

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta**

Katedra ekologie a hydrobiologie



Bakalářská diplomová práce

Kompromis reprodukce a přežití predace při působení Allee efektu

Viola Pavlová

Školitel: Ing. Luděk Berec, Dr.

2007

Pavlová, V. 2007: Kompromis reprodukce a přežití predace při působení Allee efektu. [Trade-off between reproduction and surviving predation in a population subject to an Allee effect.– Bachelor Thesis, in Czech] – 40 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

V této práci byla provedena rešerše literatury o působení Allee efektu v populaci při rozmnožování, při přežívání predace a také o kompromisu mezi reprodukcí a přežitím predace. Dále jsme sestavili matematický model populace kořisti s těmito dvěma Allee efekty a vazbou predace na reprodukci a řešili je jak analyticky, tak numericky ve dvou mírně odlišných variantách, a to jak pro druh s nerozlišeným pohlavím, tak pro druh s dvěma pohlavími.

Annotation:

A literature review on Allee effects related to reproduction and survival of predation and also on a trade-off between reproduction and surviving predation was conducted. Also, we have constructed a mathematical model of a prey population with the two Allee effects and with the trade-off, and solved it both analytically and numerically. We solved two slightly different versions of the model, a one-sex version and a two-sex version.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 1.5.2007

Viola Pavlová

Poděkování:

Děkuji svému školiteli za uvedení do světa matematických modelů a trpělivé vedení a také děkuji svým rodičům za vynikající pracovní prostředí a všemožnou podporu v průběhu vzniku této práce.

Obsah:

1 Úvod	5
2 Predace a hustota populace kořisti	6
2.1 Hustota kořisti a potravní chování predátora	6
2.2 Hustota kořisti a chování kořisti, obrana a ochrana před predátory	7
2.3 Selektivita predace vůči pohlaví a různá náchylnost jedinců k predaci	8
2.4 Modelování Allee efektu v souvislosti s predací	8
3 Pozitivní závislost úspěšnosti rozmnožování na hustotě populace a pozitivně hustotně závislé aspekty rozmnožování	9
3.1 Poměr pohlaví, systém páření a Allee efekt	12
3.2 Modelování růstu populace s Allee efektem při rozmnožování	12
4 Kompromis rozmnožování a přežití predace	13
4.1 Modelování kompromisu reprodukce a přežití predace	15
5 Analýza modelu pro druh s nerozlišeným pohlavím	16
5.1 Logistický růst	16
5.2 Allee efekt při rozmnožování	17
5.3 Allee efekt díky predaci	17
5.4 Allee efekt při rozmnožování a díky predaci	18
5.5 Kompromis reprodukce a přežití predace	20
6 Analýza modelu dvoupohlavního systému	23
6.1 Logistický růst	23
6.2 Allee efekt při rozmnožování a díky predaci	24
6.3 Kompromis reprodukce a přežití predace	25
7 Diskuse	28
8 Závěr	31
9 Literatura	32
10 Přílohy	37
10.1 Agregační odpověď predátora a Allee efekt	37
10.2 Případová studie	37
10.3 Podmínky existence silného Allee efektu pro model (5.2)	39
10.4 Analýza modelu (5.1) s parametry λ , P a h	40

1 Úvod

U většiny druhů živočichů je pro úspěšné rozmnožení zapotřebí dvou jedinců. Pro některé z těchto druhů lze navíc v literatuře nalézt doklady pro jeden či více z následujících tří jevů:

1. Pravděpodobnost jedince, že nepodlehne predaci, se zvyšuje s hustotou populace.
2. Pravděpodobnost, že se jedinec (zejména samice) rozmnoží, se zvyšuje s hustotou populace.
3. Snížená aktivita při rozmnožování snižuje pravděpodobnost podlehnutí predaci, případně snížení rizika predace snižuje úspěšnost reprodukce.

Zatím se však v žádné studii nepodařilo nalézt druh, u kterého by se všechny tyto jevy vyskytly současně. Říkejme mu proto hypotetický druh (dále HD).

V následujících kapitolách představíme mechanismy, které vedou k uvedeným jevům. V prvním a druhém případě se jedná o pozitivní závislost (složky) fitness na hustotě populace, tedy tzv. Allee efekt (Courchamp et al. 1999, Berec et al. 2007). Zde je nutno rozlišit tzv. demografický Allee efekt, kdy pozitivní vliv hustoty je tak rozsáhlý a určující, že přímo ovlivňuje růstovou rychlost populace, a tzv. komponentní Allee efekt, kdy se vzrůstající hustotou roste některá ze složek fitness jedinců (tato akcelerace může, ale nemusí, být vyvážena zhoršením jiné složky fitness, a proto může být celkový dopad na růstovou rychlost populace různý).

Hlavním cílem této práce je zkonstruovat a analyzovat matematický model, který nám pomůže určit, zda existuje kritická hustota populace HD, pod kterou se za daných podmínek nedokáže rozmnožit dostatek jedinců tohoto druhu tak, aby se populace přirozeně obnovovala. Budeme tedy hledat rovnovážné hustoty populace HD a určovat jejich stabilitu a to při různé míře propojení nebezpečí predace a rozmnožování.

Specifické cíle této bakalářské práce jsou následující:

1. Seznámit se s problematikou Allee efektu.
2. Provést rešerši ekologické literatury na téma kompromis mezi reprodukční aktivitou organismů a jejich náchylností k predaci.
3. Seznámit se se základními principy matematického modelování populační dynamiky a základy programování.
4. Sestavit a analyzovat jednoduchý model populační dynamiky systému dravec-kořist s konstantní hustotou populace dravce, který bude zahrnovat kompromis reprodukce a přežití predace při působení Allee efektu.

2 Predace a hustota populace kořisti

Existuje mnoho případů, kdy je jedinec lépe chráněn před predací při vyšší hustotě své populace. Jedná se buď o takzvaný „dilution effect“, kdy se pravděpodobnost přežití každého jedince zvyšuje spolu s hustotou kořisti díky saturačnímu potravnímu chování predátora (Gascoigne & Lipcius 2004a), nebo plynou výhody vyšší populační hustoty ze zlepšení efektivity obrany před predátorem, ať už pasivní (např. hejnování ryb; Nottestad & Axelsen 1999), nebo aktivní (mobbing, falanga, apod.; Veselovský 2001, 2005).

2.1 Hustota kořisti a potravní chování predátora

Pravděpodobnost přežití jedince kořisti závisí na potravním chování jeho predátora, které zase závisí na hustotě kořisti. Tato závislost se tradičně charakterizuje tzv. funkční odpovědí predátora (tab.2.1).

První a druhý typ funkční odpovědi predátora zvyšují, nebo aspoň nesnižují, pravděpodobnost přežití jedinců kořisti se vzrůstající hustotou populace. To je způsobeno prostým poklesem procentuální mortality v populaci. Přítomost ostatních jedinců kořisti dává každému z nich větší naději, že přežijí a rozmnoží se dříve než je predátor nalezne (Gascoigne &

Funkční odpověď	Počet jedinců ulovených za jednotku času jedním predátorem	Důsledky pro pravděpodobnost přežití jedince kořisti	Allee efekt
I. lineární	pod kritickou hustotou kořisti lineární, nad ní konstantní	pod kritickou hustotou kořisti je konstantní, nad ní roste hyperbolicky k asymptotě	ano
II. saturační	s rostoucí hustotou kořisti se zvyšuje hyperbolicky k asymptotě	se zvyšující se hustotou kořisti roste strměji k asymptotě	ano
III. sigmoidální (switching)	při vyšších hustotách kořisti asymptoticky, při nižších se predátor orientuje na jinou kořist	nejnižší je při středních hustotách, při nízkých i velmi vysokých hustotách kořisti roste	ne

Tabulka 2.1: Funkční odpověď a Allee efekt

Lipcius 2004a). Saturační typ funkční odpovědi (obr. 2.1) zodpovědný za vznik nejvýraznějšího Allee efektu je považován v přírodě za velmi běžný, a to nejen u herbivorů (Gross et al. 1993), ale i u predátorů v pravém slova smyslu (Gascoigne & Lipcius 2004a). Agregace kořisti, tj. zvýšení populační hustoty v určitém místě, tedy může být výhodná (nehledě na další pozitivní efekty jako facilitace zdroje potravy, apod.). Například lýkožrout *Ips pini*, napadající zejména nemocné dřeviny, se agreguje i přesto, že efekt facilitace zdroje nevyužívá, zřejmě kvůli úniku před predací (na rozdíl od jiných dřevokazných herbivorů napadajících zdravé rostliny; Aukema & Raffa 2004). V menších stádech mohou být

jednotliví sobi karibu více ohroženi predací, protože při setkání stáda s predátorem podlehl jeden jedinec, nehledě na velikost stáda (Wittmer et al. 2004).

Chování predátora samozřejmě závisí na druhu kořisti a způsobu jejího získávání. Hustota kořisti ovlivní více (u dravce specialisty) či méně (u generalisty) i populační charakteristiky predátora, tj. hustotu

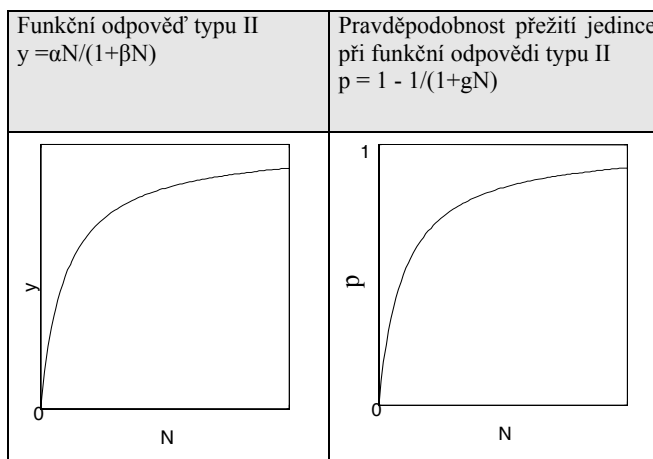
jeho populace a její růstovou rychlost, což v konečném důsledku opět ovlivní predanční tlak. V případě specialisty je v dlouhodobém časovém měřítku nutné zohlednit i numerickou odpověď predátora.

Predátoři se mohou v místě s vyšší hustotou kořisti seskupovat (agregační odpověď), v důsledku čehož může docházet k dalším interakcím jak pozitivním (facilitace zdroje), tak negativním (kompetice). Agregace může dále zvyšovat intenzitu Allee efektu u kořisti, nebo jej naopak tlumit (příloha 10.2). Je však obtížné a pro nás neúčelné zohlednit každou z výše uvedených interakcí zvlášť. Budeme proto uvažovat, že výsledná rychlost konzumace kořisti na jednoho predátora je charakterizována „zobecněnou“ funkční odpovědí a vliv těchto interakcí je již zahrnutý v příslušných parametrech. Pro modelování vzniku Allee efektu díky predaci dále použijeme funkční odpovědi typu II.

2.2 Hustota kořisti a chování kořisti, obrana a ochrana před predátory

Efektivita kolektivní obrany konzumentů se zvyšuje s počtem účastníků a přitom vklad každého z jedinců se snižuje. Více jedinců kořisti zaznamená predátora dříve. Například u ovce tlustorohé (*Ovis canadensis*) bylo prokázáno, že v menším stádu tráví sledováním okolí každý jedinec více času na úkor krmení, než ve stádu větším. Přitom kolektivní ostražitost stáda zůstává ve větším stádu vyšší. Zvířata jsou také klidnější, tj. méně ostražitá, s klesající vzdáleností mezi příslušníky stáda (Mooring 2004).

Velké hejno ryb, ptáků nebo stádo býložravců umožňuje jedincům využít ostatní jako bariéru před predátorem a také predátora zmást (tzv. „confusion effect“). Predátor obtížněji oddělí z hustého hejna jedince, střet se stádem může znamenat i nebezpečí ohrožení jeho života. Leckdy dokáže dostatečný odpor ze strany kořisti, např. ptačí mobbing, predátora od



Obr. 2.1: Funkční odpověď typu II a důsledky pro pravděpodobnost přežití predace (podle Gascoigne & Lipcius 2004a).

útoku úplně odradit (Veselovský 2005) nebo jej i zabít (Saito 1986). I prostorové umístění jedince v rámci hejna nebo kolonie má přímý dopad na jeho pravděpodobnost přežití predace. Centrální umístění umožňuje jedinci dozvědět se včas o napadení kolonie, jedinci na okrajích častěji podlehnou predaci. Hoogland (2006) zaznamenal u psounů *Cynomys parvidens*, že všichni jedinci ulovení v roce 2005 obývali periferní teritoria kolonie.

Tyto do jisté míry behaviorální mechanismy se mohou odrazit ve fitness jedince a dokonce i v růstové rychlosti populace. Přesto již nebude třeba zavést do modelu zvláštní člen popisující tyto interakce, protože je lze zohlednit v parametru, který popisuje rychlost hledání/lovení kořisti predátorem (viz níže).

2.3 Selektivita predace vůči pohlaví a různá náchylnost jedinců k predaci

Vychýlení poměru pohlaví může přispívat k Allee efektu při rozmnožování (kap. 3). K predaci může být určité pohlaví náchylnější kvůli svým morfologickým znakům nebo specifickému chování a aktivitám. Takto jsou často v nebezpečí samci hledající partnerku nebo během dvoření, samice naopak během inkubace a péče o potomky. U již zmíněných psounů se v průběhu pářicí sezóny zvyšuje predace na samcích, kteří se snaží o páření, zatímco u samic posléze v době březosti (Hoogland 2006). Nápadnější z partnerů může také přilákat pozornost predátora k méně nápadnému partnerovi. Možná proto samice v přítomnosti predátora raději snižují sexuální aktivitu a ignorují nápadné dvoření samečků (Evans et al. 2002). Vzhledem k variabilitě v páření a odchovávaní potomků a také různému sexuálnímu dimorfismu (samice větší u gupek vs. samice menší u kopytníků) nelze příliš generalizovat ohledně selektivity predace napříč živočišným spektrem, nicméně Boukal et al. (nepublikovaný rukopis) uvádějí, že jsou to statisticky právě samci, kteří bývají více ohroženi. V matematickém modelu lze různou náchylnost k predaci sameců a samic vyjádřit různou rychlostí hledání/lovení pro každé pohlaví a rozdílnou velikost samců a samic různou dobou zpracování.

2.4 Modelování Allee efektu v souvislosti s predací

V předcházejících odstavcích jsme popsali různé mechanismy vzniku Allee efektu ve spojitosti s predací. Už bylo zmíněno, že pro matematický popis použijeme funkční odpověď typu II z toho důvodu, že dostatečně dobře popisuje tvar požadované závislosti. Hodnoty parametrů zahrnou jak další interakce predátorů, tak kořisti samotné. Předpokládáme, že predátor je generalista, který je schopen regulovat populaci kořisti (tzv. „top-down control“), ale jeho populační charakteristiky s charakteristikami kořisti

nesouvisejí, tj. hustota predátorů zůstává v čase konstantní. Využijeme následujících parametrů: λ - rychlost hledání/lovení („searching rate“), vyjadřuje schopnost predátora kořist nalézt a ulovit, tj. počet jedinců kořisti ulovených predátorem za jednotku času, h - čas zpracování kořisti („handling time“), vyjadřuje dobu mezi započítáním a ukončením konzumace kořisti, a P - hustota predátorů. Protože při zahrnutí ostatních interakcí (agregační odpověď predátora, aktivní obrana kořisti, apod.) může být význam parametrů poněkud odlišný, zobecníme funkční odpověď použitím parametrů α a β . Člen charakterizující saturační chování predátora a tudíž mortalitu kořisti díky predaci pro jednopohlavní systém tak bude (Case 2000, Gascoigne & Lipcius 2004a):

$$\frac{\alpha N}{1 + \beta N}, \text{ případně } \frac{\lambda P N}{1 + \lambda h N}$$

Analogický člen pro model se dvěma pohlavími s různou náchylností k predaci získáme nahrazením celkového počtu jedinců konkrétním pohlavím a zavedením různých rychlostí hledání/lovení a dob zpracování pro samce (λ_M, h_M) a samice (λ_F, h_F), nebo v obecné formě použitím (α_M, β_M) a (α_F, β_F):

$$\frac{\lambda_M M P}{1 + \lambda_M h_M M + \lambda_F h_F F} \text{ a } \frac{\lambda_F F P}{1 + \lambda_F h_F F + \lambda_M h_M M}, \text{ případně } \frac{\alpha_M M}{1 + \beta_M M + \beta_F F} \text{ a } \frac{\alpha_F F}{1 + \beta_M M + \beta_F F}$$

3 Pozitivní závislost úspěšnosti rozmnožování na hustotě populace a pozitivně hustotně závislé aspekty rozmnožování

Zde se budeme věnovat těm mechanismům, které přímo souvisejí s rozmnožováním a budeme předpokládat homogenní prostředí a konstantní podmínky, tj. nebudeme uvažovat dopad omezení krmení a další vlivy. Proces rozmnožování živočicha, který se trvale nemnoží nepohlavně (příp. nemůže oplodnit sebe sama), můžeme rozdělit do několika fází:

1. Nalézt a zvolit vhodného partnera
2. Získat partnera pro sebe
3. Úspěšně kopulovat
4. Vyprodukovat co nejvíce zygot, plodů
5. Odchovat potomky (u druhů s rodičovskou péčí)

Předpokládané vlivy hustoty populace (kořisti) na šance jednotlivce úspěšně provést jednotlivé fáze rozmnožování jsou shrnuty v tabulce 3.1.

Fáze rozmnožování	Vliv populační hustoty na pravděpodobnost úspěchu	Riziko podlehnutí predaci (kap. 2)
1. Nalézt a zvolit partnera	Pozitivní - zvyšuje se pravděpodobnost nalezení ideálního partnera s jejich hustotou v okolí - jejich dostupností a variabilitou (předpokládáme, že se vzrůstajícím počtem jedinců se zvyšuje jejich variabilita)	Potenciálně vysoké
2. Získat partnera pro sebe	Negativní - se zvyšující se hustotou se bude zvyšovat vnitrodruhová kompetice a soupeření o partnery a bude obtížnější zajistit paternitu, závisí na systému rozmnožování (monogamie, polygynie, polyandrie) a aktuálním poměru pohlaví	Potencionálně vysoké
3. Úspěšně kopulovat	Závislá na druhových specifikách, pravděpodobně bez vlivu	Potencionálně vysoké
4. Vyprodukovat nejvyšší možný počet zygot, plodů	Závislá na druhových specifikách	Závislá na druhových specifikách
5. Odchovat potomky	Negativní pro druhy, kde jedinci pečují o potomky sami, nebo v párech, kde existuje kompetice o zdroje. Pozitivní u kooperativního rozmnožování, kde výchova mláďat probíhá ve skupinách s chůvami, nebo je možné lepší využívání zdrojů, či efektivněji se bránit.	Predací budou spíše ohroženi potomci

Tabulka 3.1: Hustota populace a úspěch a riziko při jednotlivých fázích rozmnožování.

Podrobněji rozebereme ty fáze rozmnožování, u nichž může existovat pozitivní vztah s hustotou populace, tedy 1, 4 a 5.

Nalezení a zvolení partnera stejného druhu

Aby jedinec mohl nalézt partnera, musí v daném čase a prostoru nejen existovat jedinec (jedinci) tohoto druhu a být opačného (mimo hermafroditů) nebo obou pohlaví, ale hustota jedinců musí být taková, aby hledající jedinec byl schopen v časovém rozmezí vymezeném jeho fyziologií nalézt vhodného jedince odpovídajícího pohlaví. Příkladem komponentního Allee efektu, způsobeného omezenou možností páření při nízké populační hustotě by mohl být karibský gastropod *Strombus gigas*, u kterého při sledování v přírodních habitatech nebylo zaznamenána žádná kopulace při hustotě pod 56 jedinců na hektar. Se zvyšující se hustotou rostl i počet kopulací až k hustotě 200 jedinců/ha, od které se začal blížit konstantní hodnotě. Jedinci se pohybují po dně a když potkají jedince opačného pohlaví vhodného k páření, kopulují. Jejich fyzická pohyblivost je ovšem v hledání velmi limituje (Stoner & Ray-Culp 2000). Nabízejí se zde však i jiná vysvětlení, např. že se v lokalitách s nízkou hustotou vyskytují pohlavně ještě ne zcela dospělí jedinci (Gascoigne & Lipcius 2004b).

Vliv populační hustoty na úspěšnost páření v přírodní populaci byl sledován i u motýla *Melitaea cinxia*. Velmi malé lokální populace čítající 5-50 jedinců, některé izolované, jsou ideálním modelem pro studium Allee efektu. Samice se nechávají najít samci a obvykle se páří jen jednou. Se snižující se velikostí populace se projeví dva mechanismy, které mohou snižovat růstovou rychlost populace: zvýšená emigrace při

nízkých hustotách a snižující se úspěšnost páření (procentuální zastoupení spářených samic v lokální populaci). Současně se potvrdilo, že přežívání malých populací je závislé na míře imigrace z okolních populací, tedy na existenci a hustotě lokálních populací v oblasti, tzv. „rescue effect“ (Kuussaari et al. 1998).

Aby organismy zvýšily při náhodném pohybu po habitatu pravděpodobnost setkání, která je určena hustotou populace a migračními schopnostmi, používají některé z nich signalizaci. Signalizace umožňuje orientované hledání, a tím poskytuje řadu výhod: úsporu času a sil při hledání partnera, někdy odhad jeho přitažlivosti a připravenosti k páření, zvýšení rozsahu působnosti a větší možnost výběru. Na druhé straně ubírá energii v podobě investic do signalizace a navíc může poskytovat informace i predátorům.

Produkce nejvyššího možného počtu mlád'at, plodů

Hustota populace může být významná pro koloniální druhy. Ve skupině se zvířata navzájem k rozmnožování potencují a synchronizují, mlád'ata v koloniích dospívají najednou a někdy mají větší šanci uniknout predaci (díky tzv. „dilution“ efektu).

Je pozoruhodné, že přítomnost jedinců stejného druhu může mít pozitivní vliv i na fyziologickou produkci vajec. Samice plošnice *Phyllomorpha laciniata* z čeledi Coreidae produkují v průměru dvakrát více vajec, je-li v okolí dostatek kolegů stejného druhu. Vajíčka totiž kladou na záda některého z cizích kolegů, který je pak s sebou nosí. Tato vajíčka jsou lépe chráněna před predací než při kladení vajec na rostliny (Garcia-Gonzales & Gomendio 2003, Katvala & Kaitala 2003, 2005).

Odchovávaní potomků

V některých případech pečují o potomky i jiní jedinci než jejich rodiče. Často jsou to starší sourozenci, příbuzní rodičů, nebo členové smečky. Velikost smečky pak může být klíčová pro přežití mlád'at. Tradičním příkladem mohou být psi hyenovití (*Lycaon pictus*) (Courchamp & Macdonald 2001) nebo surikaty (*Suricata suricatta*) (Clutton-Brock et al. 1999). Že by však byly tyto okolnosti významně spojeny i se zvýšeným rizikem predace dospělců není zřejmé, a proto tento typ Allee efektu při rozmnožování nebudeme dále rozebírat. Zajímavý je ale případ *Phyllomorpha laciniata* (viz výše), kdy se na inkubaci vajec podílí úplně cizí jedinci tohoto druhu. Současně u nich bylo zjištěno i zvýšení rizika predace mravenci pro ty, kteří vajíčka přenášejí (Kaitala & Axen 2000).

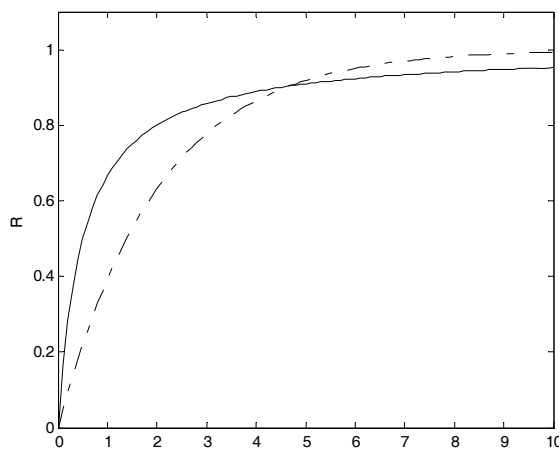
3.1 Poměr pohlaví, systém páření a Allee efekt

U dvoupohlavních druhů je velmi důležitou charakteristikou vedle hustoty populace také poměr pohlaví. Při vychýlení poměru pohlaví například v důsledku predace (kap. 2) může dojít k deficitu partnerů určitého pohlaví, což může vést k silnějšímu Allee efektu (Boukal & Berec 2002). V polygammním systému může být fitness jedinců zase sníženo tím, že nebude možnost se pářit s tolika různými partnery, jak je obvyklé (Milner-Gulland et al. 2003). V některých případech může totiž opakované páření s různými partnery stimulovat reprodukční fyziologické děje (ovulaci) jako takové, nebo dokonce zvýšit plodnost (tj. počet vajíček v jedné snůšce). Arnquist & Nilsson (2000) ukázali, že polyandrie u hmyzu umožňuje samicím zvyšovat fitness různými způsoby napříč hmyzí říší, u druhů, kde samice konzumuje spermatofor od samečka, například opakované páření zvýšilo průměrnou produkci potomků a vajíček o 35-85% a plodnost samic o 10%.

3.2 Modelování růstu populace s Allee efektem při rozmnožování

Pozitivní závislost růstové rychlosti a hustoty populace zapříčiněná Allee efektem při rozmnožování se projevuje zvyšujícím se podílem rozmnožených samic (jedinců) v populaci (či počtu potomků na jednu samici) se zvyšující se hustotou populace. Tuto závislost našli také Sharov et al. (1995) a Tcheslavskaja et al. (2002) při pokusech s bekyněmi (*Lymantria dispar*), nebo Rowe et al. (2004) u tresek (*Gadus morhua*). Všichni obdrželi data, která se dala dobře aproximovat křivkou $R = 1 - \exp(-mN)$ (obr. 3.1), kde R je pravděpodobnost spáření samice (popř. podíl spářených samic v populaci), N hustota populace, a m pozitivní konstanta, popřípadě hyperbolickým výrazem $R = N/(N+\theta)$, se kterým se snáze pracuje matematicky (obr.3.1).

Při vysokých hustotách populace budeme předpokládat negativní závislost růstu populace na její hustotě, způsobenou vnitrodruhovou kompeticí. Budeme ji modelovat jako růst fyziologické mortality kořisti se zvyšující se hustotou populace.



Obr. 3.1: Graf závislosti pravděpodobnosti rozmnožení na hustotě populace. (a) čerchovaná čára: exponenciální závislost $R = 1 - \exp(-mN)$, $m=0.5$, (b) plná čára: hyperbolická závislost $R = N/(N+\theta)$, $\theta=0.5$.

Výsledná růstová rovnice pro systém bez rozlišení pohlaví je

$$\frac{dN}{dt} = bN \frac{N}{N + \theta} - dN \left(1 + \frac{N}{K}\right)$$

a pro gonochoristy

$$\frac{dM}{dt} = b\mu F \frac{M}{M + \theta} - d_M M \left(1 + \frac{M + F}{K}\right)$$

$$\frac{dF}{dt} = b(1 - \mu)F \frac{M}{M + \theta} - d_F F \left(1 + \frac{M + F}{K}\right),$$

kde N , M a F jsou hustoty celé populace, samců a samic, b je natalita, d , d_M a d_F jsou odpovídající fyziologické mortality, K je nosná kapacita prostředí, μ poměr pohlaví při narození a θ parametr charakterizující sílu Allee efektu při reprodukci ($\theta = 0$ charakterizuje populaci bez Allee efektu, čím vyšší θ , tím silnější je Allee efekt v populaci, nebo také tím vyšší je hustota populace nutná pro úspěšné rozmnožení každého z jedinců).

4 Kompromis rozmnožování a přežití predace

Jak už bylo zmíněno výše, je rozmnožování riskantní aktivitou vzhledem k riziku predace. Z pohledu jedince a jeho úspěšnosti se může jednat ve své podstatě o jakýsi trade-off, nebo kompromis, mezi maximální mírou reprodukce a přežitím predace. Žít znamená vyhnout se útokům predátora. Vyhnout se útoku znamená nepokračovat v nebezpečné činnosti, schovat se, utéct. Jestliže se jednalo právě o nějakou z rozmnožovacích aktivit, znamená to přijít o cennou možnost zplodit potomky. Celý kompromis pak spočívá v tom, kolika útokům se jedinec vyhne za cenu neuskutečněního rozmnožování, nebo také kolikrát se stihne rozmnožit, než predaci podlehne. Magnhagen (1991) jej označuje jako kompromis mezi reprodukcí současnou a budoucí. Predace hrozí nejen při hledání partnera, ale také během sexuálně motivované signalizace, kopulace, březosti a někdy i při péči o vajíčka, plody či mláďata. Nyní rozebereme jednotlivé situace podrobněji.

Predace při hledání partnera

Vyšší míra pohybu po prostoru v některých případech zvyšuje pravděpodobnost setkání s predátorem (Anholt & Werner 1995). Mnozí predátoři registrují zejména vyšší pohybovou aktivitu v okolí. Znakoplavky útočí na bruslařky nejčastěji, když se zvýší pohyb na vodní hladině, když v rámci pre-kopulačního chování samci obtěžují samice a ty před nimi utíkají (Rowe 1994). Samci slíďáků *Hygrolycosa rubrofasciata* aktivně vyhledávají samice a při tom bubnují zadečkem do listů. Pořadí, ve kterém byli v pokusu uloveni

ještěrkou *Lacerta vivipara* ukázalo, že aktivnější samci byli sežráni dříve (Kotiaho et al. 1998). Nicméně vyšší aktivita znamená lepší kondici a tím i větší šanci nalézt samici a případně také dravci uniknout. Naopak tvorové, kteří se pohybují málo, kolem sebe hromadí detekovatelné známky své přítomnosti (pach, trus, stopy) a bude je snadné nalézt. U hrabošů má křivka popisující riziko predace vůči aktivitě tvar U – nejvyšší pravděpodobnosti predace byli vystaveni ti, kteří se pohybovali velmi málo (a byli tak snadno nalezitelní), nebo velmi hodně (a spíše se pak setkali s predátorem) (Banks et al. 2000).

Predace během sexuálně motivované signalizace

Na dovednost predátorů „špehovat“ svou kořist při předávání milostných vzkazů poukázali např. Zuk & Kolluru (1998). Sexuální signalizace akustická představuje nebezpečí nejen například pro žáby (*Physalaemus pustulosus* a netopýři; Ryan et al. 1982), hmyz, např. cvrčky (*Teleogrillus oceanicus* a parazitoidní *Ormia ochracea*; Lewkiewicz & Zuk 2004), pavouky (*Hygrolycosa rubrofasciata* a ještěrka *Lacerta vivipara*; Kotiaho et al. 1998), ale může sloužit dokonce i nočním ptačím dravcům chaluhám *Catharacta antarctica lonnbergi*, aby určily polohu samečků buňáka modravého (*Halobaena caerulea*), kterého rády loví. Tito samci jsou nezadaní a v noci křikem ohlašují svou přítomnost samicím. Opět tak čelí kompromisu mezi reprodukcí a přežitím (Mougeot & Bretagnolle 2000). Atraktivita pro partnery leckdy současně znamená atraktivitu pro dravce. V případě uvedených žab netopýři upřednostňovali žabáky se složitější strukturou projevu, stejně jako samice. Samečci *Hygrolycosa rubrofasciata* jsou úspěšnější u samic, když více bubnují, ale predátoři je také snáze naleznou.

Ve většině z uvedených příkladů však existuje i odpovídající antipredační chování, kterým se riziko predace naopak snižuje. Pokud *Hygrolycosa rubrofasciata* zjistí přítomnost predátora, bubnovat přestanou, cvrčci na delší dobu ztichnou, buňáci, když uslyší chaluhu, přestanou volat. Není účelem této práce pojednávat o rozmanitosti antipredačního chování, které se vyvinulo u většiny druhů. Podstatné je ilustrovat, že antipredační chování dokazuje dopad predace na fitness jedince a také, že na něj může mít samo o sobě negativní (reprodukce) i pozitivní (přežití) vliv. Míra rizika, kterou je jedinec ochoten podstoupit, je závislá na pohlaví a také jeho dosavadní reprodukční úspěšnosti a výhledu do budoucna. Například samci koljušky *Gasterosteus aculeatus* v přítomnosti predátora nepřestali s rozmnožováním, jestliže byli velcí a měli velkou šanci se úspěšně rozmnožit, i když byli z hlediska dravce lákavějším cílem. Malí, kteří by se stejně možná k

rozmnožování ještě nedostali, byli daleko obezřetnější, i když byli méně pravděpodobnou kořistí (Candolin 1998). Samci osenic *Agrotis segetum* a zavíječů *Plodia interpunctella* zase ignorovali riziko predace netopýrem při akustickém pokusu právě tehdy, byl-li feromonový signál vysoké kvality a hledaná samice tedy na dosah. V opačném případě se pokusili uniknout, čímž ztratili kontakt s pachovou stopou a někdy ji obtížně znovu hledali (Svensson et al. 2004). Naopak samice *Steropleurus stali* (Tettigoniidae, kobylkovití), vykazují nižší fonotaxi směrem k signalizujícím samcům poté, co už se alespoň jednou pářily, což může znamenat, že je cena fonotaxe příliš vysoká anebo je zisk z dalšího páření malý (Bateman 2001).

Predace během kopulace

Kopulace může být nápadná pro vizuálně nebo pomocí mechanoreceptorů lovicí dravce, protože dvojice je větší než jednotlivec, současně může být pomalejší a třeba ve vodním prostředí může produkovat silnější hydrodynamické signály (korýš *Boeckella gracilis* a *Mesostoma ehrenbergii* (Platyhelminthes, ploštěnci) ; Trochine et al. 2005). Kořist je však schopná reagovat na přítomnost predátora i v tomto případě. Například buchanky *Cyclops vicinus* v přítomnosti larev koretry *Chaoborus flavicans* sice nezkrátily délku kopulace, ale pářily se méně často (Maier et al. 2000).

Predace během březosti a péče o snůšku

Během inkubace zárodků je opět jedinec, který se stará o potomky, nebo je březí, často viditelnější, nebo méně pohyblivý. Třeba tmavá skvrna na těle samic vznášivky *Eudiaptomus gracilis*, která nosí embrya, je velmi nápadná. Predace rybami vyvolá v krátké době zmenšení snůšky u samic a snížení frekvence nošení vajec i přes zvýšení přísunu potravy (Svensson 1997).

Vzhledem ke krátkodobosti většiny z těchto studií je otázkou, jaký je výsledný dopad reakcí na přítomnost predátora na populační charakteristiky kořisti v dlouhodobém měřítku.

4.1 Modelování kompromisu reprodukce a přežití predace

Čím vyšší je aktivita jedinců při rozmnožování, tím je hustota jedinců nutná k rozmnožení nižší a tím slabší je tedy Allee efekt, spojený s rozmnožováním. Rozmnožovací aktivity jsou ale nebezpečné a vysoká aktivita jedinců tak znamená také vysoké nebezpečí predace.

Rychlost hledání/lovení kořisti predátorem popisuje parametr α , případně parametr λ (kap. 2). Účinnost rozmnožování, nebo míru Allee efektu v populaci kořisti při reprodukci, popisuje parametr θ (kap. 3). Vztahem parametrů α (nebo λ) a θ lze tedy vyjádřit kompromis (trade-off) mezi *přežitím predace, které klesá s rostoucím α nebo λ , a reprodukci, která roste s klesajícím θ* . Tuto závislost tedy můžeme v nejjednodušším případě popsat nepřímou úměrností:

$$\lambda = \frac{c}{\theta}, \lambda > 0, \theta > 0, \text{ případně } \alpha = \frac{c}{\theta}, \alpha > 0, \theta > 0$$

Koeficient c zde kvantifikuje vztah mezi uvedenými parametry, a tedy mezi rozmnožováním a predací.

5 Analýza modelu pro druh s nerozlišeným pohlavím

V předcházejících kapitolách této práce jsme v literatuře hledali podklady pro každý ze tří mechanismů zmíněných v úvodu: Allee efekt při reprodukci, Allee efekt díky predaci a kompromis mezi reprodukci a přežitím predace. Zdá se, že do této chvíle nebyla provedena studie, která by se věnovala působení všech těchto tří mechanismů současně. Aby naše modely získaly konkrétnější podobu, uvádíme v příloze 10.2 ilustrativní případovou studii, která přinesla doklady pro alespoň dva z těchto tří mechanismů.

5.1 Logistický růst

Výsledný model pro dynamiku populace kořisti získáme po zavedení členů vyjadřujících Allee efekt při predaci (odstavec 2.4) a při rozmnožování (odstavec 3.2) do obecné rovnice

$$a(N) = \frac{dN}{dt} = bN - dN \left(1 + \frac{N}{K}\right) \quad (5.1)$$

popisující logistický růst populace (parametry θ a α (příp. λ), vyjadřující oba Allee efekty, jsou tedy oba rovny nule); b je natalita, d mortalita při nízkých populačních hustotách a K spoluurčuje nosnou kapacitu prostředí (nosná kapacita prostředí = $K(b-d)/d$). Z biologické podstaty těchto parametrů vyplývá, že b, d i $K > 0$. Položením pravé strany rovnice (5.1) rovné nule lze vypočítat ekvilibria systému: $N_0 = 0$ a $N_1 = K(b-d)/d$. Pro zjištění stability N_0 a N_1 je nutné vypočítat hodnotu derivace funkce a v N_0 a N_1 , přičemž podmínka pro stabilitu ekvilibria N^* je $a'(N^*) < 0$. Pro $N_0 = 0$ získáváme $a'(N_0) = b - d$, N_0 je tedy stabilní právě když $d > b$. Pro $N_1 = K(b-d)/d$ je $a'(N_1) = d - b$, N_1 je tedy stabilní právě když $b > d$.

5.2 Allee efekt při rozmnožování

Rovnice pro růst populace s Allee efektem při rozmnožování již byla v úplné podobě uvedena v odstavci 3.2

$$a_2(N) = \frac{dN}{dt} = bN \frac{N}{N + \theta} - dN \left(1 + \frac{N}{K}\right) \quad (5.2)$$

Pokud je parametr Allee efektu $\theta = 0$, získáme rovnici (5.1), dále tedy budeme předpokládat $\theta > 0$. I v tomto případě je možné nalézt ekvilibria analyticky. Nejprve položením $a_2(N) = 0$ získáme triviální ekvilibrium $N_0 = 0$. Za účelem nalezení dalších dvou nenulových ekvilibrií pak po snížení stupně polynomu na pravé straně rovnice (5.2) řešíme kvadratickou rovnici:

$$0 = N^2 + \left(\theta - \frac{Kb}{d} + K\right)N + K\theta$$

Kořeny této rovnice jsou hledaná ekvilibria

$$N_1 = -\frac{\theta - \frac{Kb}{d} + K}{2} + \sqrt{\frac{\left(\theta - \frac{Kb}{d} + K\right)^2}{4} - K\theta} \quad \text{a} \quad N_2 = -\frac{\theta - \frac{Kb}{d} + K}{2} - \sqrt{\frac{\left(\theta - \frac{Kb}{d} + K\right)^2}{4} - K\theta}.$$

Z biologického hlediska pro nás však mají smysl pouze kladná ekvilibria, zejména případ, kdy jsou obě pozitivní a vzniká tak silný Allee efekt, kdy je menší z ekvilibrií současně nejnižší hranicí pro přežití populace. V příloze 10.3 ukazujeme, že pro parametr θ za předpokladu $b > d$ platí následující podmínka pro existenci dvou pozitivních (popř. jednoho

dvojnásobného) ekvilibrií: $\theta \in \left(0, K\left(1 - \sqrt{\frac{b}{d}}\right)^2\right)$. Stabilitu ekvilibria $N_0 = 0$ lze opět ověřit

analyticky. Protože $a_2'(0) = -d$, je N_0 stabilní právě když $d > 0$, což nastává vždy. Stabilita nenulových ekvilibrií N_1 a N_2 byla ověřena numericky pomocí simulací systému (5.2) v programu MATLAB. Pro parametr θ vyhovující výše uvedené podmínce a současně $b > d$, $d > 0$ a $K > 0$ je N_1 stabilním a N_2 nestabilním ekvilibriem. Pokud tedy hustota populace klesne pod N_2 , bude pak dále klesat ke stabilnímu $N_0 = 0$, což znamená, že tato populace vyhyne.

5.3 Allee efekt díky predaci

Obdobně jako v odstavci 5.2 bude i zde na populaci působit pouze jeden ze dvou Allee efektů, a to saturační chování predátora diskutované v kapitole 2. Odečtením členů, uvedených v kap. 2, od pravé strany rovnice (5.1) získáváme pro obecné parametry α a β :

$$a_{3,4}(N) = \frac{dN}{dt} = bN - dN\left(1 + \frac{N}{K}\right) - \frac{\alpha N}{1 + \beta N} \quad (5.3a)$$

kde parametry α a β určují výsledný tvar saturační funkční odpovědi. Stejným postupem jako v odstavci 5.2 získáme ekvilibrium $N_0=0$, a následně dvě nenulová ekvilibria:

$$N_1 = -\frac{K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\beta}}{2} + \sqrt{\frac{[K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\beta}]^2}{4} - \left[\frac{K}{\beta}\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{K\alpha}{d\beta}\right]}$$

$$\text{a } N_2 = -\frac{K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\beta}}{2} - \sqrt{\frac{[K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\beta}]^2}{4} - \left[\frac{K}{\beta}\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{K\alpha}{d\beta}\right]}.$$

Podmínky existence dvou kladných ekvilibrií jsou v tomto případě komplikovanější:

$$\beta > \frac{1}{K\left(\frac{b}{d} - 1\right)} \text{ a zároveň } b - d < \alpha < \frac{d\beta}{4K} \left[K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\beta}\right]^2 + b - d$$

Protože $a_{43}'(0) = b - d - \alpha$, N_0 je stabilní právě když $b < \alpha + d$. Pro malé α je tedy N_0 nestabilní, neboť předpokládáme $b > d$. Kritická hodnota α pro silný Allee efekt je tedy $\alpha > b - d$. Stabilita nenulových ekvilibrií N_1 a N_2 byla opět ověřena numericky pomocí simulací v programu MATLAB. Pro parametry α a β vyhovující výše uvedené podmínce a současně $b > d$, $d > 0$ a $K > 0$ je N_1 stabilním a N_2 nestabilním ekvilibriem. Obdobná analýza pro mortalitu díky predaci popsanou parametry λ , P a h (kap.2) je uvedena v příloze 10.4.

5.4 Allee efekt při rozmnožování a díky predaci

Konečný model získáme odečtením členu pro saturační odpověď predátora (kap.2) od rovnice (5.2). Populace tedy vykazuje oba typy Allee efektu, jak pro rozmnožování, což znamená $\theta > 0$, tak pro přežití predace, tedy $\alpha > 0$ (případně $\lambda, P > 0$). Model s obecnými parametry α a β ve funkční odpovědi predátora vypadá následovně:

$$f_1(N) = \frac{dN}{dt} = bN \frac{N}{N + \theta} - dN\left(1 + \frac{N}{K}\right) - \frac{\alpha N}{1 + \beta N} \quad (5.4a)$$

model se specifickými parametry P, λ a h ve funkční odpovědi predátora pak:

$$f_2(N) = \frac{dN}{dt} = bN \frac{N}{N + \theta} - dN\left(1 + \frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda NP}{1 + \lambda h N} \quad (5.4b)$$

Řešením rovnice $f_1(N) = 0$ získáme triviální ekvilibrium rovnice $N_0=0$. Následně řešíme rovnici $g(N) = f(N)/N = 0$:

$$g(N) = \frac{bN}{N+\theta} - d\left(1 + \frac{N}{K}\right) - \frac{\alpha}{1+\beta N} = 0$$

, která vede k polynomu třetího stupně. Vypočítáním druhé derivace

$$g''(N) = \frac{-2b\theta}{(N+\theta)^3} - \frac{2\alpha\beta^2}{(1+\beta N)^3}$$

bylo zjištěno, že $g''(N)$ je pro kladné parametry θ, α, β, b (z definice) vždy záporná a $g(N)$ je tedy pro tyto parametry vždy konkávní. Řešením rovnice $g(N) =$

0 tedy mohou být nejvýše dva různé kladné kořeny.

Nenulová ekvilibria lze nalézt položením $g(N) = 0$ a převedením na polynom třetího stupně $AN^3 + BN^2 + CN + D = 0$ s těmito koeficienty:

$$A = -\frac{d\beta}{K}$$

$$B = b\beta - d\beta - \frac{d}{K} - \frac{d\beta\theta}{K}$$

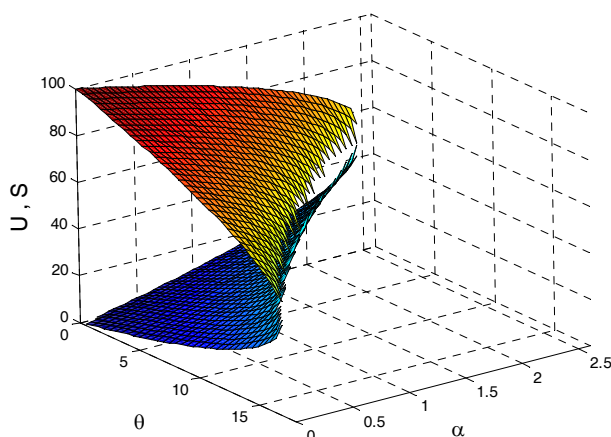
$$C = b - d - d\beta\theta - \frac{d\theta}{K} - \alpha$$

$$D = -d\theta - \alpha\theta$$

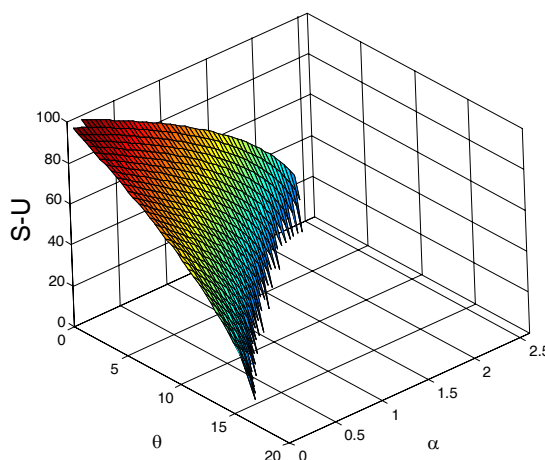
Analytický výpočet kořenů polynomu třetího stupně je poměrně obtížný, a tak byl pro numerický výpočet jeho pozitivních kořenů použit program MATLAB. U těchto kořenů byla opět pomocí numerických simulací určena stabilita. Protože $f_1'(0) = -d - \alpha < 0$, je N_0 stabilní právě když $d + \alpha > 0$.

Protože z definice platí $d > 0$ a $\alpha > 0$, je N_0 v tomto případě stabilní vždy.

Obrázek 5.2 ukazuje plochy tvořené stabilními (horní) a nestabilními (spodní) ekvilibrii pro konstantní hodnoty parametrů b, d, β, K a proměnné parametry α a θ . Se zvyšujícími se hodnotami α a θ se obě plochy k sobě přibližují, hodnota stabilních ekvilibrií klesá a blíží se k nestabilním ekvilibriím, jejichž hodnota se naopak zvyšuje. Nakonec se stabilní a nestabilní ekvilibria setkají, obě zaniknou a vznikají komplexní kořeny, což



Obr.5.2: Stabilní (S, červeně) a nestabilní (U, modře) ekvilibria modelu (5.4a) v závislosti na θ a α , pro $b=0.2, d=0.1, K=100, \beta=1$.



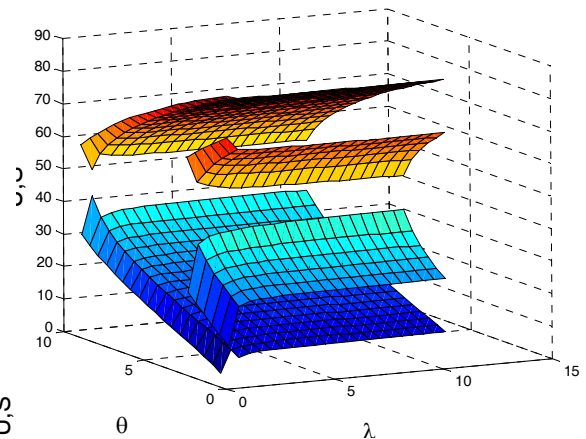
Obr.5.3: Rozdíl (S-U) stabilních (S) a nestabilních (U) ekvilibrií modelu (5.4a) v závislosti na θ a α , pro $b=0.2, d=0.1, K=100, \beta=1$.

znamená, že řešení $N_0 = 0$ je globálně stabilní, tedy že populace kořisti vyhyne bez ohledu na její počáteční hustotu. Rozdíl stabilních a nestabilních ekvilibríí pro konstantní hodnoty parametrů b, d, β, K a proměnné parametry α a θ znázorňuje obrázek 5.3. Nejvyšší hodnoty rozdíl samozřejmě dosahuje pro nulové hodnoty α a θ . Se vzrůstajícími hodnotami těchto parametrů rozdíl klesá, protože se stabilní a nestabilní ekvilibría přibližují.

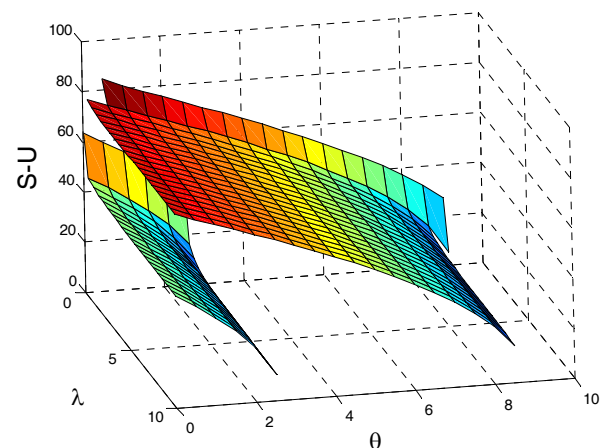
Ekvilibría modelu (5.4b) se specifickými parametry, kde α odpovídá λP a β odpovídá λh , zobrazuje obr. 5.4 a rozdíl stabilních a nestabilních ekvilibríí obr. 5.5 (detailní analýzu neuvádíme, je analogická modelu (5.4a)). Z obou grafů je patrné, že hodnota λ výrazněji ovlivňuje vznik ekvilibríí pouze při relativně nízkých hodnotách. Je to dáno tím, že je zde konstantní parametr β nahrazen λh , zvýšení rychlosti hledání/lovení (λ) tedy zvětší nejen počet ulovené kořisti, ale také celkový čas, který predátor tráví zpracováním kořisti. Kvantitativní dopad predace se tedy se zvyšujícím se N a λ blíží konstantě P/h . Čím vyšší je hustota predátorů P , tím je samozřejmě predace silnější a pozitivní rovnovážné stavy zanikají již pro nižší hodnoty θ . Dopad zvyšující se doby zpracování h je opačný.

5.5 Kompromis reprodukce a přežití predace

V kapitole 4 jsme uvedli, že kompromis (trade-off) mezi přežitím predace a reprodukci bude vyjádřen nepřímou úměrností parametrů α (nebo λ) a θ a konstantou nepřímé úměrnosti c . Tedy α (nebo λ) = c/θ . Za předpokladu, že pro jednu populaci (nebo druh) a okolní prostředí (predátory) je vztah parametrů α (λ) a θ charakterizován právě určitou hodnotou c , je možné nalézt pro tento druh takovou kombinaci parametrů α a θ (nebo λ a θ), pro kterou bude rozdíl stabilních a nestabilních ekvilibríí nejvyšší a pro

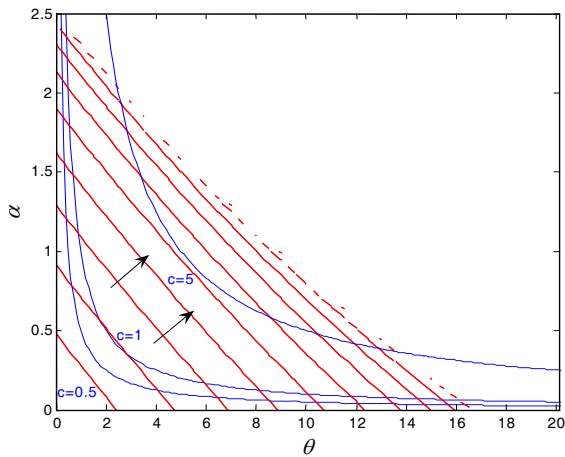


Obr.5.4: Stabilní (červeně) a nestabilní (modře) ekvilibría modelu (5.4b) v závislosti na θ a λ , pro $P=1$ (vnější plochy) a $P=2$ (vnitřní plochy), pro $h=1, K=100, b=0.2, a=0.1$.

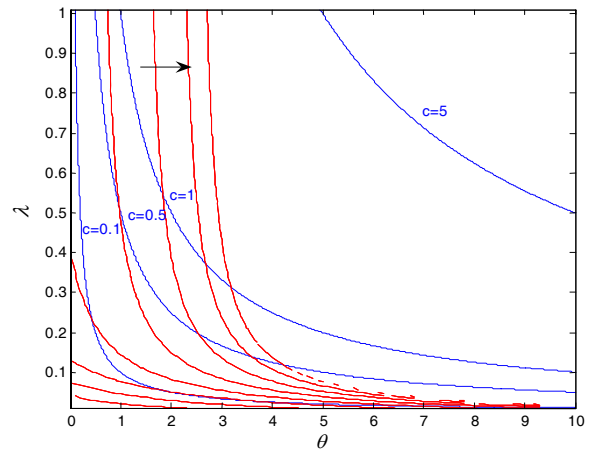


Obr. 5.5: Rozdíl stabilních a nestabilních ekvilibríí modelu (5.4b) v závislosti na θ a λ pro $P=1$ (horní plocha) a $P=2$ (spodní plocha), $h=1, K=100, b=0.2, a=0.1$.

populaci tedy v jistém smyslu nejvýhodnější, protože populace tak bude nejstabilnější či nejlépe odolná proti perturbacím. Obr. 5.6 znázorňuje vrstevnice rozdílu stabilních a nestabilních ekvilibríí (tedy průmět obrázků 5.3 a 5.5 do dvou dimenzí) a současně průběh závislosti α (λ) na θ pro různé hodnoty c .



šipek



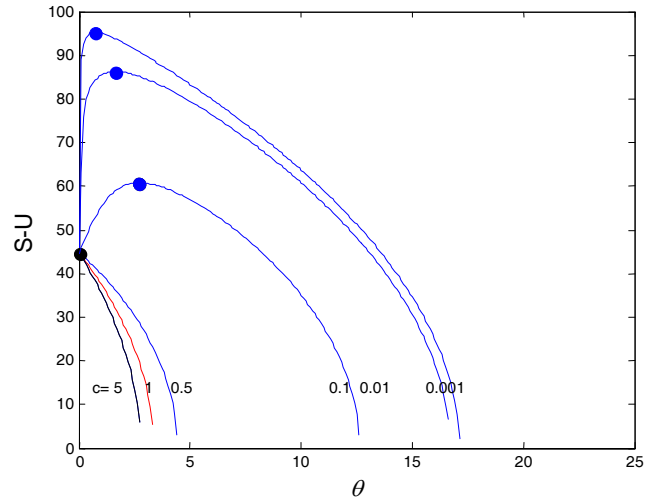
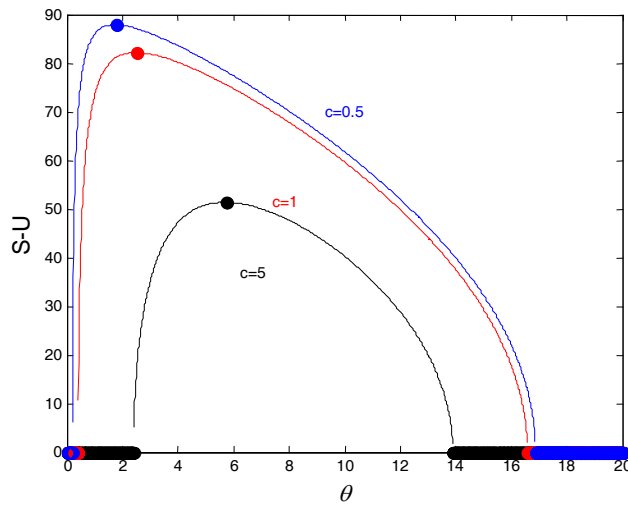
Obr. 5.6: Vrstevnice (červeně) rozdílu (S-U) stabilních a nestabilních ekvilibríí pro $b=0.2$, $d=0.1$, $K=100$ pro různé θ a (a) různé α , $\beta=1$ a hyperboly $\alpha=c/\theta$ (modře), (b) různé λ , $h=1, P=2$ a hyperboly $\lambda=c/\theta$ (modře).

Plochy znázorněné vrstevnicemi klesají ve směru a)

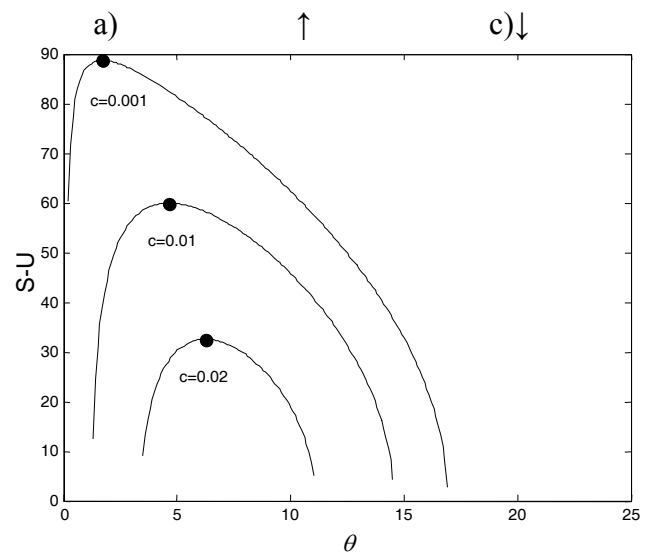
b)

Pro dané c lze tedy sledovat, jak se mění pro různou hodnotu θ parametr α (λ), ale také hodnota rozdílu ekvilibríí. Jelikož $\alpha=c/\theta$, příp. $\lambda=c/\theta$, je možné vynést rozdíl stabilních a nestabilních ekvilibríí pouze vůči θ (obr. 5.7) a nalézt jeho *optimální hodnotu*, tj. takovou hodnotu, pro kterou rozdíl stabilních a nestabilních ekvilibríí nabývá maxima (upozorňujeme, že se zde nejedná o jakékoliv evoluční ekvilíbrio, jde o optimum z hlediska celé populace). Pro některé hodnoty θ nevyhovující podmínkám existence kladných ekvilibríí vzniká oblast komplexních kořenů (kde $N_0=0$ je globálně stabilní), která je vyznačena pro ilustraci pouze v obr. 5.7a.

V případě $\alpha=c/\theta$ rozdíl ekvilibríí roste spolu s hodnotami θ a po dosažení maxima opět klesá, až pro určitá θ zanikne (obr.5.7a). Toto je způsobeno tím, že pro minimální hodnotu θ reprodukce sice probíhá v nejvyšší možné míře, ale predace je díky tomu tak silná, že dokáže převážit pozitivní vliv rozmnožování. Jak se zvyšuje θ , zvyšuje se i stabilita populace (zde máme na mysli „ekologickou“ stabilitu vůči perturbacím, nikoliv „matematickou“ stabilitu ekvilibríí), protože dochází ke snížení predace. Po překonání maxima, ve kterém je populace nejstabilnější, se sice predace nadále snižuje, ale úspěšnost reprodukce se snižuje natolik, že stabilita populace opět klesá.



b)↑
 Obr. 5.7: Rozdíl ($S-U$) stabilních a nestabilních ekvilibríí v závislosti na θ pro různé hodnoty c , $b=0.2$, $d=0.1$, $K=100$, pokud: (a) $\alpha=c/\theta$, $\beta=1$, (b) $\lambda=c/\theta$, $P=2$, $h=1$, a (c) $\lambda=c/\theta$, $P=100$, $h=1$. Maxima $S-U$ jsou vyznačena kroužkem. V případě a) jsou vyznačeny také hodnoty θ , pro které neexistují pozitivní ekvilibríia.



Tvar křivky se také významně mění v závislosti na c (obr.5.7a). S rostoucí hodnotou koeficientu c se zmenšuje asymetrie křivky, přičemž rozdíl mezi ekvilibríi $S-U$ je největší pro stále vyšší hodnoty θ , bod maxima tedy roste a blíží se ke středu intervalu hodnot θ , pro který $S-U > 0$ (rozsah tohoto intervalu se s rostoucím c zmenšuje). Pro ještě vyšší c přestanou kladná ekvilibríia existovat úplně.

Z biologického hlediska c vyjadřuje sílu vazby mezi rozmnožováním a predací, případně rizikovost partikulární taktiky, která vede k úspěšnému rozmnožení. Taktika tedy může být tak nebezpečná, že žádné pozitivní rovnovážné stavy v populaci s touto taktikou nenastanou. Pokud je vazba naopak velmi slabá, dosáhne stabilita populace maxima již pro velmi nízké hodnoty θ , protože rozmnožování příliš nebezpečné není a kvantitativní dopad predace je tedy malý a vyšší θ už jen brzdí rozmnožování (obr.5.7a).

V případě $\lambda = c/\theta$ je vývoj poněkud odlišný. Jak bylo uvedeno výše, predanční člen pro vysoká λ a N přechází v konstantní hodnotu P/h . Křivky rozdílu mají podobný tvar jako v předchozím případě pouze pro nízké hodnoty c . Pokud je hustota predátorů velmi vysoká a h relativně malé, existují rovnovážné stavy pouze při velmi slabé vazbě rozmnožování a

predace, což je patrné z obr. 5.7c. Rozdíl $S-U$ v tomto případě reaguje na změnu hodnot θ obdobně jako v 5.7a, nicméně již pro nízké c obě ekvilibria úplně zanikají.

Jestliže je hustota predátorů nižší, nejdříve se optimum θ zvyšuje (obr.5.7b). Jak se však hodnota c dále zvyšuje, rozmezí hodnot θ , kdy $S-U > 0$, se zmenšuje a maxima rozdílu (a tedy i optimální θ) se vrací k horizontální ose (obr.5.7b). Pro vysoké hodnoty c je tedy nejvýhodnější θ takové, které nejméně brzdí reprodukci, tedy θ blízké nule. Poměr hustoty predátorů a doby zpracování kořisti P/h má tedy kvantitativní dopad na maximální hodnoty $S-U$ a rozmezí θ , pro které populace může přežít.

6 Analýza modelu dvoupohlavního systému

Sestavení modelu pro dvě pohlaví je analogické vzniku modelu nepohlavního rozmnožování. Do systému rovnic logistického růstu bude zaveden člen pro Allee efekt při rozmnožování pro samce a samice, uvedený v odstavci 3.2 a člen pro Allee efekt díky predaci z odstavce 2.4. Jelikož nenulová ekvilibria nebyla v tomto případě počítána analyticky, bude samostatný odstavec věnován pouze modelu logistického růstu a další již kompletnímu modelu pro různé kombinace hodnot parametrů α (příp. λ) a θ včetně nuly.

6.1 Logistický růst

V sexuálním modelu je M hustota samců, F hustota samic, μ poměr pohlaví při narození, d_M fyziologická mortalita samců a d_F fyziologická mortalita samic, ostatním parametrům zůstává stejný význam jako v nepohlavním modelu.

$$\frac{dM}{dt} = b\mu F - d_M M \left(1 + \frac{M+F}{K}\right) \quad (6.1a)$$

$$\frac{dF}{dt} = b(1-\mu)F - d_F F \left(1 + \frac{M+F}{K}\right) \quad (6.1b)$$

Triviální řešení je opět $N_0 = [0,0]$. Stabilitu $N_0 = [0,0]$ lze určit pomocí determinantu Jacobiho matice (J), která se skládá z parciálních derivací pravých stran výše uvedených rovnic podle proměnných F a M vyčíslených v bodě $[0,0]$:

$$J = \begin{bmatrix} -d_M & b\mu \\ 0 & b(1-\mu) - d_F \end{bmatrix}, \det(J) = -d_M(b(1-\mu) - d_F), \text{tr}(J) = -d_M + b(1-\mu) - d_F$$

kde $\det(J)$ značí determinant matice J a $\text{tr}(J)$ stopu této matice. Podmínka stability je $\text{tr}(J) < 0$ a současně $\det(J) > 0$. $N_0 = [0,0]$ je tedy stabilní právě když $d_F > b(1-\mu)$ a současně $b(1-\mu) < d_F + d_M$ neboli celkově pokud je natalita samic nižší než jejich mortalita. V tomto modelu existuje také nenulové ekvilibrium N_I , které je stabilní právě tehdy, když je

$N_0=[0,0]$ nestabilní. Dále budeme předpokládat, že je vždy splněna opačná podmínka ($b(1-\mu) > d_F$), tedy že v logistickém modelu populace nikdy nevyhyne.

6.2 Allee efekt při rozmnožování a díky predaci

Zavedením členů pro funkční odpovědi typu II z kapitoly 2 do logistické rovnice a pro Allee efekt při rozmnožování získáme výsledné rovnice:

$$\frac{dM}{dt} = b\mu F \frac{M}{M+\theta} - d_M M \left(1 + \frac{M+F}{K}\right) - \frac{\alpha_M M}{1 + \beta_F F + \beta_M M} \quad (6.2a)$$

$$\frac{dF}{dt} = b(1-\mu)F \frac{M}{M+\theta} - d_F F \left(1 + \frac{M+F}{K}\right) - \frac{\alpha_F F}{1 + \beta_M M + \beta_F F} \quad (6.2b)$$

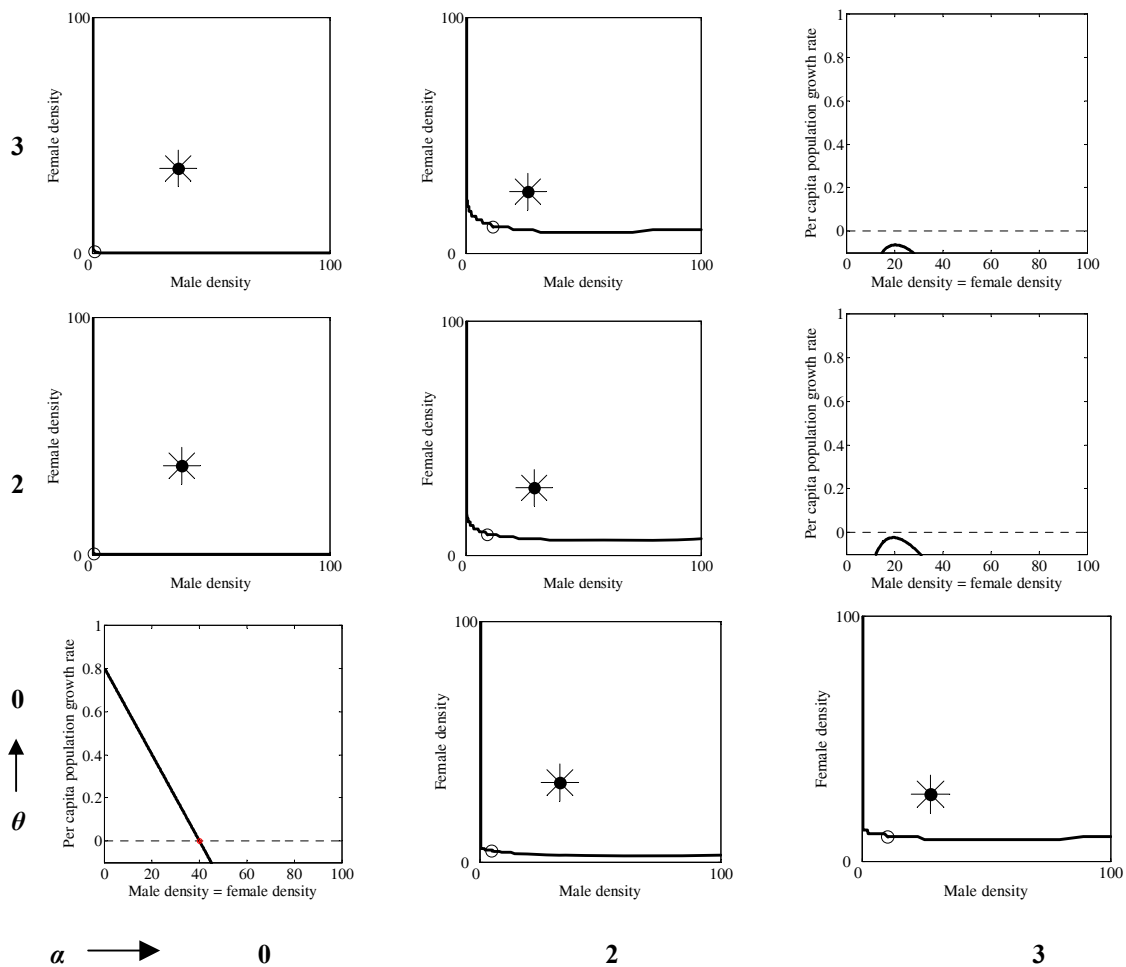
α_M různé od α_F znamená, že existuje různá pravděpodobnost, že predátor zabije samce nebo samici, β_M různé od β_F znamená, že doba, za kterou predátor kořist zpracuje, je odlišná pro samce a samice kořisti. V tomto případě se může „rozmnožovací“ Allee efekt ještě prohloubit v důsledku selektivní predace (odstavec 2.3) a s tím spojeným vychýlením poměru pohlaví (odstavec 3.1).

Vzhledem k tomu, že je model v této obecné formě poměrně komplikovaný, budeme dále předpokládat $\alpha_M = \alpha_F$, $\beta_M = \beta_F$, $d_M = d_F$ a $\mu = 0.5$. V této zjednodušené variantě se tedy bude rodit stejný počet samců i samic, jejich úmrtnost bude stejná a také kvantitativní dopad predace na jednotlivá pohlaví se nebude lišit:

$$\frac{dM}{dt} = \frac{b}{2} F \frac{M}{M+\theta} - dM \left(1 + \frac{M+F}{K}\right) - \frac{\alpha M}{1 + \beta(F+M)} \quad (6.3a)$$

$$\frac{dF}{dt} = \frac{b}{2} F \frac{M}{M+\theta} - dF \left(1 + \frac{M+F}{K}\right) - \frac{\alpha F}{1 + \beta(M+F)} \quad (6.3b)$$

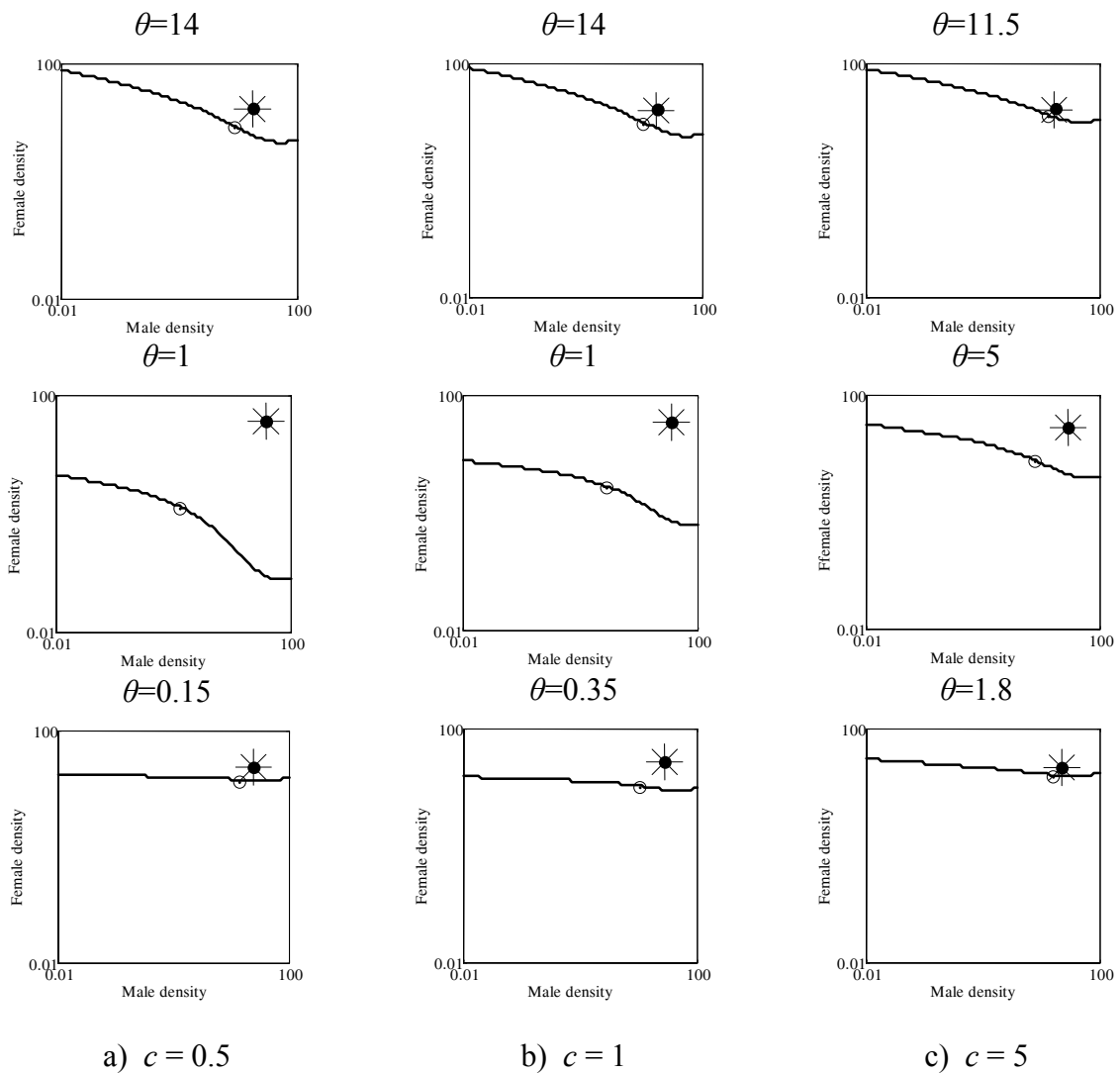
Pokud je $\theta = 0$, pak $\det(J) = (d+\alpha)(d+\alpha-b/2)$ a $\text{tr}(J) = -2(d+\alpha)+b/2$, $N_0=[0,0]$ je tedy stabilní jestliže $\alpha > b/2-d$. V případě, že je $\theta > 0$, je ekvilibrium $N_0=[0,0]$ stabilní vždy, protože $d > 0$ a $\alpha \geq 0$ a tedy $\det(J) = (\alpha+d)^2 > 0$ a $\text{tr}(J) = -2d-2\alpha < 0$. Pokud je N_0 stabilní, existují až dvě další, nenulová ekvilibria, která byla hledána opět numericky pomocí programu MATLAB. Pro tato ekvilibria lze pomocí numerických simulací ověřit, že ekvilibrium vzdálenější od počátku je stabilní a bližší ekvilibrium je nestabilní. Nalezená ekvilibria byla po vyhodnocení stability zaznamenána do grafu. Pro kombinace hodnot $\alpha = 0,1,2,3$ a $\theta = 0,1,2,3$ jsou výsledky shrnuty v obr.6.1. Se zvyšující se hodnotou α i θ se stabilní ekvilibrium a nestabilní ekvilibrium přibližují (přičemž s α poněkud rychleji).



Obr. 6.1: Stabilní (sluníčka) a nestabilní (kroužky) ekvilibria pro různé kombinace hodnot θ a α , pro $K=20$, $\beta=0.2$, $b=2$, $d=0.2$. Plná čára vyznačuje extinkční hranici, pod níž řešení směřují k ekvilíbriu $N_0 = [0,0]$, populace tedy vyhyne. V případě, že k Allee efektu nedochází ($\alpha=0$, $\theta=0$), nebo je naopak fatální a populace při této kombinaci parametrů nemůže za žádných okolností existovat, jsou grafy zobrazující stabilní a nestabilní ekvilibria nahrazeny grafy růstové rychlosti v závislosti na hustotě populace. Zde plná čára znázorňuje růst rychlost populace na hlavu a přerušovaná čára hodnoty hustoty populace, při které je růst rychlosti populace na hlavu nulová. Pokud však vznikají dvě kladná ekvilibria, pak se nacházejí na uhlopříčce, protože veškeré parametry jsou společné oběma pohlavím a v ekvilíbriu tedy platí $M=F$.

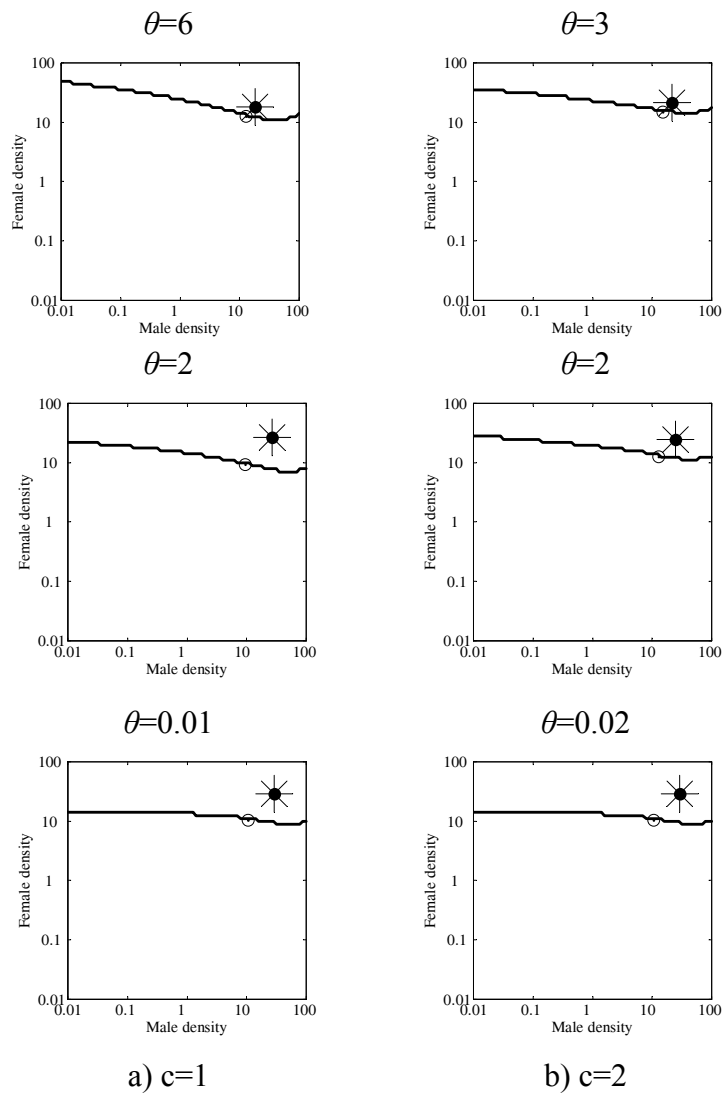
6.3 Kompromis reprodukce a přežití predace

Pro zkoumání kompromisu mezi nalezením partnera a uniknutím predátorovi nahradíme v modelu, tak jako v minulé kapitole, $\alpha = c/\theta$, nebo $\lambda = c/\theta$. Díky tomu můžeme sledovat rozsah přípustných θ , pro která ekvilibria existují a pohyb ekvilibríí pro různé hodnoty c . Numerický výpočet byl opět proveden programem MATLAB a vypočítaná ekvilibria zobrazena do grafů v obr. 6.2. Hodnoty c byly pro případ $\alpha=c/\theta$ zvoleny tak jako v modelu s nerozlišeným pohlavím: 0.5, 1 a 5.



Obr. 6.2: Vývoj ekvilií (stabilní - sluníčko, nestabilní - kroužek) pokud $\alpha = c/\theta$ a extinkční hranice (plná čára) v logaritmické stupnici pro $K=20$, $\beta=0.2$, $b=2$, $d=0.2$ a a) $c = 0.5$ a $\theta = 0.15, 1, 8, 14$, b) $c=1$ a $\theta=0.35, 1, 8, 14$, c) $c=5$ a $\theta=1.8, 5, 8, 11.5$. Hustoty samců na horizontální ose, hustoty samic na vertikální ose.

Obě ekvilibria vznikají pokaždé teprve při nějaké dostatečně vysoké hodnotě θ . S dále se zvyšujícím θ je možné ve všech třech případech sledovat nejprve vzájemné vzdalování ekvilií. Po dosažení určité hodnoty θ , které lze z hlediska kompromisu reprodukce a přežití predace považovat pro populaci jako celek za optimální, se k sobě opět přibližují, až nakonec zaniknou. Čím větší je hodnota c , tím menší je rozsah hodnot θ , pro které obě ekvilibria existují. Maximální vzdálenost, která ekvilibria od sebe odděluje, se zvyšuje s klesajícím c . Obě tato zjištění korespondují s výsledky jednopohlavního modelu.



Obr. 6.3: Vývoj ekvilibrií (stabilní - sluníčko, nestabilní - kroužek) pokud $\lambda = c/\theta$ a extinkční hranice v logaritmické stupnici pro a) $c=1$ a $\theta = 0.01, 0.1, 2, 6$ b) $c=2$ a $\theta=0.02, 0.1, 2, 3$. $b=2, d=0.2, K=20, P=2.5, h=0.2$. Hustoty samců na horizontální ose, hustoty samic na vertikální ose.

Výsledky druhé varianty modelu, kde $\lambda=c/\theta$, jsou na obr. 6.3, a to pro $c=1$ a $c=2$. Také zde výsledky korespondují s modelem pro jedno pohlaví. Je patrné, že s rostoucím θ se ekvilibria k sobě přibližují, až nakonec zaniknou. S rostoucím c k tomuto jevu dochází rychleji. Naopak pokud θ klesá k nule, vzájemný pohyb ekvilibrií i vývoj extinkční hranice se zpomaluje a vzdálenost obou ekvilibrií se (alespoň v zobrazených případech) blíží maximu.

7 Diskuse

Spojitosť rozmnořování s nebezpeřím predace se vyskytuje napřĩ celou řivočiřnou řĩ. Kvantifikace tohoto vztahu vřak zũstávala poněkud stranou. Matematický model nám poskytuje přesnějšĩ představu o možných dũsledcích trade-off mezi přžitím predace a reprodukçĩ na úrovni populace pro její stabilitu a tedy i řivotaschopnost. Připomeňme, že jedinci této hypotetické populace jsou ekvivalentní a splňují následující třĩ podmínky:

1. Pravděpodobnost jedince, že nepodlehne predaci, se zvyšuje s hustotou populace.
2. Pravděpodobnost, že se jedinec rozmnořĩ, se zvyšuje s hustotou populace.
3. Snížená aktivita při rozmnořování zvyšuje sniřuje pravděpodobnost podlehnutĩ predaci.

Zjistili jsme, že pokud rozmnořování zvyšuje predaci jako takovou a nikoli pouze rychlost hledání/lovení (tzn. hovořĩme o modelech s parametrem α), získá populace vyšší stabilitu, pokud jedinci částečně rozmnořování omezĩ. Pokud vřak rozmnořování zvyšuje pouze rychlost hledání/lovení (v modelech s parametrem λ), mũže být v některých případech naopak výhodnějšĩ rozmnořovat se bez ohledu na riziko, které s sebou přinášĩ. Díky těmto zjiřtěním lze porovnat stabilitu dvou populací mezi sebou (coř předpokládá změření parametrũ c , θ a α). Ze dvou populací bude vřdy stabilnějšĩ ta, která má při stejné hodnotě parametru θ nižší hodnotu c , čili ta, jejíř vazba mezi predací a rozmnořováním je slabřĩ, ačkoli frekvence prováděních rozmnořovacích aktivit je stejná. Naopak pokud se rizikovost aktivity nebude liřit, bude stabilnějšĩ ta populace, která se nachází blĩže optimální hodnotě θ , hodnotě, při které je populace nejstabilnějšĩ vůči perturbaci v hustotě.

V rámci dvou populací jednoho druhu se mũže frekvence nebo množství aktivit za účelem rozmnořování liřit a to napřĩklad v dũsledku různé míry synchronizace v páření jedincũ v každé z populací či v dũsledku historie a geografie jejich prostředí. Lewkiewicz & Zuk (2004) zjistili, že cvrçci ze třĩ různých populací třĩ hawajských ostrovũ po disturbanci regulují cvrčení úměrně riziku napadení parazitoidem na domovském ostrově. Vykazují tedy různou hladinu aktivity (signalizace) za účelem rozmnořování v rámci populace. Je ale také zřejmé, že cvrčení jako aktivita je na každém ostrově jinak riziková. Jedna a tatáž rozmnořovací taktika tedy mũže být v různých podmínkách různě nebezpeřná, coř závisĩ na okolních podmínkách a povaze predace. U některých řivočiřných druhũ zase v rámci jedné populace existují alternativní techniky, jak nalézt partnera, nebo dosáhnout rozmnořování, které ovládá každý z jedincũ. Vznik a rozřĩření těchto technik v populaci ponechme stranou, neboť je záležitostí evoluce (také rizikovost různých činností se samozřejmě v průběhu existence populace mění spolu se změnami v populaci predátora a

vnějších podmínek). Nicméně je jasné, že živočichové mohou využívat různé taktiky vedoucí k rozmnožování (účinnost ponechme stranou) a obměňovat je. Například u kraba *Uca beebei* existují dva způsoby dvoření a páření: v noře a na povrchu. Při páření v noře samice opustí svou noru a obchází samce, kteří lákají samice pohyby klepety, nakonec se páří v samcově noře. V druhém případě samice zůstávají u své nory a páří se na povrchu s nějakým ze sousedních samců, což je z hlediska predace bezpečnější, nicméně závisí na dostatku a kvalitě samců v blízkém okolí (Koga et al. 1998). Zcela obecně je zřejmé, že nejvýhodnější je taková taktika, kterou predátor vůbec neodhalí. Kupříkladu lýkožrout *Ips pini* dokáže produkovat pro chemickou komunikaci mezi jedinci kromě látek, které draví brouci *Platysoma cylindrica* a *Thanasimus dubius* dokáží detekovat, také látku, na kterou brouci nereagují, takže *Ips pini* tak může komunikovat bez zvýšení rizika predace (Aukema & Raffa 2000).

V literatuře se obvykle setkáváme s charakterizací: rozmnožování zvyšuje riziko podlehnutí predaci. Konkrétnější kvantitativní zachycení tohoto vztahu, který je charakterizován právě koeficientem c , v literatuře zatím schází, pravděpodobně proto, že jej není jednoduché určit. Význam koeficientu c je navíc v případě $\lambda=c/\theta$ poněkud modifikován a k riziku predace přispívá, ale zároveň jej i tlumí. Důsledky pro stabilitu populace potom závisejí na dalších parametrech a mohou být různé. Negativní vztah rozmnožování a predace je v našem modelu popsán pouze heuristicky jako α (nebo λ) $=c/\theta$, avšak pokud nemáme k dispozici reálná data, těžko můžeme diskutovat o přesnějším či méně přesném modelu.

Nutno také zmínit, že v současném nastavení modelu, kdy α (nebo λ) $=c/\theta$, existuje ve své podstatě predace pouze v důsledku rozmnožování, což není zcela reálný předpoklad. Na druhé straně úmrtí v důsledku predace z jiného důvodu, než je účast na rozmnožování, může být zahrnuta pro konstantní hustotu predátorů v parametru d . To by znamenalo, že predátor se chová saturačně pouze při lovu právě se rozmnožujících jedinců.

Model pro dvě pohlaví jsme v této studii zjednodušili zavedením společných parametrů ovlivňujících mortalitu pro obě pohlaví a také stejného poměru narozených samic a samců. Bez těchto zjednodušení bychom mohli dále studovat dopad selektivity predace vůči jednomu pohlaví, nebo vliv asymetrického poměru pohlaví novorozenců. Uvedená rozšíření však překračují rozsah této práce.

V budoucnu by bylo vhodné otestovat společné fungování popsaných mechanismů cíleným experimentem. Například u ploštice *Phyllomorpha laciniata*, kterou se podrobněji zabýváme v případové studii (příloha 10.2), by bylo zajímavé detailněji zdokumentovat

skutečnou populační dynamiku a současně spektrum a populační charakteristiky jejich predátorů, čímž by se ověřila její vhodnost k využití v pokusu.

V této práci jsme se zaměřili na velmi zajímavou problematiku Allee efektu v populacích živočichů v novém kontextu, a to při působení dvou vzájemně propojených Allee efektů najednou, kdy existuje kompromis mezi přežitím predace a reprodukcí. Výskyt Allee efektu byl v populační biologii zatím studován poněkud jednostranně, toto téma však lze zkoumat v řadě nových souvislostí, jak naznačuje naše práce.

8 Závěr

V literární rešerši se podařilo soustředit dostatek informací jak ohledně výskytu Allee efektu v populacích v souvislosti s predací, tak v souvislosti s rozmnožováním i ohledně existence kompromisu mezi reprodukcí a z ní vyplývajícím rizikem predace. Z této rešerše vyplynulo, že pro fungování každého z těchto mechanismů existuje řada podkladů a jednotlivé mechanismy byly ověřeny pokusy. Dosud však zřejmě nebyla provedena studie, která by se zabývala všemi třemi mechanismy najednou (a prokázala jejich společnou existenci) a jejich dopadem na populační dynamiku nějakého živočišného druhu, ačkoliv ani jeden z mechanismů se nezdá být nijak vzácný.

Ve druhé části práce jsme sestavili několik matematických modelů, jejichž řešení byla hledána převážně numericky v programu MATLAB. Simulace potvrdila, že v populacích, které vykazují Allee efekt jak při rozmnožování, tak při přežívání predace, existují pro určitý rozsah hodnot parametrů a při splnění některých dalších nutných podmínek stabilní a nestabilní nenulové rovnovážné stavy. Pokud mezi reprodukcí a přežitím predace existuje trade-off, je možné nalézt optimum reprodukční aktivity, při kterém je stabilita populace nejvyšší a populace je tedy nejlépe odolná nahodilým perturbacím populační hustoty. V rámci dvou populací lze využít výsledků modelu k porovnání jejich stability a tím i životaschopnosti.

9 Literatura

Anholt B.R., Werner E.E. (1995) Interaction between food availability and mortality mediated by adaptive behaviour. *Ecology*, **76**, 2230-2234

Arnquist G., Nilsson T. (2000) The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, **60**, 145-164

Aukema B.H., Raffa K.F. (2000) Chemically mediated predator-free space: herbivores can synergize intraspecific communication without increasing risk of predation. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 1923–39

Aukema B.H., Raffa K.F. (2004) Does aggregation benefit bark beetles by diluting predation? Links between group-colonisation strategy and the absence of emergent multiple predator effects. *Ecological Entomology*, **29**, 129-138

Banks P.B., Norrdahl K., Korpimaeki E. (2000) Nonlinearity in the predation risk of prey mobility. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **267**, 1621-1625

Bateman P.W. (2001) Changes in phonotactic behaviour of a bushcricket with mating history. *Journal of Insect Behavior*, **14**, 333-343

Berec L., Angulo E., Courchamp F. (2007) Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 185-191

Boukal D.S., Berec L. (2002) Single-species models of the Allee effect: extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 357-394

Candolin U. (1998) Reproduction under predation risk and the trade-off between current and future reproduction in the treespine stickleback. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**, 1171-1175

Case T. J. (2000) *An illustrated guide to theoretical ecology*. Oxford University Press, New York and Oxford

Clutton-Brock T.H., Gaynor D., McIlrath G.M., Maccoll A.D.C., Kansky R., Chadwick P., Manser M., Skinner J.D., Brotherton P.N.M. (1999) Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 627-683

Courchamp F., Angulo E., Rivalan P., Hall R.J., Signoret L., Bull L., Meinard Y. (2006) Rarity value and species extinction: the anthropogenic Allee effect. *PLoS Biology*, **4**(12), e415, 2405-2410

Courchamp F., Clutton-Brock T. H., Grenfell B. T. (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 405-410

Courchamp F., Macdonald D.W. (2001) Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*. *Animal Conservation*, **4**, 169-174

Evans J.P., Kelley J.L., Ramnarine I. W., Pilastro A. (2002) Female behaviour mediates male courtship under predation risk in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 496-502

Garcia-Gonzales F., Gomendio M. (2003) Oviposition site selection and oviposition simulation by conspecifics in the golden egg bug (*Phyllomorpha laciniata*): implications for female fitness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53**, 385-392

Gascoigne J., Lipcius R. N. (2004b) Conserving populations at low abundance: delayed functional maturity and Allee effects in reproductive behaviour of the queen conch *Strombus gigas*. *Marine Ecology Progress Series*, **284**, 185-194

Gascoigne J.C., Lipcius R.N. (2004a) Allee effects driven by predation. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 801-810

Gross J.E., Shipley L.A., Hobbs N.T., Spalinger D.E., Wunder B.A. (1993) Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model. *Ecology*, **74**, 778-791

- Hoogland J.L., Cannon K.E., DeBarbieri L.M., Manno T.G. (2006) Selective predation on Utah prairie dogs. *American Naturalist*, **168**, 546-552
- Kaitala A., Axen A.H. (2000) Egg load and mating status of the golden egg bug affect predation risk. *Ecology*, **81**, 876-880
- Kaitala A., Gamberale-Stille G., Swartling S. (2003) Egg carrying attracts enemies in a cryptic coreid bug (*Phyllomorpha laciniata*). *Journal of Insect Behavior*, **16**, 319-328
- Katvala M., Kaitala A. (2003) Conspecifics enhance egg production in an egg-carrying bug. *Behavioral Ecology*, **14**, 897-901
- Katvala, M, Kaitala, A. (2005) The effect of conspecific density on female reproduction in an egg-carrying bug. *Animal Behaviour*, **69**, 269-273
- Koga T., Backwell P.R.Y., Jennions M.D.,Christy J.H. (1998) Elevated predation risk changes mating behaviour and courtship in a fiddler crab. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **265**, 1385-1390
- Kotiaho J., Alatalo R.V., Mappes J., Parri S., Rivero A. (1998) Male mating success and risk of predation in a wolf spider: balance between sexual and natural selection? *Journal of Animal Ecology*, **67**, 287-291
- Kuussaari M., Saccheri I., Camara M., Hanski I. (1998) Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos*, **82**, 384-392
- Lewkiewicz D.A., Zuk M.(2004) Latency to resume calling after disturbance in the field cricket, *Teleogryllus oceanicus*, corresponds to population-level differences in parasitism risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 596-573
- Maier G., Berger I., Burghard W., et al. (2000) Is mating of copepods associated with increased risk of predation? *Journal of Plankton Research*, **22**, 1977-1987

Magnhagen C. (1991) Predation as a cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**, 183-185

Miettinen M., Kaitala A., Espadaler X., Tannerfeldt M. (2004) The effect of ant predation on survival and mating frequency of the golden egg bug in field experiments (Hymenoptera:Formicidae; Heteroptera:Coreidae). *Sociobiology*, **44**, 659-668

Miettinen M., Kaitala A., Smith R.L., Ordóñez R.M. (2006) Do egg carrying and protracted copulation affect mobility in the golden egg bug? *Journal of Insect Behavior*, **19**,171-178

Milner-Gulland E. J., Bukreeva O. M., Coulson T., Lushchekina A. A., Kholodova M. V., Bekenov A. B., Grachev I. A. (2003) Reproductive collapse in saiga antelope harems. *Nature*, **422**, 135

Mooring M.S., Fitzpatrick T.A., Nishihira T.T., Reising D.D.(2004) Vigilance, predation risk and the Allee effect in desert bighorn sheep. *Journal Of Wildlife Management*, **68**, 519–532

Mougeot F., Bretagnolle V. (2000) Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour*, **60**, 647-656

Nottestad L., Axelsen B.E. (1999) Herring schooling manoeuvres in response to killer whale attacks. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*, **77**, 1540-1546

Rowe L. (1994) The costs of mating and mate choice in water striders. *Animal Behavior*, **48**,1049-1056

Rowe S., Hutchings J.A., Bekkevold D., Rakitin A. (2004) Depensation, probability of fertilization, and the mating system of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **61**, 1144-1150

Ryan M.J., Tuttle M.D., Rand A.S. (1982) Bat predation and sexual advertisement in a neotropical anuran. *American Naturalist*, **119**, 136-139

Saito Y. (1986) Prey kills predator: counter-attack success of a spider mite against its specific phytoseiid predator. *Experimental & Applied Acarology*, **2**, 47-62

Sharov A.A., Liebhold A.M., Ravlin F.W. (1995) Prediction of gypsy moth (Lepidoptera: Lymanthridae) mating success from pheromone trap counts. *Environmental Entomology*, **24**, 1239-1244

Stoner R. W., Ray-Culp M. (2000) The evidence of Allee effects in an over-harvested marine gastropod: density dependent mating and egg production. *Marine Ecology Progress Series*, **202**, 297-302

Svensson J.E. (1997) Fish predation on *Eudiaptomus gracilis* in relation to clutch size, body size, and sex: A field experiment. *Hydrobiologia*, **344**, 155-161

Svensson P.G., Loefsted C., Skals N. (2004) The odour makes the difference: male moths attracted by sex pheromones ignore the threat by predatory bats. *Oikos*, **104**, 91-97

Tcheslavskaja K., Brewster C.C, Sharov A.A. (2002) Mating success of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) females in southern Wisconsin. *Great Lakes Entomology*, **35**, 1-7

Trochine C., Modenutti B., Balseiro E. (2005) When prey mating increases predation risk: the relationship between the flatworm *Mesostoma ehrenbergii* and the copepod *Boeckella gracilis*. *Archiv für Hydrobiologie* **163**, 555-569

Veselovský Z.(2001) *Obecná ornitologie*. Academia, Praha

Veselovský Z.(2005) *Etologie - Biologie chování zvířat*. Academia, Praha

Zuk M., Kolluru G.R. (1998) Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *The Quarterly Review of Biology*, **73**, 415-438

10 Přílohy

10.1 Agregací odpověď predátora a Allee efekt

Agregační odpověď	S klesající hustotou kořisti:	Allee efekt
1. počet predátorů zůstává konstantní pro všechny hustoty kořisti	se predací tlak (počet predátorů) na jednotku kořisti zvyšuje	silný
2. lineární odpověď - konstantní poměr predátora ku kořisti	predací tlak na jednotku kořisti se nemění	nevzniká
3. asymptotická	predací tlak roste	slabý
4. sigmoidální	predátoři lokalitu opouštějí, predací tlak se blíží nule	nevzniká
5. lovců přibývá právě v místě s nízkou hustotou viz. poznámka	predací tlak se silně zvyšuje	silný

Tabulka 2.2: Agregací odpověď a Allee efekt.

Body 1-4 podle Gascoigne & Lipcius (2004a).

Poznámka:

V místě s klesající hustotou kořisti se může počet predátorů naopak zvyšovat. Tento jev by mohl vznikat u predátorů - obligátních specialistů, kteří by ovšem pravděpodobně vyhynuli hned po své kořisti. Člověk je zcela zvláštním typem predátora. Hodnota zdroje se může zvyšovat se vzácností. V místě výskytu cennosti se pak bude soustřeďovat počet lidí-lovců i míra hledání nepřímo úměrně její koncentraci a přímo úměrně její ceně. Tento scénář pak vede k silnému Allee efektu a jistému vyhubení kořisti, bez vlivu na populaci člověka. Toto potvrzují i Courchamp et al. (2006) ve svém modelu.

10.2 Případová studie

V kapitolách 2 až 4 jsme v literatuře hledali podklady zvláště pro každý ze tří mechanismů zmíněných v úvodu. Zdá se, že do této chvíle nebyla provedena studie, která by se věnovala působení všech těchto tří mechanismů současně. Aby naše modely získaly konkrétnější podobu, uvádím ilustrativní případovou studii, kde byly prokázány alespoň dva z těchto tří mechanismů.

Phyllomorpha laciniata díky svému pozoruhodnému způsobu rozmnožování vyhovuje velmi dobře 2. a 3. podmínce (viz níže), z hlediska predace je poněkud problematičtější. Ačkoliv se může stát kořistí ptáků nebo mravenců, neexistuje studie dokládající dopad predace na populační dynamiku, zejména v souvislosti s hustotou populace kořisti. *P. laciniata* „bohužel“ není díky ostnům příliš oblíbenou kořistí. Na druhé straně si lze představit, že při nízké populační hustotě musí každý z jedinců déle hledat partnera (přičemž opravdu jsou nápadní), a je více ohrožen predací, než při vysoké populační hustotě.

Bohužel jsou studie spíše krátkodobé povahy a populační dynamika není studována. Nicméně se zde nabízí celá řada případů trade-off mezi reprodukcí a predací. Velmi elegantním příkladem je dilema samců. Samci nosí ve většině případů na vlastních zádech úplně cizí snůšku vajíček, a to z toho důvodu, že samice často nakladou vajíčka na samce ještě před kopulací. V podstatě se jedná o jistou formu vnitrodruhového parazitismu. Samec

s vajíčky je vizuálně nápadnější a častěji podlehe predaci. Z druhé strany, jestliže chce kopulovat, musí se setkat se samicí, takže nemá na vybranou. V některých případech dokonce samec obdrží vajíčka, ale ke kopulaci ani nedojde. Velmi dlouhá doba kopulace (10h) může také představovat trade-off fitness samce, kopulující páry jsou totiž daleko méně pohyblivé (Miettinen et al. 2006) a současně velmi náchylné k predaci (Kaitala & Axen 2000). Jestliže by samci zajišťovali dlouhou kopulaci, aby se samice znovu nepářily, a pojistili si tak své otcovství, je cena, kterou platí, opět vyšší riziko predace.

Zmíněné mechanismy jsou následující:

1. Pravděpodobnost jedince, že nepodlehne predaci, se zvyšuje s hustotou populace:

- saturační chování predátora
- jak samice, tak samci vyhledávají své partnery pohybem po otevřeném prostoru, přičemž jsou velmi nápadní, delší doba hledání = vyšší riziko predace

hypotetické předpoklady

2. Pravděpodobnost, že se jedinec rozmnoží, se zvyšuje s hustotou populace:

- samice zvyšují velikost snůšky, je-li v okolí dostatek jedinců stejného druhu a současně vajíčka na zádech těchto jedinců lépe unikají predaci než vajíčka nakladená na rostliny

(Garcia-Gonzales & Gomendio 2003)

3. Snížená (zvýšená) aktivita při rozmnožování snižuje (zvyšuje) pravděpodobnost podlehnutí predaci:

- samci při hledání partnerky ke kopulaci a samice při hledání jedince k naklazení vajíček se pohybují ve volném prostoru a lze je snadno spatřit
- vajíčka na zádech prokazatelně zviditelňují nosiče a ten je ohrožen predací ptáky a mravenci
- kopulace s jedincem s vajíčky na zádech ohrožuje oba účastníky

(Kaitala et al. 2003)

- brouci v přítomnosti predátora (mravenec *Aphaenogaster senilis*) snižují frekvenci kopulací

(Miettinen et al. 2004)

10.3 Podmínky existence silného Allee efektu pro model (5.2)

V obecném případě jsou kořeny kvadratické rovnice $N^2 + BN + C = 0$ rovny:

$$N_{1,2} = -\frac{B}{2} \pm \sqrt{\frac{B^2}{4} - C}$$

Obecné podmínky pro existenci kladných kořenů pak ukazuje tabulka 10.1.

V modelu (5.2) je $B = \theta - \frac{Kb}{d} + K$; $C = K\theta$, přičemž $C = \theta K > 0$ pro $\theta > 0$ a $K > 0$, takže

podle podmínek z tab. 10.1 existují dvě kladná ekvilibria pokud:

I. $B < 0$ tedy:

$$\theta - \frac{Kb}{d} + K < 0$$

$$\theta < K\left(\frac{b}{d} - 1\right)$$

II. $\frac{B^2}{4} - C \geq 0$ tedy:

$$\frac{\left(\theta - \frac{Kb}{d} + K\right)^2}{4} - K\theta \geq 0$$

$$\theta_{1,2} = K\left[\left(1 + \frac{b}{d}\right) \pm 2\sqrt{\frac{b}{d}}\right] = K\left(1 \pm \sqrt{\frac{b}{d}}\right)^2$$

$$(\theta - \theta_1)(\theta - \theta_2) \geq 0$$

$$\theta \in \left(0, K\left[\left(1 + \frac{b}{d}\right) - 2\sqrt{\frac{b}{d}}\right]\right) \cup \left(K\left[\left(1 + \frac{b}{d}\right) + 2\sqrt{\frac{b}{d}}\right], \infty\right),$$

protože $K\left[\left(1 + \frac{b}{d}\right) - 2\sqrt{\frac{b}{d}}\right] < K\left(\frac{b}{d} - 1\right) < K\left[\left(1 + \frac{b}{d}\right) + 2\sqrt{\frac{b}{d}}\right] \Rightarrow \theta \in \left(0, K\left(1 - \sqrt{\frac{b}{d}}\right)^2\right)$

získáváme pro parametr θ , za předpokladu $b > d$, tuto podmínku pro existenci dvou

pozitivních (popř. jednoho dvojnásobného) ekvilibrií: $\theta \in \left(0, K\left(1 - \sqrt{\frac{b}{d}}\right)^2\right)$.

	$B < 0$	$C = 0$	jeden nulový kořen, druhý kladný
	$B > 0$	$C = 0$	jeden nulový kořen, druhý záporný
$B^2 = 4C$	$B < 0$		jeden dvojnásobný kladný kořen
$B^2 > 4C$	$B < 0$	$C > 0$	dva kladné kořeny - silný Allee efekt
	$B < 0$	$C < 0$	jeden kladný kořen - slabý Allee efekt
	$B > 0$	$C < 0$	jeden kladný kořen - slabý Allee efekt

10.4 Analýza modelu (5.1) s parametry λ , P a h

Pokud do rovnice (5.1) použijeme členy s parametry λ , P a h (kapitola 2), získáme tuto výslednou rovnici:

$$a_{3B}(N) = \frac{dN}{dt} = bN - dN\left(1 + \frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda NP}{1 + \lambda h N} \quad (10.1)$$

Jejími ekvilibríi jsou opět $N_0 = 0$ a dále nenulová:

$$N_1 = -\frac{K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\lambda h}}{2} + \sqrt{\frac{\left[K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\lambda h}\right]^2}{4} - \left[\frac{K}{\lambda h}\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{KP}{dh}\right]}$$

$$N_2 = -\frac{K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\lambda h}}{2} - \sqrt{\frac{\left[K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\lambda h}\right]^2}{4} - \left[\frac{K}{\lambda h}\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{KP}{dh}\right]}$$

Podmínky pro existenci dvou kladných ekvilibríi:

$$\lambda > \frac{1}{hK\left(\frac{b}{d} - 1\right)}$$

$$b - d < \lambda P < \frac{dh\lambda}{4K}\left[K\left(1 - \frac{b}{d}\right) + \frac{1}{\lambda h}\right]^2 + b - d$$

Ekvilibríum $N_0 = 0$ je stabilní, pokud $a_{B3}'(0) = b - d - \lambda P < 0$, tedy právě když $(b-d)/P < \lambda$.

Opět, malé λ nebo P nevyvolá silný Allee efekt. Stabilita nenulových ekvilibríi N_1 a N_2 systému (10.1) byla opět ověřena numericky pomocí simulací v programu MATLAB. Pro parametry λ , h a P vyhovující výše uvedené podmínce a současně $b > d$, $d > 0$ a $K > 0$ je N_1 stabilním a N_2 nestabilním ekvilibríem.