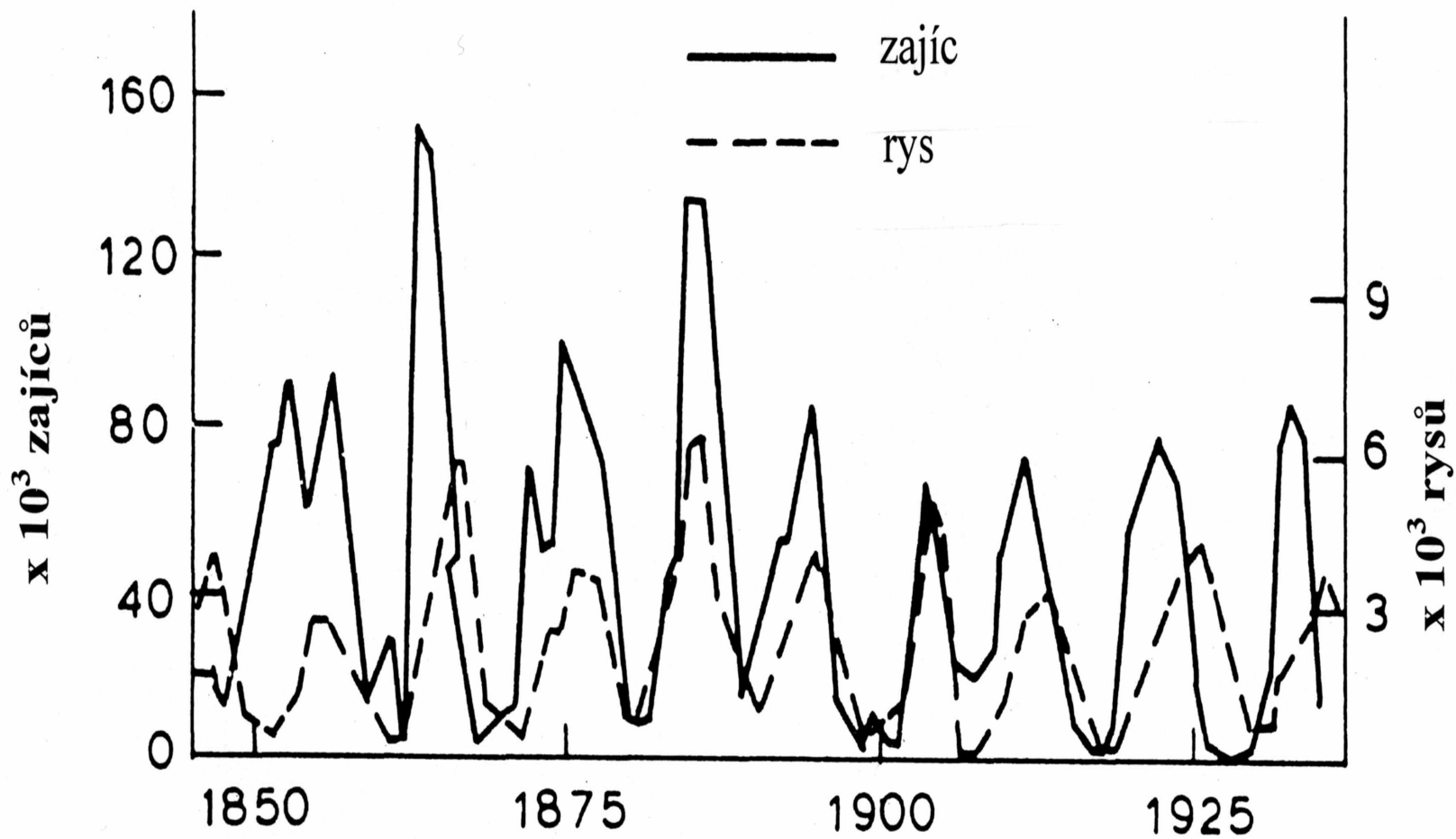
další obměny Lotka – Volterrova modelu

- detailní diskusi důsledků dalších obměn parametrů Lotka – Volterrova modelu a předpokladů o charakteru vztahů mezi zúčastněnými druhy viz na př. Begon, Harper a Townsend (české vydání 1997), kap. 10
- na př. vliv heterogenity (vede ke stabilitě), vliv agregace, různé typy funkční odpovědi, atd.

zpět k osudu zajíců měnivých :

- Obvykle desetileté cykly zajíce měnivého (*Lepus americanus*) v severských lesích a jejich vazba na cykly rysa kanadského (*Lynx canadensis*) jsou zdokumentovány od poloviny 19.stol. Rys je specializovaným predátorem zajíce měnivého a jeho populace osciluje se zpožděním za oscilacemi populace zajíce
- dnes jeden z nejdůkladněji prostudovaných vztahů dravec – kořist a současně herbivor a jeho životní prostředí,
díky řadě prací C.J. Krebsa a jeho školy

Lynx canadensis x Lepus americanus



Lynx canadensis x *Lepus americanus*



(rys – zajíc – severský les):

K pochopení cyklu oscilací je třeba zahrnout tři potravní úrovně : rysa, zajíce a jeho rostlinnou potravu. Navíc oscilace mají dopad i na další druhy v ekosystému severského lesa.

následující grafy jsou ze serie prací Krebsse et al.
(1985, 1986, 1995, 2001)

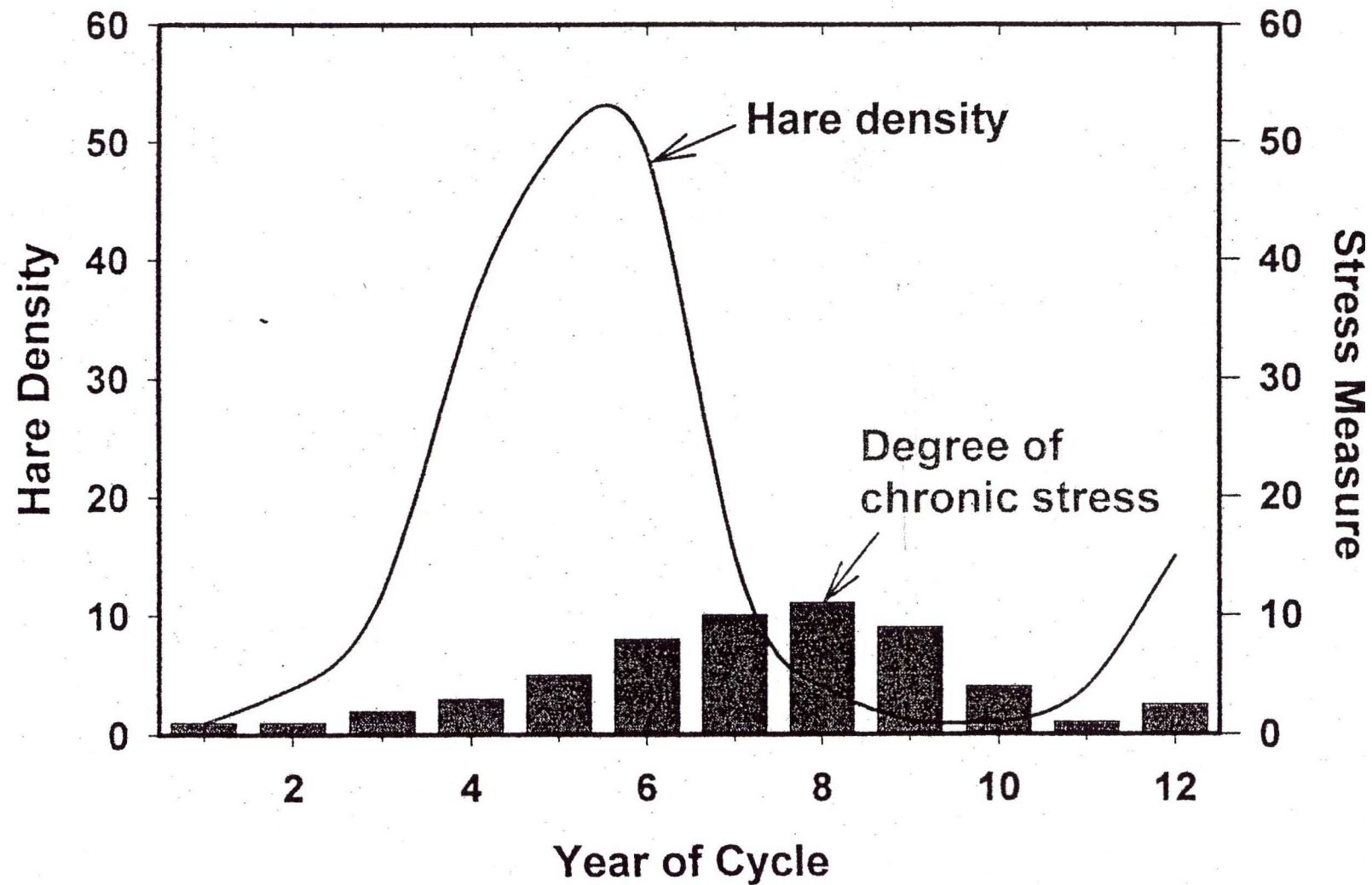
(rys – zajíc – severský les):

V době populačního maxima se začne v populaci zajíce uplatňovat chronický stres :

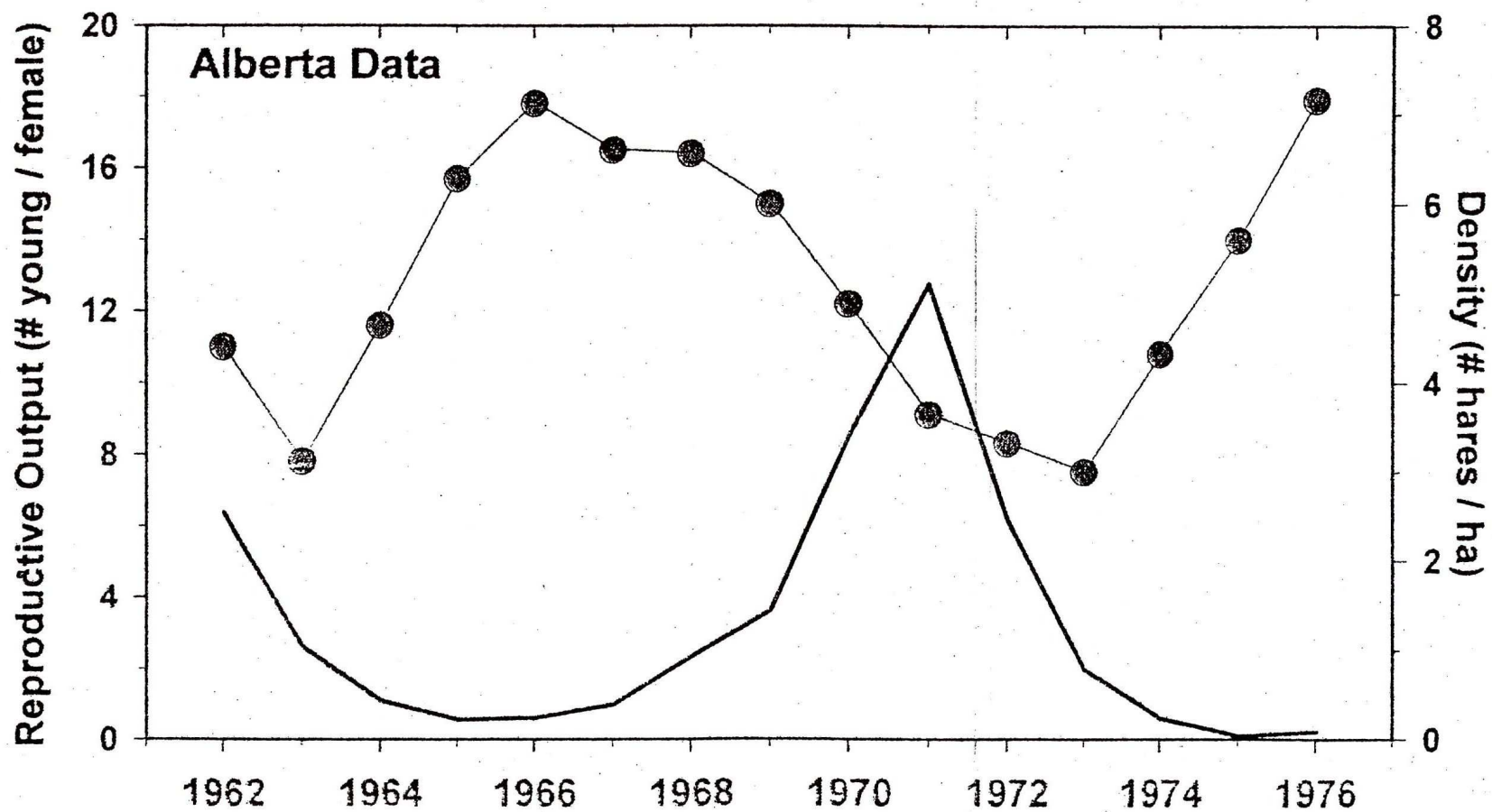
Chronický stres je vyvolán rostoucí kompeticí o potravu v zimě, rostoucím tlakem množících se predátorů, větším výskytem parazitů a chorob v početné populaci.

Výsledkem je výrazný pokles počtu mláďat na polovinu i pravděpodobnosti přežití mláďat i dospělých a cyklický pokles populace v následných létech.

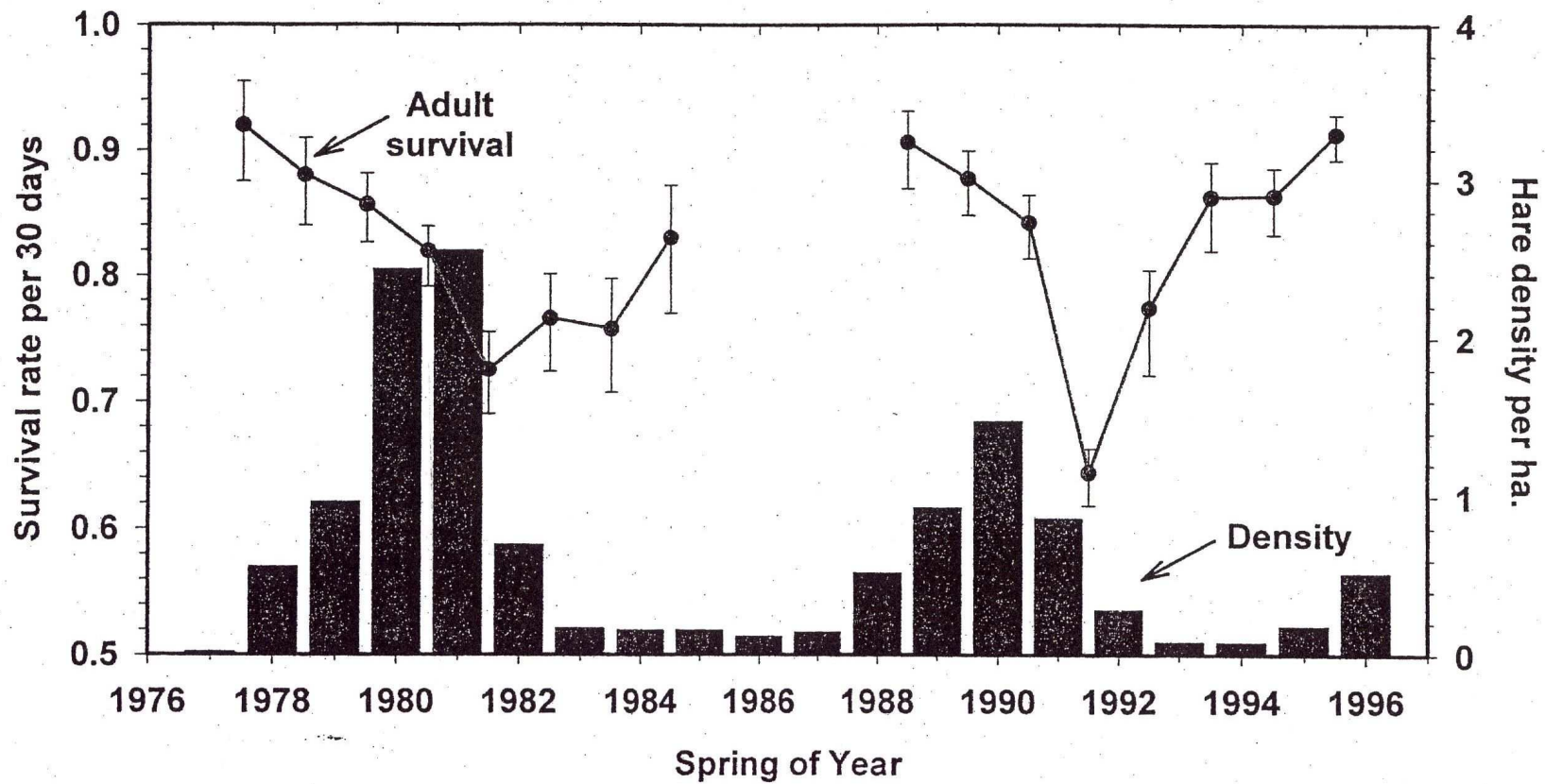
hustota populace zajíců a míra stresu



počet mlád'at na 1 ♀ (plné kroužky)
a hustota populace zajíce (silná čára)



mortalita dospělých (podíl přeživších po 1 měsíci)
a hustota populace zajíce (plné sloupce)



(vliv vyloučení predátorů a přídavku potravy na přežití)

- Podíl predátorů a vliv doplňkové potravy byly studovány na dvou lesních územích o ploše 1 km²
- plochy byly uzavřeny pro pozemní predátory, ale ne zcela nedostupné pro ptačí predátory – k jejich omezenému přístupu byly použity nesouvisle napjaté rybářské sítě a vlasce
- jako navýšení potravních zdrojů byly použity větve z vyšších pater smrku stříbrného – nízké větve a semenáčky obsahují kafr proti okusu

smrk pichlavý *Picea glauca*

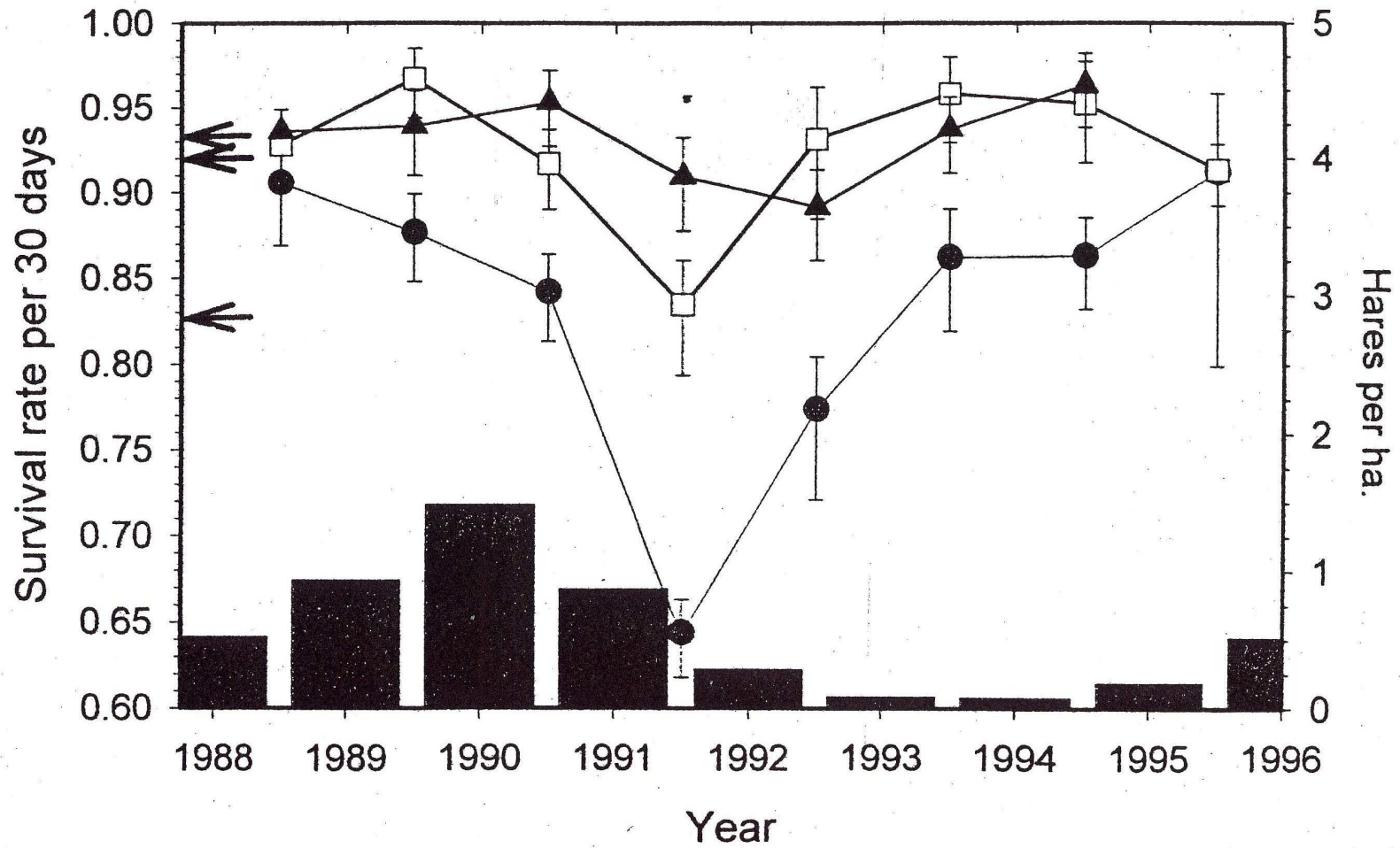


(vliv vyloučení predátorů a přídatku potravy na přežití)

- plné sloupce : hustota populace zajíce na 1 ha
v jednotlivých letech
- křivky : přežívání = průměrný podíl zajíců
přežívajících po 1 měsíci, a to :
- plné kroužky : kontrolní populace
- prázdné čtverce : vyloučení predátorů
- plné trojúhelníky : vyloučení predátorů + dodání
potravy

(- následující graf ...)

vliv vyloučení predátorů a přidavku potravy na přežití



(rys – zajíc – severský les):

Bylinná potrava zajíce v létě není limitujícím faktorem. Tím je potrava až v zimě: výhonky břízy, podstatně méně vrby (salicyláty) a velmi málo mladé smrčky (*Picea glauca*) obsahující kafr. Starší větve vyvrácených smrků jsou silně konsumovány.

Experimentální vyloučení dravců spolu s dodáním potravy má efekt pouze v době poklesu populační hustoty.

Dodání minerálních živin rostlinám (efekt v létě) se na populaci zajíce prakticky neprojeví.

(rys – zajíc – severský les):

S rostoucí hustotou působí v populaci zajíce chronický stres vyvolaný rostoucí kompeticí o potravu v zimě, rostoucím tlakem predátorů i větším výskytem parazitů a chorob v početné populaci.

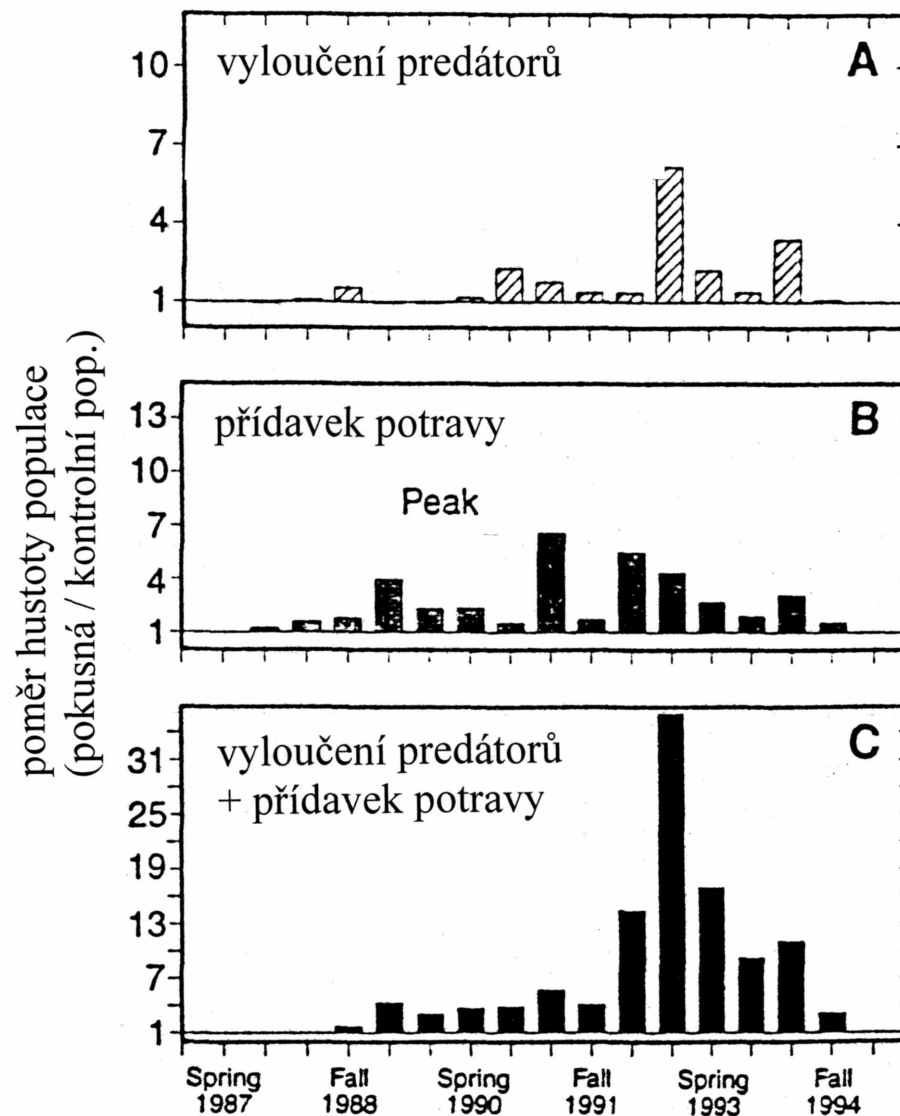
Výsledkem je výrazný pokles počtu mlád'at i pokles pravděpodobnosti přežití mlád'at i dospělých a cyklický pokles populace v následných létech.

zajíc – rys :

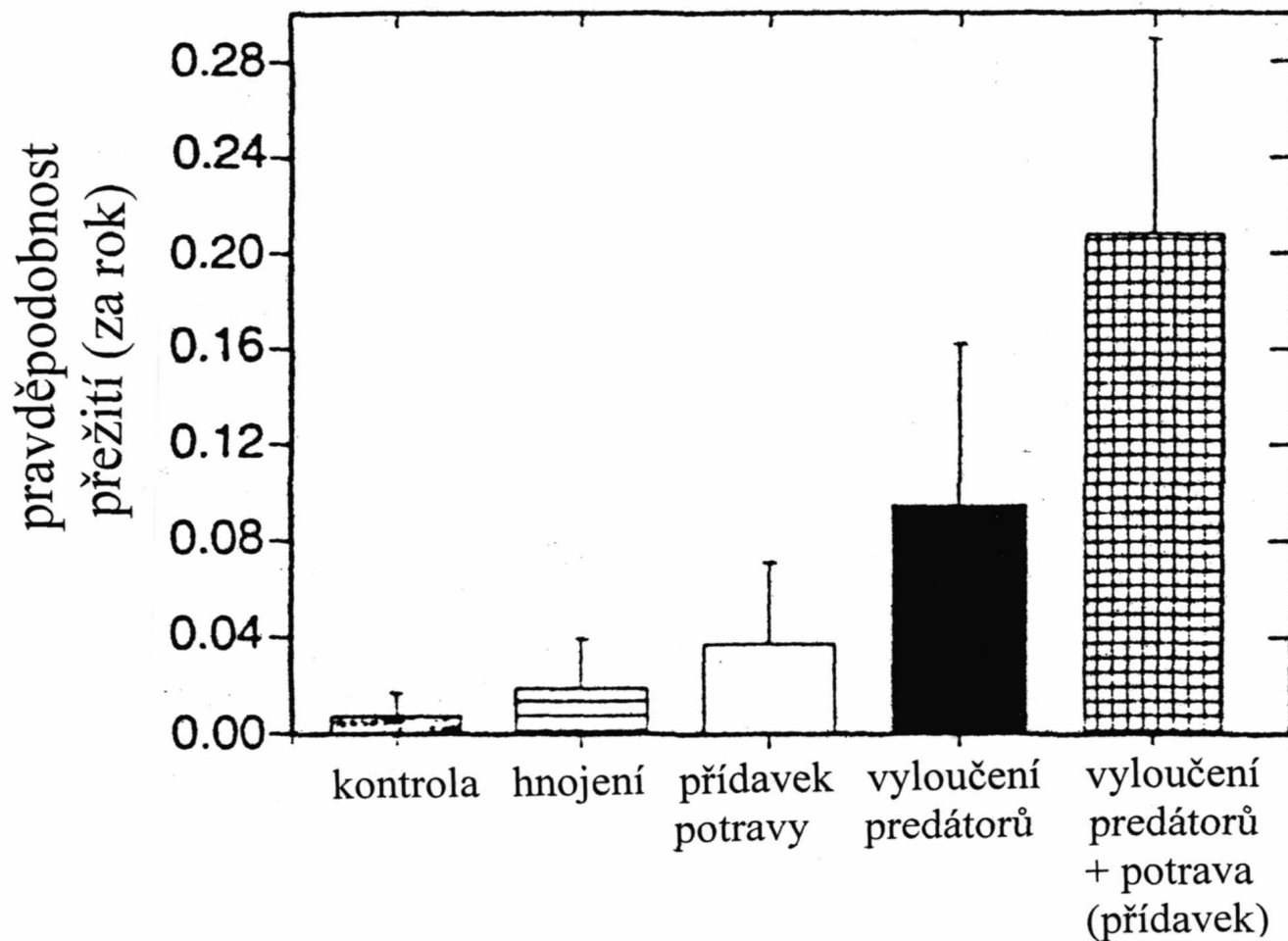
Výsledek

pokusného dodání
potravy a
vyloučení větších
predátorů (včetně
rysa)

na hustotu populace
zajíce měnivého v
době poklesu jeho
populace



Vliv jednotlivých pokusných zásahů na pravděpodobnost přežití zajíce měnivého



(rys – zajíc – severský les):

- i když predace rysem je jedním z faktorů, podílejících se na stresovém stavu populace zajíce v období gradace jeho hustoty, je přibližně desetiletý cyklus kolísání hustoty populace zajíce měnivého vnitřním cyklem s limitací především dostupností potravy v zimě (v létě je potravy pro zajíce dostatek)
- hustota populace rysa kanadského sleduje oscilace hustoty populace zajíce měnivého s časovým zpožděním

Využití predátorů v aplikované ekologii :

- obvykle k potlačení rozvoje zavlečeného invazního druhu jeho specifickým predátorem
- protože jde o zcela jiná společenstva, vyžaduje to důkladné ověření nejen účinku nasazeného predátora na cílový nežádoucí druh, ale i na jiné druhy společenstva

Využití predátorů v aplikované ekologii : záchrana citrusových plantáží Kalifornie po zavlečení červce *Icerya purchasi*

- červec perlovec zhoubný se dostal do Kalifornie z Austrálie před rokem 1872
- během 15 let přes snahy o chemickou eliminaci vedl téměř k úpadku citrusových kultur Kalifornie
- A. Koebele (Div.Entomol., US Dept.Agriculture) hledal 1888 v Austrálii parasity červce : např. dipteru *Cryptochaetum* (neosvědčila se)
- navíc dovezl i dravé slunéčko vedalia *Rodolia cardinalis*, které je predátorem červce *Icerya*

Icerya purchasi



Icerya purchasi + nymfy



slunéčko vedálie *Rodolia cardinalis*



slunéčko vedálie *Rodolia cardinalis*



červec *Icerya purchasi* x slunečko *Rodolia cardinalis*

- po namnožení bylo v r. 1989 vypuštěno asi 10.000 sluneček
- během dvou let eliminovala *Rodolia* červce v celé Kalifornii
- náklady asi \$ 1.500, úspory škod miliony \$\$ ročně
- eliminace červce ovšem znamenala zánik většiny populací slunečka vedalia – jeho udržení je závislé na existenci kořisti

červec *Icerya purchasi* x slunečko *Rodolia cardinalis*

- když se začal používat DDT na jiné škůdce, červec se znovu objevil : DDT ničilo vedalii
- dnes reservoár červce na některých jiných rostlinách : jabloně, janovec *Sarothamnus scoparius* - na nich se z neznámých důvodů slunečko vedalia nezdržuje a tím se udržuje jistá malá populace červce
- úspěšná aplikace vedalie k eliminaci červce odstartovala éru biologického boje se škůdci

Kdy je eliminace cílového druhu hmyzím predátorem úspěšná ?

- Dixon (2000) vyhodnotil přes 600 pokusů o regulaci červců a 155 pokusů o regulaci mšic slunéčky
- 53 regulací červců a jen 1 pokus o regulaci mšic bylo úspěšných
- proč slunéčka úspěšně potlačí populaci červců a nezvládnou populaci mšic ?
- klíč je v poměru délky generačních dob

Kdy je eliminace cílového druhu hmyzím predátorem úspěšná ?

- klíč je v poměru délky generačních dob :
- Kindlmann a Dixon (1999) simulovali efekt různého poměru délek generační doby dravce a kořisti
- čím je délka generační doby dravce bližší délce generační doby kořisti, je efekt predace větší
- mšice mají mnohem kratší generační dobu než slunéčka

Využití predátorů v aplikované ekologii :
likvidace zavlečených **opuncí v Australii**
vysazením můry *Cactoblastis cactorum*

- 1788 byly do Austrálie dovezeny **opuncie** (jako živná rostlina pro pěstování červce košenilového)
- později vysazovány do živých plotů
- postupně 26 sp., hl. *Opuntia stricta*
- šíří se semeny (15 let) i úlomky rostlin
- další výhody : celá rostlina fotosyntetisuje, má **CAM**, na konci sucha hned obnoví fotosyntezu, málo strukturálních pletiv (mělké kořeny), = perfektní **oportunist**

opuncie (prickly pear) v Australii

- během sta let znehodnotily opuncie na čtvrt milionu km² hustě zarostlých pozemků
- náklady na likvidaci 10x vyšší než cena pozemků
- hledány vhodné druhy hmyzích herbivorů :
- na 50 sp., na př. ploštice *Dactylopius* - účinná vůči *O. vulgaris*, ale ne vůči *O. stricta*
- z Argentiny dovezena můra *Cactoblastis cactorum* – její housenky hlodají v kaktusech a vnášejí bakteriální a houbovou infekci

Opuntia stricta



Opuntia stricta



Cactoblastis cactorum



Cactoblastis cactorum



opuncie (prickly pear) v Australii

- po namnožení 1926 rozšířeny asi 2 miliony vajíček na 19 lokalit východní Austrálie
- během tří let se motýl rychle množil
- 1930 – 1931 prakticky zlikvidoval opuncie
- po zničení opuncí populace motýla rychle poklesla
- to vedlo k regeneraci populací opuncí a opět vzrůstu populací motýla a oscilacím
- v současnosti existuje rovnováha :

opuncie (prickly pear) v Australii

- rovnováha je založena na agregovaném výskytu opuncí i agregovaném způsobu rozmnožování můry *Cactoblastis cactorum* :
- vajíčka můry jsou kladena hromadně jen na některé jedince opuncie, housenky se nepřemísťují na opuncie dál než na 2 m, hostitelskou rostlinu zcela zničí
- výsledkem je přežívání malého množství některých jedinců opuncí a zajištěný reservoir pro mūru

zavlečené invazní druhy rostlin :

- do Severní Ameriky byly zavlečeny běžné evropské druhy rostlin :
- např. kyprej vrbice *Lythrum salicaria* (šíří se v mokřadech a vytlačuje místní druhy) nebo třezalka tečkovaná *Hypericum perforatum* – u nás ceněna jako léčivá rostlina, v Americe zarůstá pastviny

Využití predátorů v aplikované ekologii :
potlačení šíření třezalky zavlečené do států
západního pobřeží USA

- kolem roku 1900 byla vysazena třezalka tečkovaná (*Hypericum perforatum*, Klamath weed) poblíž řeky Klamath v Kalifornii
- během asi půl století třezalka zarostla přes osm tisíc km² pastvin
- vytlačuje travní porosty
- ve větším množství jedovatá pro dobytek
- dráždí tlamy krav a ovcí

třezalka tečkovaná v Kalifornii

- v Evropě na třezalce žije přes 600 sp. herbivorů, ale 2 sp. vhodné :
- 1944 dovezeny z Evropy mandelinky *Chrysolina quadrigemina* a *C. hyperici*
- jejich larvy žerou v zimě basální listy třezalky, na jaře způsobují defoliaci – do kořenů nejdou zásobní látky
- po třech letech rostlina hyne
- po 25 letech od vysazení (zvl. *C. quadrigemina*) je třezalka jen na cca 0,5 % původního území

třezalka tečkovaná *Hypericum perforatum*



třezalka tečkovaná *Hypericum perforatum*



mandelinka *Chrysolina quadrigemina*



mandelinka *Chrysolina quadrigemina*



třezalka tečkovaná v Kalifornii

- třezalka preferuje výslunná stanoviště
- na nich je také osídlována mandelinkami r. *Chrysolina*, které kladou vajíčka na slunných stanovištích
- výsledkem je přežívání třezalky na stinných stanovištích, na nichž není kontrolována mandelinkami, ale teplotou a srážkami
- rovněž ve vlhčích oblastech na úpatí vysokých hor převládá z obou mandelinek *C. hyperici*, která třezalku dosti nepoškozuje