

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Katedra biologie ekosystémů



Magisterská diplomová práce

**Matematické modelování konkurence velkých
afrických karnivorů**

Bc. Terezie Stachová

Školitel: ing.MgA. David Boukal Ph.D.

2008

Stachová, T. (2008): Matematické modelování konkurence velkých afrických karnivorů. [Mathematical modelling of competition between African carnivores.– Master Thesis, in Czech] – 53 p.+ supplement, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

V této práci byly sestaveny a zanalyzovány dva typy matematických modelů popisujících různé typy konkurence mezi dvěma druhy afrických šelem. První heuristický model popisuje dynamiku obou predátorů a jejich společné kořisti. Druhý individuální model se na příkladu psů hyenovitých a hyeny skvrnitě zaměřuje na vliv heterogenity prostředí a unikátních rysů ekologie jednoho z dvojice predátorů.

Annotation:

Two types of mathematical models incorporating several types of competition between two species of African carnivores were constructed and analysed. The heuristic model focuses on population dynamics of both carnivores and their shared prey. The individual-based model focuses on the role of habitat heterogeneity and unique features of ecology of one of the predators, using the African wild dogs and hyaenas as a case study.

Prohlašuji, že svoji magisterskou 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 magisterské práce, 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 4.1.2008

Terezie Stachová

Poděkování:

Děkuji svému školiteli za trpělivé vedení a podnětné rady a připomínky v průběhu mé práce. Také děkuji své rodině za její podporu, kterou jsem cítila po celé své studium. Nemohu zapomenout poděkovat svým přátelům, kteří mi pomáhali a zpříjemňovali můj každodenní život v Českých Budějovicích.

Obsah

1. Úvod.....	4
1.1. Literární přehled.....	5
1.1.1. Typy matematických modelů.....	5
1.1.2. Matematické modely konkurence.....	6
1.1.3. Matematické modely vytvořené pro psa hyenovitého.....	6
1.1.4. Stručné charakteristiky ekologie modelových organismů.....	8
1.1.4a Pes hyenovitý (<i>Lycaon pictus</i> , Temminck 1820)	
– stručná charakteristika ekologie druhu.....	8
1.1.4b Hyena skvrnitá (<i>Crocuta crocuta</i> , Erxleben 1777)	
– stručná charakteristika ekologie druhu.....	11
2. Metodika.....	16
2.1. Heuristický model.....	16
2.1.1. Analýza heuristického modelu a zpracování výsledků.....	19
2.2. Individuální model.....	19
2.2.1. Prostorové uspořádání.....	19
2.2.2. Demografické procesy.....	21
2.2.2a Hyena.....	21
2.2.2b Pes hyenovitý.....	22
2.2.3 Načasování demografických procesů v průběhu roku.....	24
2.2.4. Vliv parametrů na výsledek.....	24
2.2.5. Analýza individuálního modelu a zpracování výsledků.....	24
3. Výsledky.....	25
3.1. Heuristický model.....	25
3.1.1. Trajektorie a rovnovážné stavy systému.....	26
3.1.2. Závislost chování heuristického modelu	
na vybraných parametrech.....	26
3.1.2a Nosná kapacita hlavní kořisti K	26
3.1.2b Doplnková kořist R_2	28
3.1.2c Mortalita hyeny m_1	28
3.1.2d Allee efekt Θ	29
3.1.2e Koeficient mezidruhové konkurence k_2	29

3.1.2f. Kombinace dvou parametrů.....	30
3.2. Individuální model.....	31
3.2.1. Základní nastavení parametrů modelu a analyzované parametry	31
3.2.2. Chování druhu v nepřítomnosti kompetitora.....	32
3.2.3. Vliv množství kořisti a prostorové škály ve dvoudruhovém ekosystému.....	33
3.2.4. Vliv pokryvnosti ve dvoudruhovém ekosystému.....	34
3.2.5. Vliv heterogenity prostředí dané pokryvností.....	35
4. Diskuse.....	38
4.1. Heuristický model.....	38
4.2. Individuální model.....	40
4.3. Porovnání struktury a výsledků obou modelů se stávajícími kompetičními modely psa hyenovitého...	44
4.3.1. Heuristický model.....	44
4.3.2. Individuální model.....	46
5. Závěr.....	46
6. Přehled literatury.....	47

Přílohy:

Příloha I – Přehled základních demografických parametrů modelových druhů

Příloha II – Obrázky k výsledkům heuristického modelu

Příloha III – Tabulka základního nastavení parametrů individuálního modelu.

Příloha IV – Obrázky k výsledkům individuálního modelu

1. Úvod

Populační biologie se zabývá časovým průběhem početnosti populace daného druhu či druhů vzájemně svázaných ekologickými interakcemi. Tyto interakce mohou zahrnovat různé typy konkurence, mutualismu nebo predaných vztahů. Matematické modely populační dynamiky umožňují na základě znalostí biologie jednotlivých druhů predikovat, jak se budou jejich početnosti vyvíjet. Dále dovolují testovat význam jednotlivých faktorů ovlivňujících chování modelovaného systému (Hastings 1997). Při studiu organismů s dlouhou generační dobou nebo dlouhým životním cyklem je využití matematického modelování velmi vhodné, protože metoda přímého pozorování a každosezónního cenzu po dobu dostatečně dlouhou pro statistické zpracování dávající relevantní výsledky není většinou prakticky uskutečnitelná.

Jednou z oblastí biologie, kde je na vývoj populací upřena velká pozornost, a to nejen odborné veřejnosti, je ochrana ohrožených druhů (Caughley 1994). Zde také vystává jasně další důvod pro použití modelů: kromě toho, že nelze uskutečnit experimenty na reálné populaci z časových důvodů, není experimentální přístup možný ani kvůli nízkému počtu zbývajících jedinců tvořících populaci. Jakýkoliv zásah může snadno skončit vyhynutím druhu, což je (ze zřejmých důvodů) těžko přijatelný výsledek (Beissiger and Westphal 1998). Modely poskytují z tohoto pohledu bezpečnou variantu, kdy lze vyzkoušet dopady potenciálních zásahů na populaci. Výsledky modelů mohou pomoci odhalit, které vlivy mají na přežití daného druhu největší podíl a určit priority ochranného managementu (Norton 1995).

Cílem práce je

- 1)** navrhnout a zanalyzovat modely popisující populační dynamiku dvou konkurujících si predátorů, z nichž jeden podléhá Allee efektu
- 2)** pro zvolenou konkrétní dvojici druhů, která odpovídá vzájemnými interakčními vztahy bodu 1), parametrizovat jeden z modelů
- 3)** pomocí těchto modelů odpovědět na následující otázky.
 - a) Jaký je vliv exploitativní konkurence a populační dynamiky kořisti sdílené dvěma predátory na přežití těchto predátorů?
 - b) Jak ovlivňuje prostorové uspořádání a heterogenita prostředí vzájemné působení těchto predátorů?

Tato práce se zaměřuje na modelování populační dynamiky dvou velkých afrických šelem, psa hyenovitého (*Lycaon pictus*), který je ohroženým druhem, a hyeny skvrnité (*Crocuta crocuta*) (IUCN 2007). Tyto dva druhy si vzájemně konkurují o sdílenou kořist; hyena navíc krade psům jejich úlovky (jednostranný kleptoparazitismus) (Creel & Creel 1996, Carbone et al. 1997, Gorman et al. 1998). Práce zahrnuje dva možné přístupy k modelování populační dynamiky těchto konkurentů: heuristický model s kontinuálním časem pracující s celými populacemi dvou konkurentů i jejich kořisti a individuální model, ve kterém je zahrnuta věková struktura populace a prostorové uspořádání; lze proto modelovat i důležité vnitrodruhové socio-ekologické procesy, jako například disperzní chování a reprodukční supresi u psa hyenovitého (Creel & Creel 2002).

1.1. Literární přehled

1.1.1. Typy matematických modelů

Při tvorbě a formulaci modelu se opíráme o znalosti daného reálného systému. Rozhodneme, které faktory jsou pro jeho fungování určující a které můžeme zanedbat, důležité pak do modelu zahrneme a matematicky vyjádříme. Výsledkem modelu vyjádřeného soustavou diferenciálních rovnic je průběh stavové proměnné v čase, v případě populačně-biologického modelu je touto proměnnou hustota populace. Modely můžeme rozdělit do mnoha skupin na základě různých aspektů, například podle času (kontinuální časový průběh vs. diskrétní časové intervaly), počtu sledovaných populací (jednodruhové vs. vícedruhové modely), zahrnutí nebo zanedbání různých typů hustotní závislosti (hustotně závislé vs. hustotně nezávislé modely) popřípadě podle zahrnutí náhodné variability (modely deterministické bez náhodné komponenty vs. modely stochastické náhodnou variabilitu modelující), modely pracující s populačními hustotami nebo modely pracující s jednotlivými jedinci apod. (Case 2000). V poslední době se také stále více prosazují individuálně orientované modely populační dynamiky. Tyto modely jsou založeny téměř výhradně na počítačových simulacích. Neumožňují sice vyčerpávající analýzu chování modelu, ale díky jejich mimořádné flexibilitě a mechanistické podstatě lze do nich zahrnout téměř libovolný biologický mechanismus (Grimm 1999).

1.1.2. Matematické modely konkurence

S klasickým modelem konkurence přišli Lotka s Volterrou už začátkem minulého století. Tento model pracuje pouze s početnostmi dvou konkurujících si druhů, populační dynamiku zdroje nezahrnuje a jeho výsledkem je konkurenční vyloučení jednoho z predátorů (Begon et al. 2006). Jelikož v přírodě pozorujeme koexistující predátory, bylo zjevné, že některý z předpokladů tohoto modelu není splněn. Proto další práce Lotka-Volterrovův model rozšiřovaly nebo pozměňovaly. Jedním z prvních kroků bylo přidání sdíleného zdroje, který konkurenti využívají. U různě modifikovaných modelů jednoduchých potravních sítí se autoři zaměřili na prozkoumání vlivů kombinací různých typů funkčních odpovědí, hustotních závislostí nebo věkové struktury na fungování celého systému (Hassell & May 1974, Murdoch 1977, Hassel et al. 1977, May & Hassell 1981). Zkoumány byly faktory zabezpečující stabilitu potravní sítě, popřípadě naopak její destabilizaci až kolaps (Hastings & Powell 1991, Fagan 1997, McCann et al. 1998). V posledních letech se stále více do popředí odborného zájmu dostává chování systémů zahrnujících intraguild predaci, která je v přírodě často rozšířená (Polis & Holt 1992, Mylius et al. 2001, Wolfshaar et al. 2006).

1.1.3. Matematické modely vytvořené pro psa hyenovitého

Pokud tvoříme model pro konkrétní druh, máme příležitost zahrnout do něho kromě obecných mechanismů ovlivňujících populační dynamiku také všechny důležité unikátní vlastnosti studovaného druhu. U psa hyenovitého je důležitým faktorem Allee efekt (Courchamp et al. 1999), který lze do modelů na bázi diferenciálních rovnic jednoduše zahrnout (způsobů vyjádření je vícero) (Boukal & Berec 2002).

Modely studující různé aspekty kooperativního způsobu života a odlišnosti populací s Allee efektem oproti populacím, kde je zanedbán, publikovali v několika studiích např. Courchamp a kolegové (Courchamp et al. 2000a, Courchamp et al. 2000b, Courchamp et al. 2002). Tyto práce ukázaly, že populace pod vlivem Allee efektu jsou citlivější k působení mortalitních faktorů než populace, kde Allee efekt nepůsobí. To je způsobeno existencí spodní hranice velikosti skupiny (smečky); pod touto prahovou velikostí je skupina odsouzena k zániku, neboť není schopna při nízkém počtu členů úspěšně lovit a odchovat mláďata. U psů hyenovitých může

k poklesu pod prahovou hodnotu dojít například při propuknutí vztekliny, v klimaticky nepříznivé sezóně nebo díky zvýšené konkurenci lvů a hyen.

Dalším modelem, který byl použit k předpovědi rizika vyhynutí psa hyenovitého byla analýza životaschopnosti populace (anglicky označována jako PVA, Population Viability Analysis) v programu Vortex (vedle Vortexu existují další programy počítající PVA, liší se mezi sebou implementací procesů, z dalších modelů je známý např. RAMAS; Vortex je volně stažitelný software a proto je jeden z nejpoužívanějších) (Woodroffe et al. 1997). PVA představuje standardní nástroj používaný v ochranářské praxi (Boyce 1992, Taylor 1995), byť právě její „standardnost“ vede k neustálým diskusím, kdy, jak a zda vůbec jsou její výsledky v managementu jednotlivých ohrožených druhů aplikovatelné (Brook et al. 1999, Brook et al. 2000).

PVA pro psa hyenovitého byla zaměřena na testování vlivu inbrední deprese, „katastrof“ různých intenzit (pod katastrofu jsou shrnovány možné negativní vlivy zvyšující různým způsobem mortalitu, jako např. sucho, epidemie atd.) a fragmentace prostředí na populace různé velikosti. Výsledky ukázaly zranitelnost malých populací, značný vliv zvýšené mortality jak dospělých jedinců, tak štěňat, negativní dopad fragmentace prostředí a téměř zanedbatelné riziko inbrední deprese (Woodroffe et al. 1997).

Individuálně orientovaný model zahrnující kompetici se lvy, vliv imigrace a chorob na populaci psa hyenovitého publikovali Vucetich s Creelem (Vucetich & Creel 1996). Model byl parametrizován daty z šestileté terénní studie v národním parku Selous. Lvi, jakožto konkurenti psů, byli v modelu zahrnuti jako nezávislá náhodná proměnná, jejíž průměr byl jedním z parametrů modelu. Jako nejdůležitější negativní faktory ovlivňující přežití simulované populace byly identifikovány vysoká průměrná hustota lví populace a nemoci ovlivňující dospělé psy, jako např. vzteklna. Naproti tomu nemoci postihující pouze štěňata měly malý efekt. Pozitivním přínosem byla možnost imigrace.

Individuálně orientovaného modelu bylo také použito k vytvoření optimální očkovací strategie proti vzteklině, která by zajistila při nejmenším počtu očkovaných zvířat přežití lokální populace psa hyenovitého (Vial et al. 2006).

1.1.4. Stručné charakteristiky ekologie modelových organismů

Jako modelové organismy byly vybrány dva druhy šelem, a to pes hyenovitý (*Lycaon pictus*) a hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*). Následující část práce podává stručný přehled ekologie těchto dvou druhů s důrazem na fakta týkající se konkurence a údaje, které byly použity při návrhu modelů. Zájemce o podrobnější výklad odkazují na odbornou literaturu (souhrnný zdroj informací týkajících se psa hyenovitého např. Woodroffe et al. 1997, Creel & Creel 2002, informace o hyeně skvrnitě podává např. Hofer & East 1993a-c, Mills & Hofer 1998). Hodnoty parametrů pro oba druhy naměřené v terénu spolu se zdroji a hodnotami použitými v individuálním modelu shrnuje Příloha I.

1.1.4a Pes hyenovitý (*Lycaon pictus*, Temminck 1820) – stručná charakteristika ekologie druhu

Areál, velikost populace

Psi hyenovití patří dnes k nejohroženějším šelmám světa (IUCN 2007). Ačkoliv v minulosti obývali většinu subsaharské Afriky s výjimkou pouštních a pralesních oblastí, dnes se jejich areál zmenšil na oblasti východní a jižní Afriky, kde je nízká hustota lidského osídlení.

K poklesu populace psa hyenovitého docházelo v průběhu 19. stol; k největšímu poklesu došlo na konci století minulého. Dnes zbývá podle odhadů 3 000 - 5 500 volně žijících jedinců (Woodroffe et al. 2004). Za snížením počtu psů hyenovitých stojí hlavně dva faktory, a to pronásledování ze strany lidí a ztráta biotopu spojená s fragmentací zbývajících lokalit výskytu. Psi byli nejen loveni jako škodná farmáři chovajícími dobytek, ale také „ochranáři“. Kvůli způsobu zabíjení kořisti, kterou roztrhají a vyrvou jí vnitřnosti, měli mezi lidmi psi hyenovití pověst bezuzdných a krvelačných zabijáků. Za účelem ochrany antilop proto byli stříleni i v přírodních rezervacích (Woodroffe & Ginsberg 1999).

Psi hyenovití mají velká teritoria (Creel and Creel 1995) a jejich populační hustoty jsou v porovnání s ostatními masožravci extrémně nízké ve všech ekosystémech, které obývají, a proto jsou pro jejich přežití nutné velké rezervace.

V následující části textu o psech hyenovitých jsem vycházela většinou z publikace *The African Wild Dog – Status Survey and Conservation Action Plan*,

Woodroffe et al 1997 . Pokud jsou zdroje uvedených informací jiné, jsou uvedeny jako samostatná citace v textu.

Lov, potravní preference

Největší část jídelníčku psů hyenovitých tvoří antilopy střední velikosti, jako například impala (*Aepyceros melampus*), gazela Thomsonova (*Gazella thomsonii*), kudu velký (*Tragelaphus strepsiceros*) a pakuň žíhaný (*Connochaetes taurinus*). Loví však i menší kořist, ta ale tvoří malé procento jídelníčku. Příkladem může být zajíc africký (*Lepus capensis*), ještěrky či vejce (Creel & Creel 1995, Creel & Creel 2002).

Psí smečka při lovu spolupracuje a je tak schopná ulovit větší kořist, než na kterou by si troufl jedinec. Ve výsledku má každý člen smečky vyšší loveckou úspěšnost, než kdyby lovil sám. Lovecký úspěch psů hyenovitých je vysoký, pohybuje se mezi 40-70% (Fanshawe & Fitzgibbon 1993, Creel & Creel 1995).

Teritorialita, sociální chování

Psi hyenovití mají extrémně velké domovské okrsky, větší než u šelem přibližně stejné tělesné velikosti. Velikost domovského okrsku se pohybuje od 1 500 do 2 000 km² v Serengeti (Tanzánie), v národním parku Kruger (Jihoafrická Republika) je to okolo 885 km². Obě tyto hodnoty jsou v době mimo reprodukční sezónu. V době, kdy má smečka mláďata, se zdržují její členové poblíž nory, jinak jsou nomadičtí. Části domovských okrsků jednotlivých smeček se překrývají, jádrová zóna je ale výlučným územím jedné smečky. Kvůli velkým domovským okrskům/teritoriím je populační hustota psů hyenovitých velice nízká. Důvod není dosud jasný, ale studie naznačují, že psi nejsou limitováni dostupností kořisti (Mills & Biggs 1993, Ginsberg et al. 1995).

Psi hyenovití patří k velice sociálním šelmám. Celá smečka tráví většinu času společně. Počet členů smečky se pohybuje od samotného páru po přibližně 27 jedinců. Nová smečka vzniká, když malá skupinka zvířat (nejčastěji subadultů nebo mladých dospělých, většinou sourozenců) stejného pohlaví opustí rodnou smečku a potká nepříbuznou skupinu jedinců opačného pohlaví. V nově vzniklé smečce je každý člen příbuzný jedincům stejného pohlaví a nepříbuzný jedincům pohlaví opačného.

Kooperativní chování je jedním ze základů sociality psů hyenovitých, ať už je to kooperativní lov, rozmnožování, obrana proti kleptoparazitismu atp. Důležitost

pomocníků při výchově mláďat dokazuje fakt, že pokud má smečka méně než čtyři členy, tak se vrh podaří odchovat velmi zřídka. Kooperativní chování v důsledku vytváří Allee efekt. Existuje dolní hranice velikosti smečky, pod kterou není schopna přežít, její růstová rychlost je záporná a smečka směřuje k vyhynutí. Nejčastěji bývá jako hraniční hodnota uváděno pět jedinců (Courchamp et al. 2000, Courchamp et al. 2002).

Rozmnožování

Ve většině smeček se rozmnožuje pouze dominantní alfa pár: alfa samice je matkou všech štěňat ve smečce a alfa samec je otcem většiny z nich. Za určitých okolností je možné, že i beta samice porodí mláďata. O mláďata se starají všichni členové smečky. Dominantní samice mláďata kojí, dominantní samec se stará jako každý jiný samec ve smečce.

Samice rodí v noře, kde zůstává spolu s mláďaty po dobu tří měsíců. Po dobu, kdy samice kojí, jí nosí ostatní členové smečky potravu, kterou vyvrhují. Po odstavení mláďat vyvrhují potravu i jim. Pomoc od ostatních psů spočívá také v hlídání nory a odhánění predátorů. Vrhů psů hyenovitých jsou velmi početné, průměrně dosahují velikosti 10-11 štěňat, maximální zaznamenaný vrh je 21 štěňat. Díky tomu, že pár psů hyenovitých není schopen rozmnožování bez pomoci ostatních členů smečky, je jednotkou populace spíše nežli jedinec právě celá smečka.

Konkurence a zdroje mortality

Nepřímá konkurence o kořist má na psy hyenovité dle studií malý vliv, větší váhu má přímá konkurence s ostatními masožravci, jako například s hyenou skvrnitou (*Crocuta crocuta*), která krade psům ulovenou kořist. Velká smečka ale dokáže svůj úlovek proti hyenám ubránit, záleží na početním poměru obou stran (Mills & Hofer 1998). Přítomnost hyen blízko místa lovu zkracuje čas, který psi mají na pozření kořisti, někdy jí nestihnou sežrat celou. Z toho také pramenily domněnky lidí, že psi zabíjejí jen pro „potěšení“, neboť nechávají zbytky a nejsou tudíž hladoví.

Dalšími důležitými konkurenty jsou lvi afričtí (*Panthera leo*). Lvi loví mláďata a subadultní psy, také mohou psům krást ulovenou kořist. Z hlediska přímé mortality jsou lvi důležitější než hyeny. Intenzita konkurence s ostatními šelmami také závisí na typu ekosystému, v prostředí s hustější vegetací, kde lze psy a jejich úlovky obtížně

lokalizovat, nemá konkurence tak velký význam jako v otevřených biotopech (Creel & Creel 1996).

Nejdůležitějším zdrojem mortality jsou lidé, kteří rozvojem svých činností zmenšují podíl území ponechaného přírodě. Tím dochází k úbytku kořisti i vlastního prostředí pro život psů (toto je obecně největší problém, kterému čelí v současnosti volně žijící organismy, ohroženými je činí nedostatek vhodných biotopů). Následná fragmentace zbylých vhodných ploch a jejich zmenšování škodí psům hyenovitým více než ostatním šelmám právě kvůli jejich nízkým populačním hustotám a kooperativnímu způsobu života.

Přímými zdroji mortality je pronásledování lidmi (psi často při migraci opouští chráněná území a jsou stříleni farmáři, kteří mají obavy o dobytek, chytají se do ok, která jsou primárně určena pro jiná zvířata, a dochází k nehodám na silnicích), konkurence s ostatními šelmami, predace lvy a epidemie nemocí (vzteklina, parvovirus, psinka).

Výskyt psů hyenovitých v chráněných územích

V současné době se největší populace vyskytují v následujících rezervacích: rezervace Selous a národní park Ruaha (Tanzánie), národní park Kruger (Jihoafrická republika), rezervace Moremi a národní park Chobe (Botswana) a národní park Hwange (Zimbabwe) (Woodroffe et al 2004).

1.1.4b Hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*, Erxleben 1777) – stručná charakteristika ekologie druhu

V následující části pojednávající o hyeně skvrnitě je hlavním zdrojem informací publikace *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*, Mills & Hofer (1998). Ostatní zdroje jsou uvedeny v textu jako samostatné citace.

Hyena skvrnitá je jedním z nejdůležitějších konkurentů psa hyenovitého. Areál jejího rozšíření pokrývá přibližně 20 000 km², s těžištěm výskytu ve východní Africe. Největší populace se nacházejí v rozlehlých přírodních rezervacích, jako například v Serengeti (Tanzánie), Masai Mara (Keňa), Kruger (Jihoafrická republika) a Selous (Tanzánie). Mimo chráněná území počty hyen klesají a jejich přežití začíná být stále více závislé na existenci rezervací.

Jak již bylo zmíněno dříve, rozsáhlejší chráněná území jsou důležitá také pro přežití psa hyenovitého. Početnosti hyen jsou řádově vyšší než u psa. Při porovnání populačních hustot je rozdíl jeden řád, při přepočtu na biomasu je rozdíl dva řády (Creel & Creel 1996). Hodnoty vycházejí shodně nezávisle na typu ekosystému, ve studii byla porovnávána data z různých oblastí (Selous, Kruger, Ngorongoro, Serengeti, Hluhluwe).

Lov a potravní preference

Oproti tradičnímu pohledu na hyenu jako na kleptoparazita a mrchožrouta, většinu své potravy hyeny samy uloví. Jsou to potravní oportunisté, složení jejich jídelníčku se mění podle ekosystému ve kterém žijí. Hyeny loví v noci, nejčastěji ve skupinkách dvou až pěti jedinců, vzácnější jsou početnější skupiny či naopak sólo lovy. Základní složku kořisti tvoří velcí kopytníci – pakoně, různé druhy antilop, zebry. Úspěšnost lovu závisí na velikosti lovicí skupinky, typu kořisti a také na typu prostředí. Při hledání potravy jsou hyeny schopny urazit velké vzdálenosti, až okolo 80km.

Zajímavé jsou potravní preference v jednotlivých prostředích. Z dosavadních studií není jasný nějaký trend, ale například v Kalahari a národním parku Kruger hyeny více loví rezidentní kořist, zatímco opačný případ nastává v Serengeti a Chobe, kde je lovena migrující kořist více, než odpovídá její dostupnosti. V Serengeti je tento jev podrobně prostudován. Zdejší hyeny opouštějí své teritorium a podnikají dlouhé, i několik dnů trvající výpravy za potravou („commuting trips“), kdy následují migrující stáda pakoňů a antilop. To vysvětluje paradox, že počet hyen v teritoriu dané velikosti je vyšší, než je jeho nosná kapacita K (odvozená z měřené hustoty rezidentní kořisti) (Hofer & East 1993b, Höner et al. 2005).

Sociální chování a teritorialita

Hyeny jsou jedny z nejsociálnějších šelem vůbec. Žijí ve skupinách - klanech, které mohou čítat až 80 jedinců. Jedná se o typickou „fission-fusion society“. Tento pojem znamená, že členové klanu se často pohybují a loví sami nebo v malých skupinách a jen někdy se všichni setkávají, např. při obraně teritoria, potravních zdrojů nebo společné nory („communal den“). V klanu existuje striktní dominantní hierarchie, samice jsou dominantní nad samci a nejnižší postavená samice je výše než nejvyšší postavený samec. Samice jsou filopatrikové, zatímco samci opouštějí

rodný klan ve věku dvou až dvou a půl let a připojují se k jinému klanu. Samci, kteří se nově připojili, začínají na spodu dominantního žebříčku a s délkou svého pobytu si vylepšují pozici v naději na dosažení alfa postavení, které zaručuje možnost rozmnožování (Hofer & East 1993a).

Klan se tedy skládá z matrilií. Mláďata samičího pohlaví získávají pozici v hierarchii těsně pod pozicí své matky („rank inheritance“). Jsou známy případy, kdy dcery získají postavení odlišné od své matky, např. když se dcera přidá k silné koalici vysoce postavených samic a má podstatně vyšší pozici než matka, nebo v případě matčiny smrti, kdy má dcera nižší postavení. To vše ukazuje důležitost matky coby koaliční partnerky pro dceru, někdy je tento jev uváděn jako tzv. efekt „rodinného stříbra“ („silver spoon effect“) (Hofer & East 2003).

V klanu můžeme mluvit přímo o sociální politice, mezi členy smečky dochází k tvorbě aliancí a koalic, pozice v dominantním žebříčku určuje například i podíl na úlovku; nejdominantnější samice mají prioritní přístup.

Hyení societa je velmi tvárná, existují velké rozdíly ve velikosti klanu, taktice lovu, teritorialitě atd. podle ekologických podmínek. Například průměrná velikost klanu se pohybuje od tří členů v poušti a polopoušti až k 54 ve východoafrických savanách.

Klan se může rozpadnout, když počet jeho členů překročí nosnou kapacitu, nebo pokud se uvolní sousední teritorium. Velikost teritoria je variabilní, s rozlohou méně než 40 km² v Serengeti (důvody tak malého teritoria pro jedny z největších klanů diskutovány výše) až po 1000 km² v Kalahari.

Obrana teritoria bývá obvykle důsledná, opět s výjimkou Serengeti, kde jsou průchody členů jiných klanů přes vlastní teritorium tolerovány v době, kdy je nutné podnikat výpravy za potravou (Hofer & East 1993b).

Reprodukce

Sociální život klanu je soustředěn okolo společné nory, která slouží jako úkryt pro mláďata po dobu 12 měsíců, kdy je matky přicházejí k noře kojít. Velikost vrhu je obvykle dvě mláďata, vzácně jedno nebo tři. Věk samice při prvním porodu se pohybuje od dvou (dominantní) do pěti let (nízko postavená samice). Rozmnožují se všechny samice v klanu (rozmnožování je asezónní) a mláďata jsou odkládána do společné nory. V jednom okamžiku může nora obsahovat až třicet mláďat různého stáří pocházejících až z dvaceti vrhů.

Mláďata jsou kojena po dlouhou dobu, definitivně jsou odstavena až mezi 14-18 měsícem věku. Každá samice kojí jen vlastní mláďata. Reprodukční úspěšnost samic je vázána na jejich postavení. Dominantnější samice mají kratší intervaly mezi porody a také mají větší šanci úspěšně mláďata odchovat. Primární poměr pohlaví je obvykle 1:1, nebo je lehce vychýlený ve prospěch samic (Hofer & East 1997). Malé hyeny jsou hned po narození dost agresivní, mají již otevřené oči a prořezané zuby. Dochází k utváření dominantní hierarchie mezi sourozenci, dominantní mládě následně kontroluje přístup k mateřskému mléku. Někdy dochází k siblicidě (Hofer & East 1997).

Konkurence a zdroje mortality

Hyeny konkurují hlavně se lvy, výsledek interakce závisí na poměru početností obou stran, obvykle vítězí lvi, hyeny pouze v případě, že přecíslní lvy v poměru 4:1. Jakmile je ale u úlovku přítomen dospělý samec, tak na poměru nezáleží a lvi vždy vyhrávají. Sama dospělá hyena uspěje v konkurenci s levhartem, gepardem, šakalem a psem hyenovitým (ne s celou smečkou). Podíl hyeního jídelníčku, který je tvořen ukradenou kořistí, závisí na typu ekosystému a také na poměrech lvů a hyen.

Nejdůležitějším zdrojem mortality jsou lidské aktivity (chytání hyen do pastí, odstřely, nehody na komunikacích atd.). Hyeny mají mezi lidmi stále negativní pověst a jsou proto často stříleny farmáři i v místech, kde jsou chráněny.

Přírozenou příčinou mortality je hlavně predace lvy, vnitrodruhová predace při střetech u kořisti a při klanových válkách, zranění způsobená kořistí při lovu a zranění samice při prvním porodu. Za mortalitu mláďat jsou zodpovědné faktory jako siblicida, infanticida a predace lvy.

Psi hyenovití a hyeny skvrnité – vzájemné interakce

Složení kořisti se u hyeny a psa značně překrývá, pakůň (*Connochaetes* sp.) je často nejzastoupenější kořistí jak u psa tak u hyeny, v Serengeti se shodují první tři nejpreferovanější druhy kořisti – pakůň, gazela Thomsonova a zebry (Creel & Creel 2002). Hyeny jsou schopny ukrást psům jejich úlovek v případě příznivého početního poměru. K přecíslnění dochází poměrně často, ale hyena neuspěje například tehdy, pokud je sama proti celé psí smečce. Můžeme říci, že při současném stupni ohrožení psa hyenovitého představuje kleptoparazitismus ze strany hyen potenciálně jeden z důležitých faktorů ovlivňujících jeho početnost. Protože konkurence s velkými

šelmami hrála vždy velkou roli, existuje teorie, podle které jsou extrémně nízké populační hustoty psa hyenovitého odpovědí na tlak ze strany konkurentů - hyen a lvů (Creel & Creel 1996).

2. Metodika

Pro stanovení vlivu konkurence a kleptoparazitismu ze strany hyeny skvrnité (dále jen „hyena“) na populaci psa hyenovitého (dále jen „pes“) byly sestaveny dva typy matematických modelů. Heuristický model pracuje se soustavou diferenciálních rovnic, popisujících změny populačních hustot a zahrnujících charakteristické vlastnosti jednotlivých druhů, jako např. inverzní hustotní závislost při nízkých hustotách u psa hyenovitého. Tento model zahrnuje také populační dynamiku sdílené kořisti a soustřeďuje se na vliv exploitativní konkurence. Druhý, individuální model, pracuje s jednotlivými jedinci obou konkurujících si druhů a umožňuje navíc oproti heuristickému modelu testovat vliv prostorového uspořádání. Množství kořisti v individuálním modelu se může měnit v závislosti na prostorové proměnné; pro zjednodušení předpokládáme, že lokální hustota kořisti zůstává konstantní.

2.1. Heuristický model

Tento model se zaměřuje na obecné mechanismy konkurence mezi predátory s překrývajícím se jídelníčkem. Interakční vztahy jednoduché tříčlankové potravní sítě byly popsány soustavou tří diferenciálních rovnic, vyjadřujících změny populačních hustot psa, hyeny a společné kořisti, o kterou si tyto dva predátoři konkurují. Navíc k exploitativní konkurenci působí hyena na psa negativně kleptoparazitismem. S ohledem na skutečnost, že jídelníčky obou šelem se kryjí pouze zčásti (i když podstatně), může pes v našem modelu využívat i doplňkovou kořist, kterou hyeny neloví. Předpokládáme, že hlavní i doplňková kořist se vyskytují ve stejném prostředí a psí smečky tyto typy kořisti potkávají postupně. Pes doplňkovou kořist zahrne do své potravy v okamžiku, kdy bude sdílené kořisti málo.

Změnu populační hustoty hyeny v čase lze obecně vyjádřit jako

$$\frac{dx}{dt} = [\text{natalita závislá na kořisti (numerická odpověď typu Holling II)}] -$$

[vnitrodruhová kompetiční mortalita] - [mortalita nezávislá na populační hustotě].

Obdobně můžeme vyjádřit změnu populační hustoty psa v čase:

$$\frac{dy}{dt} = [\text{člen inkorporující Allee efekt}] \cdot [\text{natalita závislá na množství hlavní a doplňkové kořisti (numerická odpověď typu Holling II)}] - [\text{vnitrodruhová kompetiční mortalita}] - [\text{mezidruhová kompetiční mortalita daná kleptoparazitismem}] - [\text{mortalita nezávislá na populační hustotě}].$$

Populační hustota společné kořisti se mění v čase podle obecné rovnice:

$$\frac{dz}{dt} = [\text{logistický růst kořisti}] - [\text{mortalita predací hyenami (funkční odpověď typu Holling II)}] - [\text{mortalita predací psy (funkční odpověď typu Holling II)}].$$

Soustavu tvoří rovnice (1.1)–(1.3), výraz (1.4) určuje pravděpodobnost zahrnutí doplňkové kořisti do potravy psa, výraz (1.5) určuje kritickou hodnotu hustoty hlavní kořisti, ve které dochází k rozšíření potravních preferencí u psa na doplňkovou kořist. Pokud bude hustota hlavní kořisti nižší než z^* , dané výrazem (1.5), zahrne pes do svého jídelníčku i doplňkovou kořist. Vycházíme přitom z teorie optimálního využití potravních zdrojů (optimal foraging theory, MacArthur and Pianka 1966), která ukazuje, že optimální p , tedy pravděpodobnost zahrnutí daného typu potravy do jídelníčku predátora, se skokově mění z hodnoty 0 na 1 v hodnotě z^* . Tento předpoklad jsme nahradili hladkou funkcí s velmi strmým přechodem v okolí z^* . Přesmyknutí na doplňkovou kořist tedy není úplné a psi vykazují pro hustoty hlavní kořisti velmi blízké z^* částečné preference. Parametry a jejich význam jsou shrnuty v Tabulce 1.

$$(1.1) \quad \frac{dx}{dt} = \frac{e a_1 z x}{1 + h a_1 z} - k_1 x^2 - m_1 x$$

$$(1.2) \quad \frac{dy}{dt} = \frac{y}{y + \theta} \cdot \frac{e a_2 z y + p e_3 a_3 R_2 y}{1 + h a_2 z + p h a_3 R_2} - k_2 x y - k_3 y^2 - m_2 y$$

$$(1.3) \quad \frac{dz}{dt} = r z \left(1 - \frac{z}{K} \right) - \frac{a_1 z x}{1 + h a_1 z} - \frac{a_2 z y}{1 + h a_2 z + p h a_3 R_2}$$

$$(1.4) \quad p = \frac{1}{\pi} \left(\arctan[-n(z - z^*)] + \frac{\pi}{2} \right)$$

$$(1.5) \quad z^* = \frac{e_3}{a_2 h (e - e_3)}$$

Tento model populační dynamiky obsahuje jak stabilizující, tak destabilizující mechanismy. Jako destabilizující působí funkční odpovědi druhého typu (Begon et al. 2006), které se vyskytují u obou predátorů. Stabilizující vliv mají oproti tomu vnitrodruhová konkurence (taktéž u obou predátorů) a doplňková kořist R_2 (dostupná pouze pro psa). Pokud se v modelu vyskytují jak stabilizující, tak destabilizující faktory, můžeme očekávat výsledné chování podobné paradoxu obohacení (paradox of enrichment, Rosenzweig 1971), kde v závislosti na hodnotě nosné kapacity pro kořist pozorujeme buď stabilní ekvilibrium nebo limitní cykly. Dále lze očekávat, že díky přítomnosti Allee efektu bude systém bistabilní (Boukal & Berec 2002, de Roos et al. 2003, van Kooten et al. 2005), se dvěma typy ekvibríí: stabilním a jemu odpovídajícím nestabilním. Navíc může tento model ukázat, za jakých podmínek budou oba druhy predátorů koexistovat, případně dojde ke kompetičnímu vyloučení jednoho z nich.

r	Růstová rychlost kořisti
K	Nosná kapacita kořisti
a_1	Intenzita lovu (attack rate) - hyeny
a_2	Intenzita lovu společné kořisti (attack rate) - psi
a_3	Intenzita lovu doplňkové kořisti (attack rate) - psi
e	Účinnost zpracování společné kořisti (hyeny, psi)
e_3	Účinnost zpracování doplňkové kořisti (psi)
h	Čas potřebný pro zpracování kořisti (společná i doplňková kořist)
k_1	Koeficient vnitrodruhové konkurence (hyeny)
k_2	Koeficient mezidruhové konkurence
k_3	Koeficient vnitrodruhové konkurence (psi)
m_1	Mortalita (hyeny)
m_2	Mortalita (psi)
Θ	Parametr ve členu zahrnujícím Allee efekt u psa
R_2	Populační hustota doplňkové kořisti pro psa
p	Pravděpodobnost zahrnutí doplňkové kořisti do jídelníčku psa
n	Škálovací faktor pro p

Tabulka 1: Seznam parametrů heuristického modelu

2.1.1. Analýza heuristického modelu a zpracování výsledků

Závislost chování heuristického modelu na vybraných ekologických a demografických parametrech jsem prozkoumala standardními metodami numerické bifurkační analýzy pomocí programu MATCONT (Govaerts and Kuznetsov 2007). Grafy byly vytvořeny v programu SigmaPlot 7.1 (Systat software Inc. 2002).

2. 2. Individuální model

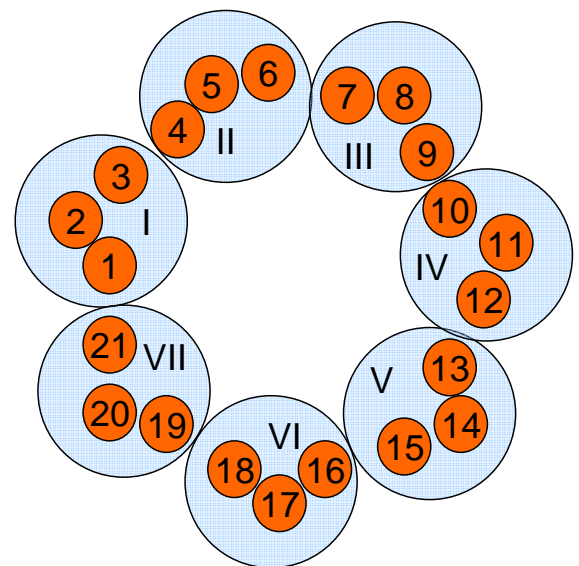
Individuálně orientovaný model byl navržen na základě údajů o biologii obou modelových druhů čerpaných z literatury.

2.2.1 Prostorové a časové uspořádání

Prostor je v modelu tvořen deseti potenciálními teritorii psa. Tato teritoria se vzájemně nepřekrývají a jsou (v souladu se standardními předpoklady podobných simulačních modelů (Berec 2002)) cirkulárně uspořádána. Každé psí teritorium v sobě zahrnuje hyení teritoria. Jejich počet n_{ht} je jedním z parametrů modelu. Jelikož populační hustoty hyen jsou v ekosystémech, kde žijí sympatricky se psem hyenovitým, vždy přibližně o řád vyšší než populační hustoty psa hyenovitého a obdobný vztah se předpokládá mezi velikostmi teritorií, můžeme za realistickou hodnotu n_{ht} považovat 10. Hyení teritoria jsou uspořádána lineárně v rámci jednoho psího a cirkulárně přes všechna psí teritoria (viz Obr. 1).

Každé hyení teritorium je charakterizováno počtem hyen (mláďat H_c , juvenilních H_j , dospělých H_{ad}), které ho v daný moment obývají, průměrným počtem dospělých psů na hyení teritorium P_{avg} (je dán počtem psů obývajících teritorium, které zahrnuje dané hyení, děleným počtem vnořených hyeních teritorií – vztah (2.1)) a pokryvností vegetace v daném teritoriu.

Pokryvnost vegetace, tedy relativní míra uzavřenosti či otevřenosti biotopu, je dána parametrem $cover$. Z něj je odvozena



Obr.1: Schematické znázornění rozmístění psích a hyeních teritorií. Hyení teritoria číslována římskými číslicemi; psí teritoria číslována arabskými číslicemi. Pro přehlednost je $n_{ht} = 3$ (v modelu je základní nastavení $n_{ht} = 10$).

hustota společné kořisti v daném hyením teritoriu (parametr K_h) dle vztahů (2.2a) a (2.2b). Hustota kořisti se vzrůstajícím vegetačním krytem stoupá až k maximální hodnotě, které dosahuje při optimální pokrývosti $cover_{opt}$. Pokud je míra uzavřenosti prostoru vyšší než optimální, hustota kořisti opět klesá (Obr. 2).

Každé psí teritorium charakterizuje počet psů (štěňat P_c , juvenilních P_j , dospělých P_{ad}), počet hyen H_{tot} (je tvořen celkovým počtem dospělých hyen obývajících vnořená teritoria, vztah (2.3)), hustota společné kořisti K_p daná vztahem (2.4) a průměrná míra kleptoparazitismu hyen v biotopu (parametr $comp$) spočtená z hodnot parametru $cover$ ve vnořených hyeních teritoriích (vztah (2.5)). Kleptoparazitismus ze strany hyen s rostoucí uzavřeností prostředí klesá, neboť klesá viditelnost a pro hyeny je obtížnější lokalizovat psy s jejich úlovkem, a je rovněž ovlivněn počtem hyen v teritoriu (Obr. 2).

$$(2.1) \quad P_{avg} = \frac{P_{tot}}{nht};$$

$$(2.2a) \quad cover \leq cover_{opt} \Rightarrow$$

$$K_h = cover \frac{K_{max}}{cover_{opt}};$$

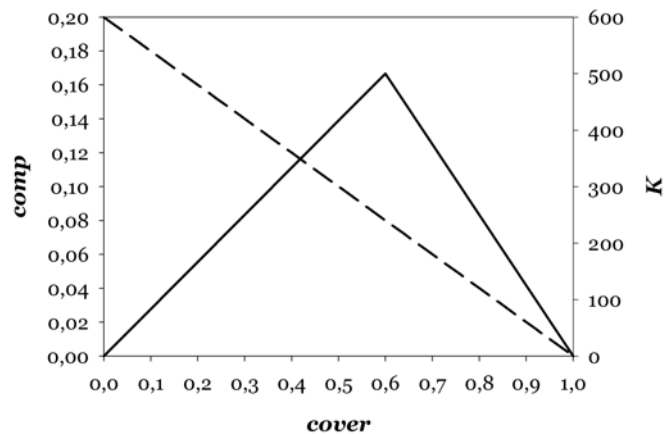
$$(2.2b) \quad cover > cover_{opt} \Rightarrow$$

$$K_h = (1 - cover) \frac{K_{max}}{(1 - cover_{opt})};$$

$$(2.3) \quad H_{tot} = \sum_{i=1}^{nht} H_i;$$

$$(2.4) \quad K_p = \sum_{i=1}^{nht} K_{h(i)};$$

$$(2.5) \quad comp = \frac{\sum_{i=1}^{nht} (comp_{max} (1 - cover))_i H_i}{nht};$$



Obr.2: Závislost parametrů K (hustota hlavní kořisti) a $comp$ (míra kleptoparazitismu hyen v biotopu) na parametru $cover$ (pokryvnost vegetace v biotopu).

Plnou čarou závislost K na $cover$, čárkovanou čarou $comp$ na $cover$. Číselné hodnoty parametrů jsou ilustrativní.

P_{tot} – počet dospělých psů v psím teritoriu, které zahrnuje dané hyení;

i – index vnořeného hyeního teritoria;

K_{max} – maximální hustota hlavní kořisti v hyením teritoriu;

$cover_{opt}$ - optimální pokrývnost vegetace pro hlavní kořist, která při této pokrývnosti dosahuje svého maxima;

$comp_{max}$ - maximální hodnota konkurence dané kleptoparazitismem jedné hyeny.

Parametry K_h , respektive K_p a $comp$, jsou používány při výpočtech mortalit hyen respektive psů. Parametr K_h také určuje disperzi hyen, blíže v následující části textu. V simulacích byl použit časový krok délky jednoho roku, neboť u psa je rozmnožování sezónní a u hyen, které se rozmnožují asezónně, jsou použity kumulativní pravděpodobnosti velikostí vrhů za jeden rok (zdroje všech terénních dat, na které se odkazuje Metodika jsou uvedeny v Příloze I).

2.2.2. Demografické procesy

2.2.2a. Hyena

Rozlišujeme tři věková stádia, a to mláďata (0-1 rok), juvenilní (1-3 roky) a dospělé hyeny (>3 roky). Maximální možný věk je 16 let. Rozmnožovat se mohou pouze dospělí jedinci. Poměr pohlaví u hyen je 1:1 jak při narození, tak v dospělosti, a proto uvažujeme, že 50% populace jsou samice, z nichž každá je schopná rozmnožování. Maximální velikost vrhu u hyen jsou dvě mláďata, možné velikosti vrhů jsou tedy 0-2. Základní hodnoty pravděpodobností vrhů jednotlivých velikostí jsou odvozené z terénních dat. Natalita je nezávislá na hustotě kořisti v teritoriu.

Mortalita mláďat je konstantní a je odvozena z terénních dat. U mortalit dospělců a juvenilních jedinců předpokládáme, že závisí na hustotě obou predátorů a kořisti v teritoriu. Skládají se ze dvou složek: základní minimální mortality a hustotní mortality, která navyšuje základní složku. Popisují je vztahy (2.6a) a (2.6b). Mortalita juvenilních jedinců M_{juv} je ovlivněna podmínkami celého klanu, je tedy odrazem mortality dospělých M_{had} .

(2.6a)

$$M_{had} = M_{had \min} \left(1 + \frac{P_{avg} + H_i}{K_h} \right); \Rightarrow M_{had} = M_{had \min} + \underbrace{M_{had \min} \left(\frac{P_{avg} + H_i}{K_h} \right)}_{\text{Hustotní složka mortality}}$$

(2.6b)

$$M_{hjuv} = M_{hjuv \min} \left(1 + \frac{P_{avg} + H_i}{K_h} \right); \Rightarrow M_{hjuv} = M_{hjuv \min} + \underbrace{M_{hjuv \min} \left(\frac{P_{avg} + H_i}{K_h} \right)}_{\text{Hustotní složka mortality}}$$

i – index domácího teritoria;

M_{hadmin} , $M_{hjuvmin}$ - minimální hodnoty mortality dospělců respektive juvenilních jedinců.

Pokud se vlivem mortality zmenší klan na méně než dva jedince, považujeme jej za vyhynulý a teritorium se uvolní. U disperzních procesů respektujeme fakt, že hyení societa je držena pohromadě samicemi, které jsou filopatrické a udržují si svá stabilní teritoria po desetiletí. Každoroční odchody tříletých samců můžeme zanedbat, neboť na jejich místo by přišli jiní samci z okolních klanů. Migraci proto modelujeme pouze v případě, že jedno či obě sousední teritoria daného klanu jsou prázdná. Předpokládáme přitom, že v tom okamžiku dochází k takovému rozštěpení klanu, aby mortalita jedinců, kteří odešli do sousedního teritoria, nepřevyšovala mortalitu jedinců, kteří zbyli po jejich odchodu v původním teritoriu. Počet emigrujících jedinců je dán vztahem

$$(2.7) \quad H_{disp} = \left\lfloor \frac{K_{h(j)}(H_{(i)} + P_{avg(i)}) - K_{h(i)}P_{avg(j)}}{K_{h(i)} + K_{h(j)}} \right\rfloor.$$

i – index domácího teritoria; j – index sousedního teritoria, kam směřuje migrace.

$\lfloor \rfloor$ - číselná dolní celá část

Pokud jsou volná obě okolní teritoria, je upřednostňováno to, do kterého může odejít větší počet jedinců.

2.2.2b. Pes hyenovitý

Taktéž u psa rozlišujeme tři věková stádia, lišící se od hyeních věkovými rozmezími. Jsou to mláďata (0-1 rok), subadulti (1-2 roky) a dospělí jedinci (>2 roky). Maximální možný věk je 10 let. Rozmnožovat se mohou pouze dospělí jedinci, v případě psů pouze dominantní pár, každá smečka má tedy za rok jeden vrh štěňat. Maximální velikost vrhu je 16 mláďat (rozdělení pravděpodobností). Natalita je nezávislá na hustotě kořisti v teritoriu. Poměr pohlaví u psů je 1:1 jak při narození, tak v dospělosti, a proto uvažujeme, že 50% populace jsou samice. Mortalitu mláďat předpokládáme konstantní a její hodnota je odvozená z terénních dat. Mortality dospělců a juvenilních jedinců závisí na lokální populační hustotě obou predátorů a kořisti v teritoriu a kleptoparazitismu hyen. Jsou tvořeny třemi složkami: základní

minimální mortalitou a dále hustotní a kleptoparazitickou složkou, které jí navyšují (vztahy 2.8 a; 2.8b).

$$(2.8a) \quad M_{pad} = M_{pad\min} \left[\left(1 + \frac{P_i + H_{tot}}{K_p} \right) + comp \right]$$

$$\Rightarrow M_{pad} = M_{pad\min} + \underbrace{M_{pad\min} \left(\frac{P_i + H_{tot}}{K_p} \right)}_{\text{Hustotní složka mortality}} + \underbrace{M_{pad\min} comp}_{\text{Kleptoparazitická složka mortality}};$$

$$(2.8b) \quad M_{pjuv} = M_{pjuv\min} \left[\left(1 + \frac{P_i + H_{tot}}{K_p} \right) + comp \right];$$

$$\Rightarrow M_{pjuv} = M_{pjuv\min} + \underbrace{M_{pjuv\min} \left(\frac{P_i + H_{tot}}{K_p} \right)}_{\text{Hustotní složka mortality}} + \underbrace{M_{pjuv\min} comp}_{\text{Kleptoparazitická složka mortality}}$$

i –index domácího teritoria, $M_{pad\min}$, $M_{pjuv\min}$ - minimální hodnoty mortality dospělců respektive juvenilních jedinců.

Mortalitu juvenilních jedinců M_{pjuv} určují podmínky celé smečky a odráží mortalitu dospělých členů M_{pad} .

Podobně jako u hyen považujeme smečku za vyhynulou v případě poklesu počtu dospělých psů pod dva jedince. Šíření psů však modelujeme odlišným způsobem, neboť disperzní procesy hrají u psa hyenovitěho na rozdíl od hyeny zcela zásadní roli. Obě pohlaví opouští smečku při dosažení dospělosti a hledají nepříbuznou skupinu opačného pohlaví, aby bylo možné založit novou smečku. Tento proces je modelován následovně: na konci druhého roku věku jsou všichni takoví jedinci z jedné smečky rozdělení na dvě poloviny (samci a samice). Každá skupinka se vydá náhodným směrem (mohou obě shodným) procházet potencionální teritoria. Pokud skupina narazí na obsazené teritorium a je početně silnější než skupina stejného pohlaví, tj. počet jejích členů je větší než polovina obyvatel obsazeného teritoria, dojde k vyhnání rezidentní skupiny a migranti nastoupí na jejich místo. Vyhnaní naopak zaujmou pozici migrantů a pokračují v cestě teritorii, jak byla započata. Pokud dorazí

k obsazenému teritoriu zároveň dvě skupinky pocházející ze stejného domovského teritoria, mají nejprve přednost samice. V případě lichého počtu jedinců v disperzní kohortě může nastat případ, že disperzních samců je o jednoho více než samic. Pokud za těchto okolností samice ve vyhánění neuspějí a rozdíl jednoho zvířete navíc by stačil k úspěchu, tak samci takové teritorium obsadí.

Pokud skupina samců či samic narazí na prázdné teritorium, obsadí ho a čeká na skupinu opačného pohlaví původem z jiného teritoria, s níž by došlo k vytvoření nové smečky. Pokud se tak nestane v rámci jedné sezóny, tak se takováto skupina v příštím roce nerozmnožuje. Když dojde k vytvoření nové smečky nebo k úspěšnému vyhnání části ustavené smečky dispergujícími jedinci, je nově vzniklá skupina po zbytek roku chráněna, zbytek migrujících skupin ji „míjí“. Po projití daného počtu teritorií jsou neúspěšné skupinky (nenalezly volné teritorium, ani se jim nepodařilo vyhnat domácí obyvatele z teritoria) odstraněny z prostředí. Tímto zjednodušeným předpokladem modelujeme disperzní mortalitu, která je u psů velmi vysoká.

2.2.3. Načasování demografických procesů v průběhu roku

Na začátku každého roku dochází nejprve k stárnutí jedinců a mortalitě při dosažení maximálního věku, následně dochází k narození mláďat a mortalitě. Posledními procesy jsou migrace hyen a disperze a tvorba nových smeček u psa.

2.2.4. Vliv parametrů na výsledek

V individuálním modelu uvažujeme dva základní případy, první, kdy je prostředí dané parametrem *cover* homogenní, v druhém případě heterogenní. V prvním uspořádání zjišťujeme, jak množství kořisti a pokryvnost dané parametry K_h a *cover* ovlivní populační hustoty a koexistenci obou predátorů včetně možnosti vyhynutí jednoho z nich. V druhém případě zjišťujeme, zda dojde k prostorové segregaci obou druhů a omezení výskytu psa na omezený úsek environmentálního gradientu (např. uzavřenější části biotopu) díky kompetičnímu vyloučení a působení Allee efektu.

2.2.5. Analýza modelu a zpracování výsledků

Zdrojový kód pro individuální model byl napsán a zkompileován v programu Borland C/C++ verze 5 (Borland Software Corporation 2000). Grafy byly vytvořeny v programu SigmaPlot 7.1 (Systat Software Inc. 2002).

3. Výsledky

3.1. Heuristický model

3.1.1. Trajektorie a rovnovážné stavy systému

Heuristický model popsaný diferenciálními rovnicemi (1.1-1.5) dosahuje po určitém čase stabilního stavu – pevného bodu (ekvilibria) nebo limitního cyklu. Možných ekvilibríí je celkem pět a jejich hodnota a dosažitelnost závisí na demografických parametrech systému. V ekvilibriu E_0 jsou populační hustoty obou predátorů i kořisti nulové, v ekvilibriu E_k přežívá pouze kořist bez predátorů. Další varianty zahrnují stabilní stavy, kdy je prostředí osídleno jedním predátorem spolu s kořistí (hyena a kořist, ekvilibrium E_h ; pes a kořist, ekvilibrium E_p) nebo koexistenci všech tří populací (hyena, pes a společná kořist, ekvilibrium E_{hp}). Kromě zmíněných pevných bodů může systém dosáhnout tří různých typů stabilních cyklů, ve kterých přítomné populace s určitou frekvencí oscilují mezi maximální a minimální hustotou. Limitní cyklus zahrnující kořist a jednoho či oba predátory nastává při určitých hodnotách parametrů modelu (hyena a kořist, limitní cyklus LC_h ; pes a kořist, limitní cyklus LC_p ; hyena, pes a společná kořist, limitní cyklus LC_{hp}). Kterého z výše uvedených stavů systém dosáhne určují parametry a nastavení počátečních populačních hustot.

Pokud populace psa nepodléhá Allee efektu ($\Theta = 0$), existují dva typy stabilních limitních stavů: pevný bod (Obr. 1, Příloha II) nebo limitní cyklus (Obr. 2, Příloha II). Stabilního ekvilibria (E_p , E_{hp}), ke kterému směřují všechny trajektorie, ať začneme s populační hustotou psa kdekoliv (tedy kromě nulových hodnot, které představují další stabilní ekvilibria E_0 ; E_k nebo E_h), dosáhneme při nízkých hodnotách nosné kapacity kořisti ($0 < K < K_{max}$). Pokud se nosná kapacita prostředí zvýší nad určitou mez ($K > K_{max}$, hodnota K_{max} je určena ostatními parametry), dochází k limitním cyklům. Jejich amplituda závisí na hodnotě parametru K . Pokud populace psa podléhá Allee efektu ($\Theta > 0$), objevuje se navíc ke stabilnímu ekvilibriu E_p či E_{hp} příslušné nestabilní ekvilibrium E_{pn} , resp. E_{hpn} . V tomto případě existují v daném prostředí (alespoň) dva rovnovážné stavy: populace psa buď může dosáhnout stabilního stavu nebo vyhynout. Trajektorie začínající poblíž nestabilního ekvilibria se – v závislosti na počáteční výchylce – blíží k jednomu z těchto stavů (Obr. 3, Příloha II).

Základní parametrické nastavení modelu, ze kterého jsem vycházela při analýzách, je následující: nosná kapacita hlavní kořisti na relativně vysoké hodnotě ($K = 28$); doplňková kořist na nízké hodnotě ($R_2 = 0,2$); koeficienty vnitrodruhové konkurence shodné pro oba druhy predátorů ($k_1 = k_3 = 0,05$); mezidruhovou konkurenci a Allee efekt neuvažujeme ($k_2 = 0$; $\theta = 0$). Mortalita psa je vyšší než mortalita hyeny ($m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$). Intenzita lovu hlavní kořisti hyenami je nižší než u psa ($a_1 = 0,2$; $a_3 = 0,3$). Intenzita lovu doplňkové kořisti psem je nižší než hlavní kořisti ($a_2 = 0,2$). Účinnost zpracování hlavní kořisti je shodná pro oba predátory a je pětikrát vyšší než účinnost zpracování doplňkové kořisti ($e = 0,5$; $e_2 = 0,1$). Čas potřebný pro zpracování hlavní kořisti i doplňkové kořisti je shodný ($h = 0,6$) a růstová rychlost hlavní kořisti je $r = 0,2$. Všechny tyto hodnoty jsou ilustrativní a nesouvisí přímo s demografickými parametry individuálního modelu.

3.1.2. Závislost chování heuristického modelu na vybraných parametrech

Hlavním cílem této části diplomové práce bylo zjistit závislost chování heuristického modelu na vybraných ekologických a demografických parametrech, kterými jsou nosná kapacita hlavní kořisti K , množství doplňkové kořisti R_2 , mortalita hyeny m_1 , Allee efekt určený parametrem θ a koeficient mezidruhové konkurence k_2 .

3.1.2a Nosná kapacita hlavní kořisti K

Změny hustot predátorů a kořisti v ekvilibriu s gradientem produktivity prostředí, v našem modelu vyjádřeném jako nosná kapacita kořisti K , ukazují Obr. 4-6 v Příloze II.

Pokud populace psa není ovlivněna Allee efektem ($\theta = 0$) a hustota alternativní kořisti R_2 není příliš vysoká, je výsledné chování systému zahrnujícího kořist a oba predátory analogické paradoxu obohacení formulovaného Rosenzweigem (Obr. 4, Příloha II). Při nejnižších hodnotách nosné kapacity prostředí K je schopna přežít pouze společná kořist, která dosahuje této nosné kapacity (ekvilibrium $E_k = (K, 0, 0)$). Při zvyšování produktivity nad kritickou hodnotu K_1 je pro dané parametry jako první schopna v daném prostředí přežít hyena (stabilní ekvilibrium E_h), neboť je pro základní nastavení parametrů lepším konkurentem než pes při soupeření o společnou kořist a hustota alternativní kořisti je nízká. Nosná kapacita

potřebná k úspěšné invazi psa (stabilní ekvilibrum E_p) je pro dané hodnoty parametrů nepatrně vyšší, $K_2 > K_1$. Koexistence všech tří druhů je možná jen při relativně vysoké nosné kapacitě kořisti ($K > K_3$). V úplném ekosystému pes-hyena-kořist jsou rovnovážné početnosti psů nižší než hyen a nejvyšší jsou početnosti společné kořisti. Pro střední nosné kapacity kořisti mezi body K_2 a K_3 jsou možné dva rovnovážné stavy, E_p nebo E_h . Pes s kořistí může koexistovat (ekvilibrum E_p) pouze v případě, že daný prostor není osídlený hyenou, v opačném případě populace psa vždy vyhyne.

Pokud koexistuje hyena a kořist (ekvilibrum E_h), dochází se zvyšující se úživností prostředí k pozvolnému zvyšování rovnovážných početností kořisti i predátora a hustoty se přibližují asymptotické hodnotě; k paradoxu obohacení nedochází díky relativně vysoké hodnotě vnitrodruhové konkurence vzhledem k ostatním parametrům ($k_1 = 0,05$, $m_1 = 0,2$). Koexistence psa a kořisti (E_p) je obdobná, ale v momentě, kdy nosná kapacita dosáhne hodnoty K_5 , dochází k destabilizaci ekvilibrí, neboť předpokládáme relativně méně významnou vnitrodruhovou konkurenci ($k_3 = 0,05$, $m_2 = 0,3$). Výsledkem jsou cykly typické pro paradox obohacení, jejichž amplituda se spolu s růstem K zvětšuje. K paradoxu obohacení dochází i v úplném ekosystému pes-hyena-kořist (ekvilibrum E_{hp} přechází v limitní cyklus LC_{hp} pro $K > K_4$). Rozsah hodnot nosné kapacity kořisti K , který poskytuje stabilní pevné body, je pro tento kompletní ekosystém menší a posunutý směrem k nižším hodnotám než u E_p .

Podobné kvalitativní chování systému jsem našla i v případě, kdy na populaci psa působí Allee efekt ($\theta > 0$; Obr. 5, Příloha II). Opět zde existuje nosná kapacita kořisti K_1 potřebná pro invazi hyeny do prostředí, nosná kapacita K_2 potřebná pro invazi psa a nosná kapacita K_3 , od které je možná koexistence obou predátorů. Navíc se však objevují nestabilní větve ekvilibrí. Početnosti psa odpovídající nestabilním ekvilibríím jsou nízké a odpovídající nestabilní větve hyen a kořisti tedy v daných rozmezích K téměř kopírují větve E_h . Celkové průběhy křivek ekvilibrí jsou podobné jako pro $\theta = 0$ (Obr. 4, Příloha II). Stabilní cykly se opět objevují v bodech označených jako K_4 resp. K_5 , které jsou vůči sobě orientovány stejně jako v případě $\theta = 0$.

Pro vysokou hustotu doplňkové kořisti R_2 jsou v případě absence Allee efektu výsledky poněkud odlišné (Obr. 6, Příloha II). V tomto případě je jako první prostor schopen kolonizovat pes, který dokáže při nízkých hladinách společné kořisti využívat

kořist alternativní, a až posléze hyena, a to pouze v případě nepřítomnosti psa. V úplném ani v žádném z redukovaných ekosystémů nedochází díky stabilizujícímu vlivu alternativní kořisti ke vzniku limitních cyklů.

3.1.2b Doplnková kořist R_2

Prozkoumala jsem proto dále, jak závisí chování systému na množství doplnkové kořisti R_2 při vysoké a nízké nosné kapacitě hlavní kořisti (Obr. 7, Příloha II). Při nízkých početnostech alternativní kořisti je možná koexistence všech tří druhů jen ve stabilním ekvilibriu E_{hp} (nízká nosná kapacita hlavní kořisti, $K = 6$, Obr. 7a, Příloha II; $R_2 < R_{2_1}$), popřípadě v ekvilibriu E_{hp} nebo limitním cyklu LC_{hp} (vysoká nosná kapacita hlavní kořisti, $K = 28$, Obr. 7b, Příloha II; cyklus LC_{hp} pro $R_2 < R_{2_H}$; ekvilibrium E_{hp} pro $R_{2_H} < R_2 < R_{2_1}$). Příliš vysoká hustota alternativní kořisti ($R_2 > R_{2_1}$) způsobí vyhynutí hyeny a výsledné společenstvo je tvořeno pouze psem a kořistí (ekvilibrium E_p). Obecný trend pro nízké hodnoty R_2 poskytující koexistenční ekvilibrium E_{hp} je takový, že s rostoucí doplnkovou kořistí hustoty psa (y) nelineárně rostou, zatímco hustoty hyeny (x) a společné kořisti (z) přibližně lineárně klesají. V bodě R_{2_1} vymírá hyena, od tohoto bodu hustoty psa lineárně rostou, zatímco hustoty společné kořisti se po počátečním poklesu začínají přibližovat asymptotě.

3.1.2c Mortalita hyeny m_1

Výsledky modelu při měnící se mortalitě hyeny (m_1) ukazují Obr. 8a-c v Příloze II. Vysoká nosná kapacita kořisti, malé množství alternativní kořisti a absence Allee efektu v populaci psa (Obr. 8a, Příloha II; $R_2 = 0,2$; $K = 28$; $\theta = 0$) poskytuje tři možné stavy. Při nízkých mortalitách je prostředí osídlené pouze hyenou a kořistí (E_h), při středních hodnotách mortality je schopen přežít i pes. Toto třídruhové ekvilibrium je zprvu stabilní, pak dojde ke vzniku limitních cyklů a s dalším růstem mortality hyen se populační dynamika opět stabilizuje (ekvilibrium $E_{hp} \rightarrow$ limitní cyklus $LC_{hp} \rightarrow$ ekvilibrium E_{hp} ; $m_1 > m_{1_1}$). Při vysokých mortalitách ($m_1 > m_{1_2}$) dojde k vyhynutí hyeny a přetrvává pouze redukovaný systém pes a kořist (E_p). V oblasti E_h téměř nedochází ke změnám hustot hyeny s rostoucí mortalitou, neboť ta je kompenzována zvyšující se hustotou kořisti. V oblasti úplné koexistence pokračuje nárůst hustot kořisti, ač strmost klesá, a hustoty psa se s mortalitou hyen

zvyšují, zatímco hustoty hyeny začínají klesat až k nule (bod m_{1_2}). Hodnoty E_p se po vymření hyeny nemění, neboť nejsou na parametru m_1 závislé.

Když jsou podmínky ponechány shodné jako v Obr. 8a, jen zahrneme navíc vliv Allee efektu ($\theta > 0$, Obr. 8b, Příloha II), tak se ve středních mortalitách zabezpečujících úplnou koexistenci objevují kromě E_{hp} a LC_{hp} , které jsou analogické s předešlou situací, také nestabilní větve ekvilibrií E_{hpn} . Podobně jako v Obr. 5 platí, že populační hustoty psa jsou v E_{hpn} blízké nule. Při vysokých mortalitách hyeny je možné mimo stabilního ekvilibria E_p také nestabilní ekvilibrium E_{hpn} , jehož větve pokračuje dál než stabilní E_{hp} .

Jestliže nepůsobí Allee efekt a jak doplňková kořist, tak nosná kapacita jsou vysoké ($\theta = 0$, $K = 28$; $R_2 = 12$), k limitním cyklům nedochází a pozorujeme pouze stabilní ekvilibria (Obr. 8c, Příloha II). Obecný trend složení výsledné potravní sítě na gradientu mortality kopíruje předchozí případy (přechod mezi ekvilibrii $E_h \rightarrow E_{hp} \rightarrow E_p$). Jedinou odlišností je, že díky vyšší doplňkové kořisti R_2 je úplná koexistence možná od nižší hodnoty mortality hyen (m_{1_1} v Obr. 8c je menší než m_{1_1} v Obr. 8a,b).

3.1.2d. Allee efekt θ

Vliv intenzity Allee efektu působícího na populaci psa hyenovitého v případě, kdy nosná kapacita hlavní kořisti K je nízká a nenastávají prosto limitní cykly, shrnuje Obr. 9 v Příloze II. Všechny tři druhy mohou koexistovat jen při dostatečně malých hodnotách θ ($0 < \theta < \theta_{limhp}$) ve stabilním ekvilibriu E_{hp} . Větve stabilních ekvilibrií E_{hp} se setkává s větví nestabilních ekvilibrií E_{hpn} v limitním bodě θ_{limhp} , který určuje maximální intenzitu Allee efektu, při které může pes přežít v přítomnosti hyeny. Pokud není hyena přítomna, může pes přežívat i při vyšších hodnotách θ . Větve stabilních a nestabilních ekvilibrií E_p a E_{pn} se setkávají v limitním bodě θ_{limp} ($\theta_{limhp} < \theta_{limp}$), určujícím maximální intenzitu Allee efektu, při které může přežít samotná populace psa. Limitní cykly mohou nastat v případě vyšších hodnot K , viz Obr. 8a, Příloha II.

3.1.2e Koeficient mezidruhové konkurence k_2

Všechny předchozí výsledky předpokládají, že populace psa a hyeny se ovlivňují výhradně nepřímo prostřednictvím exploatace společné kořisti. Dalším

zkoumaným parametrem proto byl k_2 , určující míru asymetrického konkurenčního působení hyeny na psa, například díky kleptoparazitismu. Rozmezí hodnot k_2 , ve kterém je možná koexistence (ekvilibrium E_{hp}), ukazuje Obr. 10 v Příloze II ($\Theta > 0$). Ze změn populačních hustot v ekvilibriu E_{hp} v Obr. 10 vyplývá, že nárůst takovéto jednostranné konkurence má výrazný pozitivní vliv na hustotu hyen a výrazný negativní vliv na hustotu psa, zatímco hustota společné kořisti je ovlivněna jen málo, neboť predační tlak obou šelem je podobný.

3.1.2f. Kombinace dvou parametrů

Předchozí výsledky zkoumaly závislost populačních hustot psa, hyeny a společné kořisti na jednom vybraném parametru. Tyto výsledky ukázaly, že heuristický model může dosáhnout omezeného množství kvalitativně odlišných koncových stavů. Prozkoumala jsem proto dále, jak se tyto koncové stavy mění v závislosti na kombinaci dvou vybraných parametrů.

Jak jsem částečně ukázala již v analýze závislosti chování modelu na jediném parametru, hyeny a psi koexistují při dostatečně vysokých nosných kapacitách K a dostatečně nízkých početnostech doplňkové kořisti R_2 , a to buď ve stabilním ekvilibriu E_{hp} nebo limitním cyklu LC_{hp} (při velmi vysokých nosných kapacitách K). Vliv kombinace nosné kapacity společné kořisti a početnosti alternativní kořisti, tj. parametrů K a R_2 , na kvalitativní chování systému shrnuje Obr. 11, Příloha II. Hyena přežívá spolu s kořistí (E_h) při nízkých hodnotách obou parametrů. Pes spolu s kořistí (E_p) přežívá při vysokých hodnotách doplňkové kořisti a nízkých nosných kapacitách, od určité hodnoty R_2 ($R_2 > R_{2asymp}$) při jakékoliv nosné kapacitě K . Oblast hodnot parametrů, kdy přežívá hyena s kořistí, je tvořena sjednocením dvou oblastí. V první z nich může přežívat pouze hyena (E_h^* na Obr. 11, Příloha II). Ve druhé je sice možné přežití psa, ale pouze v nepřítomnosti hyeny (E_h na Obr. 11, Příloha II). Hyeny se však v prostředí obsazeném pouze psem mohou uchytit a psa následně vytlačit (t.j. populační hustota psa postupem času klesne na nulu). Přežití psa by tedy vyžadovalo stálou vnější intervencí v neprospěch hyeny. Pokud ji neuvažujeme, převládne vždy hyena. Podobně je to v případech, kdy pes může vytlačit hyenu (E_p^* – přežívá pouze pes, E_p – převládne pes, Obr. 11, Příloha II).

Analýzy interakce nosné kapacity K a Allee efektu Θ (Obr. 12, Příloha II) a nosné kapacity spolu s koeficientem mezidruhové konkurence k_2 (Obr. 13, Příloha

II) přinesly podobné výsledky. Koexistence psa, hyeny a kořisti (ekvilíbrio E_{hp} nebo limitní cyklus LC_{hp}) nastává při nízké úrovni konkurence, respektive Allee efektu, jinak dojde k vymření psa a zůstává hyena spolu s kořistí (ekvilíbrio E_h). Při nižších nosných kapacitách jsou ekvilbria stabilní, zatímco při vyšších dochází k cyklům téměř pro všechna k_2 zabezpečující koexistenci. Odlišné kvalitativní chování se objevuje u Allee efektu, kde kombinace vysokých K a nízkých θ dává limitní cyklus, zatímco vysoká K i θ (v rámci koexistenčních hodnot) dávají stabilní pevný bod.

Pokud je koeficient mezidruhové konkurence k_2 vyšší, pak koexistence všech tří druhů vyžaduje zvýšenou hustotu doplňkové kořisti R_2 (Obr. 14, Příloha II). Kombinace nízkých R_2 a vysokých k_2 vede k převaze hyeny (ekvilíbrio E_h pro parametry v Obr. 14), od určité vysoké hodnoty R_2 ($R_2 > R_{2max}$) dojde naopak k převaze psa (ekvilíbrio E_p). Další podmínkou úplné koexistence je, aby faktory „omezující“ psa, tedy Allee efekt a přímá konkurence ze strany hyen (parametry θ a k_2), byly nízké. Na Obr. 15 v Příloze II leží oblast koexistence všech tří druhů (kořist, pes a hyena) pod křivkou, která udává mezní kombinace těchto parametrů.

3.2. Individuální model

3.2.1. Základní nastavení parametrů modelu a analyzované parametry

Základní parametry modelu, které jsem v prováděných analýzách neměnila, jsou výchozí minimální hodnoty věkově specifických mortalit obou druhů. Tyto hodnoty jsou podloženy terénními daty jak u psa (mortalita mláďat $M_p = 0,25$; minimální mortalita juvenilních resp. dospělých jedinců $M_{pjuvmin} = 0,10$; $M_{phadmin} = 0,10$), tak u hyeny (mortalita mláďat $M_h = 0,25$; minimální mortalita juvenilních resp. dospělých jedinců $M_{hjuvmin} = 0,08$; $M_{hadmin} = 0,14$). Hodnoty těchto parametrů pro oba druhy naměřené v terénu spolu s literárními zdroji shrnuje Příloha I. Výchozí nastavení všech parametrů modelu shrnuje tabulka v Příloze III.

Celková výsledná mortalita predátorů v modelu je závislá na počtu dospělých jedinců obou druhů v teritoriu a množství kořisti, které je konstatní a je určeno pokryvností biotopu daného teritoria (*cover*) a maximálním možným množstvím kořisti (K_{hmax}). V analýze modelu jsem se přednostně zaměřila na vliv různých komponent mortality na výslednou populační dynamiku. Celková mortalita juvenilních a dospělých jedinců obou konkurentů se mění při změnách parametru K_{hmax} , který byl zkoumán přednostně. Dalšími parametry, na které jsem se zaměřila,

byly počet hyeních teritorií v rámci psího (*nht*) a pokryvnost *cover*, vyjádřená buď jako gradient přes dostupná hyení teritoria nebo shodná ve všech teritoriích (homogenní prostředí). Všechny simulace byly prováděny pro období 100 let, počet replikací pro jednu sadu parametrů byl 20 a počáteční obsazenost teritorií obou predátorů třetinová (zaokrouhlená na nejbližší nižší celý počet teritorií). U parametru *nht* jsem jako základní nastavení zvolila pozorovanou hodnotu 10 (Creel & Creel 1996).

3.2.2. Chování druhu v nepřítomnosti konkurenta

První simulace jsem provedla pouze s jedním druhem predátora v homogenním prostředí, abych zjistila, jakých početností je druh schopen dosáhnout při daném množství kořisti v teritoriu, pokud na něj nepůsobí vliv konkurenta. Průměrná velikost smečky psa (smečku tvoří součet jedinců všech věkových kategorií) zpočátku roste s množstvím kořisti, záhy však dosáhne maximální hodnoty a další nárůst množství kořisti již nemá vliv (Obr. 1 v Příloze IV). Tato maximální velikost je pro danou sadu parametrů přibližně 27 jedinců a vyplývá z omezení daných disperzním chováním a kooperativním rozmnožováním.

Migrace má na velikost psí smečky v nasyceném prostředí následující vliv: pokud jsou všechna dostupná teritoria obsazena, dochází ke stálému odsunu mladých jedinců, kteří po neúspěšné disperzi umírají. Pokud zamezíme migraci, vzroste maximální velikost smečky téměř na dvojnásobek (Obr. 1 v Příloze IV). Další růst smečky při zvyšování dostupné kořisti je za těchto okolností limitován supresí rozmnožování podřízených členů smečky: v jakkoli velké smečce se rozmnožuje pouze dominantní pár. Z hlediska celé metapopulace, která má dostatek volných teritorií, je ovšem migrace přínosem (Obr. 2 v Příloze IV). Celková velikost populace s migrací je za tohoto parametrického nastavení větší, než pokud je v populaci migraci zabráněno, větší velikosti izolovaných smeček početní ztrátu nevyrovnejí.

Oproti tomu hyeny, pokud jsou bez konkurenta, jsou ve svém růstu omezeny pouze množstvím kořisti v teritoriu a vlastní hustotou (Obr. 3 v Příloze IV). Pokud jsou schopny hyeny při daném množství kořisti přežít, tak jsou velikosti smeček hyen a psů pro odpovídající si nízká množství kořisti obdobná, s dalším růstem množství kořisti ale dochází k prudkému nárůstu velikosti hyení smečky, která je řádově vyšší než u psa (Obr. 2 a 3 v Příloze IV).

3.2.3. Vliv množství kořisti a prostorové škály ve dvoudruhovém ekosystému

Následně jsem zkoumala vliv množství kořisti v případě, že se na počátku nachází v prostředí populace obou predátorů. Nejprve jsem pro základní nastavení parametrů a homogenní prostředí zjišťovala rozsah hodnot množství kořisti (K_h resp. K_p ; $K_p = 10K_h$) umožňující koexistenci obou druhů. Sledovala jsem, jak se mění průměrná velikost psi a hyení smečky s rostoucím množstvím kořisti (Obr. 4 v Příloze IV; všechny odkazy na kritické hodnoty K_h v tomto odstavci se vztahují k tomuto obrázku). Pokud je kořisti málo ($K_h < K_{hmin}$), není hyena schopna přežít, zatímco pes přežívá i na nejnižších trstovaných hustotách ($K_p = 10$). Průměrná velikost psi smečky dosáhne své maximální hodnoty při nejnižším množství kořisti nutném pro přežití hyeny (K_{hmin}). Se zvyšujícím se množstvím kořisti pak postupně klesá k nule (pes vyhyne nad množstvím kořisti K_{hlim}).

Hyena se psem proto koexistuje jen ve středních hodnotách hustoty kořisti ($K_{hmin} < K_h < K_{hlim}$), při dalším zvyšování hustot kořisti dojde k vymření psa a přežívá pouze hyena. Z důvodů popsaných výše se populace psa mění s množstvím kořisti jen málo, neboť už při nejnižších hodnotách se dostává do blízkosti maximální velikosti své smečky, zatímco hyena velikostí svého klanu přesně odráží množství dostupné kořisti v teritoriu.

Tento průběh závislosti velikostí populací a smeček/klanů na gradientu dostupné kořisti je obdobný i při změnách prostorové škály, vyjádřené množstvím vnořených hyeních teritorií do jednoho psiho (parametr nht). Největší rozsah přežití psa v koexistenci s hyenou, poskytlo shodné prostorové měřítko psa i hyeny ($nht = 1$; Obr. 5 v Příloze IV).

Při nízkých hodnotách kořisti, kdy jsou psi v ekosystému jedinými predátory, dojde velmi rychle k úplnému nasycení všech dostupných psích teritorií. Tato obsazenost přetrvává i po vstupu hyen do prostředí a počíná klesat až v okamžiku, kdy hyeny zaplní všechna svá dostupná teritoria ($nht = 1$; Obr. 5 v Příloze IV). K zaplnění hyeních teritorií dochází pomaleji než u psů, což je způsobeno horší migrační schopností hyen.

Porovnání hustotně závislé komponenty mortality hyen a psů (vztahy určující jednotlivé složky mortalit v Metodice, rovnice 2.6a a 2.8a) ukazuje následující trendy (Obr. 5 v Příloze IV): tato komponenta mortality u psů s rostoucím množstvím kořisti

zprvu klesá, neboť pes obývá prostředí sám a růst jeho populace je primárně brzděn disperzí a rozmnožovacím systémem. Po vstupu hyen do prostředí tato komponenta roste a posléze se ustálí v okolí určité hodnoty. Hustotní mortalita hyen je od počátku téměř konstantní nebo alespoň kolísá méně než u psa, neboť růst populace vyrovnává růst kořisti.

Jelikož hustotní součást celkové mortality je u psa vždy nižší než u hyeny, kleptoparazitismus má na pokles velikosti populace psa a její následné vyhynutí významný vliv. Kleptoparazitická složka mortality psa roste spolu s nárůstem populace hyeny. Její hodnota v okamžiku vyhynutí psí populace je přibližně dvojnásobná než hodnota hustotní komponenty mortality. Při takovémto nastavení parametrů tedy nepřispívá zvýšený počet vnořených teritorií k přežití psů. Naopak hyenám na jejich prostorovém měřítku klesá počet konkurentů a jejich populace proto roste.

Při zvýšení maximální intenzity kleptoparazitismu hyen (parametr $comp_{max}$) dochází k vyhynutí psa při nižší hodnotě kořisti v prostředí, a to v okamžiku, kdy se hyenám podaří obsadit všechna svá dostupná teritoria (Obr. 6 v Příloze IV; jediná výjimka je při shodné prostorové škále $nht = 1$, kde pes může přežít i po nasycení prostředí hyenami).

Heterogenní prostředí (gradient pokryvnosti v hyeních teritoriích, tím pádem i proměnlivé množství kořisti a míry kleptoparazitismu) rozšiřuje rozsah hodnot kořisti poskytující přežití psa v koexistenci s hyenou. Hyena je ve srovnání s homogenním prostředím schopna přežívat až při vyšších hodnotách maximální kořisti (Obr. 7 v Příloze IV). Dochází také ke změně obsazenosti prostředí. Psi nejsou při koexistenci s hyenou schopni obsadit všechna svá teritoria a s růstem maximální dostupné kořisti postupně roste i počet prázdných psích teritorií.

3.2.4. Vliv pokryvnosti ve dvoudruhovém ekosystému

Ve většině předchozích případů jsem při konstantní hodnotě pokryvnosti a tudíž konstantní hladině kleptoparazitismu odděleně sledovala vliv hustoty kořisti. Pro oddělení vlivu pokryvnosti od ostatních faktorů jsem následně fixovala množství aktuálně dostupné kořisti v teritoriu K_h a měnila hodnotu pokryvnosti $cover$ (konstantní ve všech teritoriích). Tímto bylo možné izolovat vliv kleptoparazitismu na populaci psa (Obr. 8, Příloha IV). Populace hyeny není tímto „experimentálním zásahem“ ovlivněna, neboť pokryvnost pro ni pouze určuje aktuálně dostupnou kořist

v teritoriu, a ta je pro tento případ fixní. Populace psa roste spolu s pokryvností, protože kleptoparazitismus s rostoucí pokryvností klesá. Rozdíl mezi velikostí psích populací nejvíce a nejméně ovlivněných kleptoparazitismem je pro základní nastavení parametrů modelu okolo 100 jedinců (cca 10 na jednu smečku), což je více než třetina maximální velikosti populace resp. smečky.

Pokud zachováme vztah pokryvnosti, aktuálně dostupného množství kořisti a hladiny kleptoparazitismu v teritoriu v souladu se základní strukturou modelu a sledujeme závislost velikostí populací obou predátorů na změnách pokryvnosti (Obr. 9a-c, Příloha IV, homogenní prostředí: pokryvnost konstantní ve všech teritoriích), dostáváme při nízkých maximálních hustotách kořisti obdobné velikosti psí populace pro všechny pokryvnosti. Hyeny jsou schopné přežít jen při pokryvnostech blízkých optimální pokryvnosti ($cover_{opt}$ odpovídající $K_h = K_{hmax}$), které poskytují nejvyšší množství aktuálně dostupné kořisti (Obr. 9a, Příloha IV). Při zvyšování maximálního možného množství kořisti K_{hmax} se rozmezí pokryvností, kde hyena přežívá rozšiřuje i do vyšších a nižších hodnot (Obr. 9b, Příloha IV), až je posléze schopna přežít v téměř celém rozsahu (Obr. 9c, Příloha IV). Největší velikosti populace hyen jsou vždy v okolí optimální pokryvnosti, kde jsou řádově vyšší než v nízkých či vysokých pokryvnostech. Velikost populace psa se s růstem maximální hustoty kořisti postupně snižuje právě v blízkosti optimální pokryvnosti kvůli konkurenci s hyenou (při velmi vysoké koncentraci kořisti až na nulu; bez ilustrace), v ostatních hodnotách se udržuje na své maximální velikosti.

3.2.5. Vliv heterogenity prostředí dané pokryvností

Pokud je prostředí, ve kterém oba druhy žijí, heterogenní díky odlišné pokryvnosti jednotlivých teritorií, kopírují lokální velikosti smeček či klanů v jednotlivých teritoriích výsledky získané pro různé konstantní pokryvnosti popsané výše (příklad s hodnotami pokryvnosti a množstvím aktuálně dostupné kořisti viz. Obr. 10, Příloha IV).

Výsledek lokálního působení všech uvažovaných kompetičních mechanismů a negativní závislost mezi průměrnými počty hyen a psů v jednotlivých teritoriích v heterogenním prostředí ukazuje Obr. 11 v Příloze IV. Jsou uvedeny lineární regrese pro různá množství maximálně dostupné kořisti, která zabezpečují koexistenci obou predátorů. Regresní rovnice jsou obdobné pro množství kořisti v rozsahu K_{hmax} 20 - 80. Nižší procento variability dat vysvětlené regresním modelem (tedy nižší

koeficient determinace R^2) při nižších K_{hmax} je způsobený větším počtem teritorií obývaných pouze psem. Počet psů v takovýchto teritoriích je náhodný. Naopak s rostoucím osídlením psích teritorií hyenami dochází ke zlepšení vysvětlující schopnosti modelu. Při dalším nárůstu maximálně dostupné hyení kořisti a tím způsobeném vysokém počtu hyen ve všech psích teritoriích opět síla vztahu klesá (není na obrázku, Obr.11 v Příloze IV ukazuje jen část gradientu K_{hmax}).

Srovnáme-li velikosti populací psa a hyeny žijících v homogenním prostředí o pokryvnosti $cover_{konst}$ s hodnotami pro populace obývající heterogenní prostředí, kde nejvyšší pokryvnost má hodnotu $cover_{konst}$, je populace hyeny v heterogenním prostředí vždy menší (Obr. 12, Příloha IV). Na populaci psa nemá prostorová heterogenita při nízkých množstvích maximální dostupné kořisti ($K_{hmax} < 30$) vliv. Zvýšení velikosti populace psa je patrné až při vyšších množstvích kořisti.

4. Diskuse

Tato práce se zabývala modelováním ekologických interakcí mezi dvěma druhy predátorů, kteří sdílejí kořist. Hlavním objektem zájmu byly dva typy konkurence; *exploitativní* (predátoři na sebe negativně působí nepřímo snížením hustoty sdílené kořisti) a *interferenční* (v prezentovaných modelech asymetrická, jeden predátor působí negativně na druhého kleptoparasitismem). Vliv konkurence jednoho predátora na druhého a výsledné složení ekosystému bylo zkoumáno pomocí modelů dvou typů. První heuristický typ pracuje s populačními hustotami všech zahrnutých druhů a je obecný. Neuvažuje strukturu modelovaných populací (například sociální strukturu či rozdělení na samce a samice) a nezahrnuje vliv prostředí. Avšak i do obecného modelu lze zahrnout některé důležité a příznačné ekologické vlastnosti druhů, v našem případě Allee efekt u jednoho z predátorů. Jako modelované druhy lze v tomto případě uvažovat psa hyenovitého (*Lycaon pictus*), hyenu skvrnitou (*Crocuta crocuta*) a jakýkoliv druh velkého afrického kopytníka, např. pakoně žíhaného (*Connochaetes taurinus*). U tohoto modelu si však lze představit jakékoliv dva konkurující si predátory a jejich kořist; místo hyeny například lva, roli „slabšího“ predátora může představovat např. gepard štíhlý (*Acinonyx jubatus*). Důležitou roli zde hrají modelované procesy, nikoliv absolutní hodnoty parametrů. Z toho vyplývá též interpretace výsledků. Ty ukazují hlavně kvalitativní stavy (složení a stabilitu systému) či trendy ve vývoji populačních hustot podél gradientů modelových parametrů.

Oproti tomu druhý přístup k modelování ekologických interakcí, který v této práci zastupuje individuálně orientovaný simulační model, pracuje s demografickými charakteristikami druhů vycházejících z terénních dat. Tento simulační model zahrnuje jak strukturu populací obou konkurujících si druhů a důležité ekologické procesy, tak prostředí, ve kterém ke těmto procesům dochází. Je přizpůsobený psovi hyenovitému a hyeně skvrnitě, takže jeho výsledky nelze přímo aplikovat na jiné druhy.

4.1. Heuristický model

Heuristický model byl zaměřen na posouzení vlivu populační dynamiky sdílené kořisti a vlivu nepřímé konkurence na populační dynamiku dvou predátorů, z nichž jeden vykazuje Allee efekt. Příkladem takového systému mohou být hyeny a psi. Tento model obsahuje jak stabilizující, tak destabilizující mechanismy.

Analýza modelu ukázala, že tento systém můžeme charakterizovat pomocí rovnovážných stavů tří typů závislých na kombinaci hodnot jednotlivých parametrů: stabilních a nestabilních ekvilibrií a limitních cyklů. Výsledky jsou ovlivněny zejména nosnou kapacitou K společné kořisti obou predátorů. Při jeho změnách může ekosystém popsaný rovnicemi (1.1-1.3) koexistovat jak ve stabilním ekvilibriu tak v limitním cyklu. K destabilizaci ekvilibrií dochází při vysokých hodnotách K . Tento jev je znám pod názvem paradox obohacení (Paradox of Enrichment (Rosenzweig 1971)). Amplitudy limitních cyklů se zvětšují spolu s rostoucí nosnou kapacitou. Pro slabšího predátora, tedy psa, jehož populační hustoty v minimu oscilace dosahují hodnot blízkých nule, je tento stav nebezpečný. Může dojít k deterministickému vyhynutí psa při snížení populační hustoty pod prahovou hodnotu danou Allee efektem, v reálném prostředí také může snadno dojít k vyhynutí vlivem stochasticity.

Moje analýza se dále zaměřila na parametry, které ovlivňují pouze populační hustoty psa: koeficient mezidruhové konkurence k_2 (asymetricky ovlivňuje pouze psa), θ (intenzita Allee efektu) a R_2 (hustota stacionární doplňkové kořisti, kterou má k dispozici pouze pes). První dva parametry můžeme považovat za znevýhodňující a poslední za zvýhodňující prvek oproti hyeně. Asymetrickou konkurenci působící pouze na psa uvažujeme jako zjednodušení reálné situace, která je tomuto stavu blízká. Většina negativního vlivu pocházejícího z vzájemné interakce působí na psa (Creel & Creel 2002). Allee efekt je důležitou složkou ovlivňující populaci psa hyenovitého (Courchamp et al. 1999, Courchamp & MacDonald 2001). Terénní data naznačují, že překryv kořisti je u hyeny a psa vysoký (cca 80%, Creel & Creel 2002). Hustota doplňkové kořisti R_2 tedy odpovídá zbývajícím 20% kořisti, pod kterou si můžeme představit například menší antilopy, zajíce apod. (Woodroffe et al. 1997).

Analýzy závislosti chování modelu na mezidruhové konkurenci a Allee efektu (parametry k_2 a θ) ukazují, že koexistence obou predátorů vyžaduje nízkou

mezidruhovou konkurenci ze strany hyen a zároveň slabý Allee efekt působící na populaci psa. Když jsou tyto podmínky splněny, je možná stabilní koexistence.

Rostoucí hustota doplňkové kořisti R_2 se zpočátku podílí na zabezpečení koexistence, neboť poskytuje psům potravní refugium při vysokých populačních hustotách hyen. Pokud ale její hodnota přesáhne určitou mez (několikanásobně vyšší než hustota hlavní kořisti), dojde naopak k vytěsnění hyeny a převládnutí psa. Takovýto stav ale v reálných populacích zřejmě nemůže nastat, protože populační hustoty doplňkové kořisti nedosahují hodnot srovnatelných s populačními hustotami hlavní kořisti, představované velkými kopytníky. Populační velikosti velkých kopytníků (buvolů, pakoňů) v národních parcích se pohybují v řádech desetitisíců až statisíců, populační hustoty v desítkách jedinců na km^2 (u středně velkých antilop nejčastěji mezi 10-30) (Creel & Creel 2002, Serengeti NP, Kruger NP). Data o populačních hustotách drobných savců v afrických chráněných oblastech, kde přežívá pes hyenovitý, nemám k dispozici, ale lze předpokládat, že jsou řádově nižší.

Další parametr, na který jsem se soustředila, byla mortalita hyen. Tato demografická charakteristika byla vybrána z toho důvodu, že mortalitu psa jsem považovala za neovlivnitelnou. Pes je totiž na většině svého areálu chráněn a jeho mortalita se může zvyšovat zejména pomocí jiných mechanismů, jako například Allee efekt nebo kleptoparazitismus ze strany ostatních šelem. Oba tyto jevy jsou do heuristického modelu zahrnuty odděleně od základní mortality a jejich vlivy byly prozkoumány zvlášť. Proto byla mortalita psů brána jako fixní a nastavena na vyšší hodnotu než u hyen. Oproti tomu hyeny jsou stále ještě relativně hojné a dochází k legálním i ilegálním odstřelům (Mills & Hofer 1998). Jejich mortalitu tedy uvažujeme jako proměnlivou.

Heuristický model ukazuje, že pro koexistenci obou predátorů je nutná střední hodnota mortality hyen. Při nízkých mortalitách hyen vyhyne pes, při vysokých hyena (analogický, jen posunutý a obrácený výsledek poskytla analýza mortality psa, ve Výsledcích neuváděná). Zde se nabízí možné ochranné opatření, neboť mortalita hyen je jediným snadno ovlivnitelným parametrem. V chráněných územích, kde přežívá pes na nízkých stavech blízko vyhynutí spolu s ostatními šelmami (za konkurenta, který byl v heuristickém modelu představován hyenou, je možné dosadit např. lvy), je možné řízeným odstřelem nebo translokacemi zvýšit mortalitu těchto konkurujících šelem. Je pravděpodobné, že takovýto management by byl nepopulární, neboť národní parky a rezervace coby místa posledního výskytu psů

hyenovitých byly zřízeny s ochránářským účelem a vydělávají hlavně na turistech. Tudíž vybití jedny z největších návštěvnických atrakcí, především lvy, asi nebude v mnoha rezervacích snadno akceptovatelná ochránářská strategie. Druhou skutečností je, že stavy volně žijících šelem klesají po celém africkém kontinentu, přestože lvi a hyeny na tom nejsou dosud tak kriticky jako pes hyenovitý (viz. Úvod). Zde narážíme na jeden ze současných problémů ochrany volně žijících druhů, kdy žijí sympatricky dva ohrožené druhy, jejichž managementy nejefektivnější ochrany jsou v rozporu. S touto situací se setkáváme i v našich chráněných oblastech, kde je například velmi častý konflikt mezi botaniky prosazujícími častou seč a entomology či ornitology, jejichž zájmem je ponechání vegetačního krytu. Otázka řešení takovéto situace by měla být kompromisní, nelze upřednostnit jeden druh před jiným.

4.2. Individuální model

Individuální model byl navržen tak, aby odpovídal terénním údajům o biologii psů hyenovitých a hyen skvrnitých. Zahrnuje demografické parametry získané z literatury a modeluje důležité ekologické procesy, jako je například disperzní chování a reprodukční suprese u psa hyenovitého. V modelu je obsaženo prostorové uspořádání a klíčovou otázkou, kterou měl model objasnit, byl jeho vliv na výsledek interakcí obou pedátorů.

Výsledky individuálního modelu ukázaly, že nejpodstatnější faktory, které ovlivňují populaci psa, jsou reprodukční suprese podřízených členů smečky a vysoká mortalita jedinců při neúspěšné disperzi. Za podmínek daných modelem jsou psi schopni přežít při nižším množství kořisti než hyeny díky nižší základní mortalitě. Psi dosáhnou horní hranice velikosti smečky už při minimálních množstvích kořisti, při kterých jsou schopni se v prostředí udržet. Maximální velikost psí smečky činí pro základní nastavení modelu přibližně 27 jedinců včetně štěňat a subadultů. Tato hodnota je v souladu s hodnotami uváděnými v literatuře (Woodroffe et al. 1998) a lze ji chápat jako největší možnou velikost smečky, která je limitována pouze sociálním chováním a nikoliv ekologickými interakcemi s konkurenty. Introdukovanou populaci psů v chráněném území, kde není významná konkurence s ostatními šelmami, limituje nemožnost disperze a suprese rozmnožování podřízených jedinců. Příkladem může být park Hluhluwe, kde byli psi hyenovití reintrodukováni. Od roku 1981 až do roku 1997 tvořila všechna zvířata jednu smečku, jejíž velikost v průběhu let výrazně kolísala, nejvyšší počet členů byl okolo 28. V roce

1996 klesla populace v parku na pouhých 5 jedinců, kteří se dále nerozmnožovali. Bylo tedy přikročeno k novému managementu, kterým je imitace metapopulační dynamiky. Do parku byli vysazeni další, nepříbuzní jedinci v letech 1997, 2001 a 2003 a populace začala narůstat, takže v současné době tvoří psi v Hluhluwe přibližně šest smeček. Tento metapopulační plán managementu se začíná stále více uplatňovat v ochranářské praxi, skupinky zvířat jsou řízeně translokovány mezi jednotlivými parky, čímž je simulována přirozená disperze, která v současnosti kvůli fragmentaci či oplocenosti chráněných území není možná (Maddock 1999, Gusset 2006).

Další zvyšování množství dostupné kořisti v modelu nemá na velikosti psí populace vliv až do okamžiku vstupu hyen do prostředí. Pokud je populace hyen schopna v prostředí přežít, tak na rozdíl od psů roste lineárně s dostupnou kořistí, neboť nemá sociální omezení podobného typu jako psi.

V rozmezí „koexistenčního“ gradientu množství kořisti počet hyen narůstá, zatímco počty psů pozvolna klesají a dochází k lokálním extinkcím a rekolonizacím jednotlivých teritorií. Uvolňováním teritorií klesá mortalita psů při neúspěšné disperzi. Její pokles zprvu kompenzuje nárůst mortality plynoucí z interferenční a exploitativní konkurence s hyenami. Jakmile obě složky konkurenční mortality převyšují maximální hodnotu disperzní mortality (ta nastává v okamžiku obsazení všech teritorií; všichni čerstvě dospělí jedinci se „ztrácejí“ při neúspěšné disperzi), dojde s dalším nárůstem množství kořisti k rychlému poklesu velikosti psí populace a vyhynutí psů.

Individuální model na rozdíl od heuristického predikuje převahu psa v prostředí při nízkých množstvích kořisti. Tento rozdíl může být způsoben nezahrnutím sociálních mechanismů u psů, popřípadě odlišnou hodnotou některého z parametrů v heuristickém modelu. Dalším rozdílem, který může hrát roli, je dynamická kořist v heuristickém modelu oproti konstantní kořisti v modelu individuálním. Přesnou odpověď na tuto otázku by přinesla další detailní analýza obou modelů.

Zmíněná sociální omezení psů také zapříčiňují, že větší počet vnořených hyenických teritorií není pro přežití psů přínosem a spíše prospívá hyenám, kterým umožňuje přežít v prostředí s nižším množstvím kořisti. Dle literatury by nízké hustoty psích populací mohly být adaptací na tlak ze strany konkurentů (Creel & Creel 1996), kterým se psi takto vyhýbají. Můj způsob modelování tohoto mechanismu však přinesl opačný výsledek. Je to způsobeno tím, že při zahrnutí

prostorového měřítka jsem původně počítala s následujícími dvěma jevy: a) při vyšším počtu hyeních teritorií v rámci psího bude psům vyšší počet konkurentů kompenzovat vyšší množství kořisti a b) mortalita psů díky kleptoparazitismu bude shodná jako při prostorovém měřítku teritorií 1:1.

Oba jevy byly do modelu zahrnuty. Analýza chování modelu však ukázala, že při vyšším množství vnořených hyeních teritorií se snižuje hustotní mortalita hyen i psů. Této výhody jsou ale schopny využít pouze hyeny, neboť u psů tvoří v rovnovážném stavu populace podstatnou část celkové mortality disperze, která těmito změnami není ovlivněna. Přestože očekávaný pozitivní vliv na psa tedy nebyl zjištěn, bylo jako základní nastavení modelu ponecháno deset hyeních teritorií na jedno psí. Důvody tohoto pozorovaného poměru mohou být jiné, než se domnívají Creel & Creel (1996), popřípadě jsou ve hře ještě další důležité faktory, které nebyly do modelu zahrnuty. Jedním z nich by mohla být například interference u hyen při zvýšení jejich hustoty; v našem modelu je mortalita hyen určována pouze vlastní hustotou a hustotou konkurenta.

Obdobně jako heuristický model ukázal individuální model horší přežití psa v koexistenci s hyenou při vyšším kleptoparazitismu hyen. Do individuálního modelu byl navíc zahrnut vztah mezi intenzitou kleptoparazitismu a viditelností v biotopu, danou pokryvností vegetace. V otevřeném biotopu s dobrou viditelností je intenzita kleptoparazitismu vysoká a s rostoucí pokryvností klesá (Woodroffe et al. 1997). S pokryvností souvisí také množství dostupné kořisti. V oblastech s nízkou pokryvností (pod kterými si lze představit pouště a polopouště na celokontinentálním měřítku nebo aridnější či jinak nepříhodnou část území v rámci jedné chráněné oblasti) je méně dostupné kořisti, v oblastech s „optimální“ pokryvností (např. savana) je maximální množství kořisti, při dalším růstu pokryvnosti (např. hustý les) množství kořisti klesá (Sinclair 1985, Sinclair & Arcese 1995, Hopcraft et al. 2005). Na menší prostorové škále odpovídá výše uvedenému popisu např. národní park Selous (Tanzánie), který je domovem největší žijící subpopulace psa hyenovitého, čítající okolo 800 jedinců (Creel & Creel 2002).

Jak jsem již uvedla, hyeny primárně reagují na množství kořisti. Proto je v prostředí s danou pokryvností počet hyen podmíněn pokryvností zatímco pro psy je primárním faktorem ovlivňujícím jejich početnost počet hyen. Proměnlivá intenzita kleptoparazitismu se ve výsledku příliš neprojeví, neboť při nízkých pokryvnostech, kdy je kleptoparazitismus nejvyšší, obvykle hyeny nepřežijí nebo jsou jejich počty

velmi nízké. Pokud jsou tedy stavy kořisti po celém území nízké, jsou hyeny schopny přežít pouze v prostředí s pokryvností optimální popřípadě blízkou optimální a velikosti lokálních psích populací na pokryvnosti téměř nezáviselí.

Tyto výsledky jsou stejné v rámci srovnání různých homogenních prostředí i v rámci heterogenního prostředí, kdy se pokryvnost a s ní svázaná intenzita kleptoparazitismu a množství kořisti mění v jednotlivých hyeních teritoriích. Pro náš model platí, že ze znalosti výsledků v homogenním prostředí vyplývají i kvalitativní výsledky v prostředí v daném faktoru heterogenním.

Heterogenní prostředí přispívá koexistenci psů a hyen. Platí to zejména v situacích, kdy by v homogenním prostředí byl jeden z predátorů na hranici přežití, neboť heterogenní prostředí tuto hranici posouvá. Hyenám heterogenní prostředí pomáhá při nízkých množstvích kořisti, psům při vysokých. Při vysokých množstvích kořisti dojde v homogenním prostředí k vyhynutí psa a ovládnutí prostoru hyenami, zatímco v heterogenním prostředí je pes schopen v malých počtech přežít v teritoriích s menším množstvím kořisti, která slouží jako refugia; hyení populace je nahloučena v teritoriích s optimální pokryvností a nejvyšší kořistí. Při velmi nízkých celkových množstvích kořisti, kdy jsou psi na většině území jedinými predátory, je velikost psí populace nižší než v homogenním prostředí (neboť v celkovém součtu je v homogenním prostředí kořisti více než v heterogenním a pes ji loví sám).

Nepříhodnější množství kořisti je z hlediska psa „středně nízké“, což potvrzují i terénní data. Hwange a Serengeti představující nízké a vysoké množství kořisti mají nízké počty i hustoty psů (Serengeti NP, Valeix et al. 2007), Selous ležící množstvím kořisti mezi předchozími oblastmi má největší populaci i populační hustoty (Creel & Creel 2002). Výsledky mého modelu také ukázaly, že počet psů a hyen v teritoriu je negativně korelován, což je další zjevů pozorovaných v terénu. Velcí predátoři se vzájemně vyhýbají v prostoru na malé škále a jsou negativně korelováni napříč ekosystémy (Creel & Creel 1996, Creel & Creel 2002).

4.3. Porovnání struktury a výsledků obou modelů se stávajícími modely psa hyenovitého zahrnujícími konkurenci

4.3.1 Heuristický model

Heuristickému modelu se z dosud publikovaných prací svým pojetím nejvíce blíží model Courchampa a kolegů (Courchamp et al. 2000a). Tato práce se soustřeďuje na vliv zahrnutí kooperativního rozmnožování (Allee efektu) do modelů různých typů dvoudruhové interakce. Porovnány byly vždy výsledky dvou analogických modelů, které se lišily pouze přítomností resp. nepřítomností Allee efektu u jednoho ze zúčastněných druhů. Model konkurence v této práci představoval klasický Lotka-Volterrov dvoudruhový model. Obecným a nejdůležitějším výsledkem všech modelovaných interakcí v této práci, tedy i konkurenčního modelu, bylo vyšší riziko vyhynutí u kooperativně se množících organismů. Pokud oba konkurenti koexistují, byla při stejných podmínkách velikost populace s Allee efektem v rovnovážném stavu nižší, než pokud tento druh Allee efekt nevykazuje.

Hlavním rozdílem oproti mé práci je nezahrnutí společné kořisti, o kterou oba predátoři soutěží. Při jejím zahrnutí již model není analyticky řešitelný a vykazuje více možných typů kvalitativního chování než dvoudruhový konkurenční model. Cílem mého modelu také nebylo srovnat pouze populace s Allee efektem či bez něj, ale prozkoumat systematicky vliv dalších parametrů modelu, hlavně pak nosné kapacity sdílené kořisti, mortalit a intenzity konkurence (kleptoparazitismu) na výsledek. Shodným závěrem obou modelů je negativní vliv Allee efektu na přežití druhu v konkurenci s dalším predátorem a silnější působení dalších nepříznivých faktorů při současném působení Allee efektu.

4.3.2 Individuální model

Individuální model psa hyenovitého v konkurenci s dalším predátorem byl doposud publikován pouze jeden (Vucetich & Creel 1999). Tento model byl parametrizován daty z populace psa hyenovitého z rezervace Selous (včetně sexuální a věkové struktury smeček, závislosti velikosti vrhu na velikosti smečky aj.). Cílem tohoto modelu bylo zjistit vliv různých proměnných působících na konkrétní psí populaci (různé typy nemocí, velikost vrhu, možnost imigrace) při různých intenzitách konkurence lvů. Model je ale pouze jednodruhový, lvi jsou zahrnuti jako nezávislá fluktuující proměnná, která ovlivňuje simulovanou populaci psa tím, že určuje každý rok možný počet psích smeček. Psi se podle daných pravidel do tolika

skupin redistribuují. Individuální model prezentovaný v mé práci se od Vucetichova a Creelova pojetí liší hlavně v zahrnutí konkurentora a zamodelování prostoru, dále pak v pravidlech určujících dynamiku psí populace (detailní pravidla pro disperzi, natalitu a mortalitu v mém modelu). Výsledkem shodným pro oba modely je negativní vliv konkurence s dalším predátorem, můj model navíc ukázal důležitost sociálních mechanismů u psa, existenci maximální velikosti smečky a teoreticky ověřil negativní prostorovou korelaci mezi počty obou konkurujících druhů.

5. Závěr

V rámci magisterské diplomové práce jsem navrhla a zanalyzovala dva typy matematických modelů konkurence dvou predátorů, z nichž jeden vykazuje Allee efekt. Jako modelové organismy byly vybráni psi hyenovití, hyeny skvrnitě a druh velkého kopytníka, který tvoří součást jídelníčku obou predátorů, příkladem může být pakůň žíhaný.

Heuristický model ukázal nutnost nízkého kleptoparazitismu a slabého Allee efektu jako podmínku přežití psů v konkurenci s hyenami. Dalšími faktory přispívajícími ke koexistenci obou šelem jsou dostatečně vysoká mortalita hyen a dostatek alternativních zdrojů potravy, které loví pouze psi. Při velmi vysokých hustotách kořisti předpovídá heuristický model destabilizaci systému a vznik periodických fluktuací populačních hustot (t.j. limitních cyklů).

Individuální model ukázal mimořádnou důležitost sociálních mechanismů působících u psů hyenovitých, které jsou zodpovědné za existenci maximální velikosti smečky pohybující se okolo 27 jedinců. Podobně jako v heuristickém modelu zabezpečuje přežití psů v konkurenci s hyenami dostatečně nízký kleptoparazitismus. Heterogenní prostředí podporuje přežití obou druhů šelem. Pro hyenu jsou kritická nízká množství kořisti (přímý vliv množství kořisti), pro psa vysoká množství kořisti (nepřímý vliv kořisti působící skrze množství konkurujících hyen). Model dále předpovídá v souladu s pozorováními negativní korelaci mezi počty hyen a psů v teritoriích v heterogenním prostředí.

6. Přehled citované literatury

Begon, M. et al. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing.

Beissiger S. R. & Westphal M. I. (1998). On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife management* 62: 821–841.

Berec, L. (2002). Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling* 150: 55–81.

Borland Software Corporation (2000). Borland C/C++ verze 5.

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: 375–394.

Boyce, M. S. (1992). Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 23: 481–506.

Brook, B. W. et al. (1999). A comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS and VORTEX for the Whooping crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* 2: 23–31.

Brook, B. W. et al. (2000). Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385–387.

Burrows, R. et al. (1994). Demography, extinction and intervention in a small population: the case of Serengeti wild dogs. *Proceedings of the Royal Society of London B* 256: 281–292.

Carbone, C. et al. (1997). Feeding success in African wild dogs: Does kleptoparasitism by spotted hyaenas influence hunting group size? *Journal of Animal Ecology* 66: 318–326.

Case, T. J. (2000). *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press.

Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.

Courchamp, F. et al. (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 405–410.

Courchamp, F. et al. (2000a). Impact of natural enemies on obligately cooperative breeders. *Oikos* 91: 311–322.

Courchamp, F. et al. (2000b). Multipack dynamics and the Allee effect in the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Animal Conservation* 3: 277–285.

Courchamp, F. et al. (2002). Small pack size imposes a trade-off between hunting and pup-guarding in the painted hunting dog, *Lycaon pictus*. *Behavioral Ecology* 13: 20–27.

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

Creel, S. & Creel, N. M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Animal Behaviour* 50: 1325–1339.

Creel, S. & Creel, N. M. (1996). Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology* 10: 526–538.

Creel, S. et al. (1998). Birth order, estrogens and sex-ratio adaptation in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Animal Reproduction Science* 53: 315–320.

Creel, S. & Creel, N. M. (2002). *The African Wild Dog: Behavior, Ecology, and Conservation*. Princeton University Press.

de Roos, A. M. et al. (2003). Emergent Allee effects in top predators feeding on structured prey populations. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 611–618.

Fagan, W. F. (1997). Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist* 150: 554–567.

Fanshawe, J. H. & Fitzgibbon, C. D. (1993). Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Animal Behaviour* 45: 479–490.

Fuller, T. K. et al. (1992). Population dynamics of African Wild Dogs. In: McCullough, D. R. and Barrett, R. H. (eds). *Wildlife 2001: populations*. Elsevier Applied Science, London and New York, pp. 1125–1139.

Ginsberg, J. R. et al. (1995). Local extinction in a small and declining population – wild dogs in the Serengeti. *Proceedings of the Royal Society of London B* 262: 221–228.

Gorman, M. L. et al. (1998). High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas. *Nature* 391: 479–481.

Govaerts, W. & Kuznetsov, Y. A. (2007). MatCont, continuation toolbox in Matlab. Gent. www.matcont.ugent.be

Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129–148.

Gusset, M. (2006). The re-introduction of endangered wild dogs into Hluhluwe-Umfolozi Park, South Africa: an update on the first 25 years. *Re-introduction News* 25:31–32.

Hassell, M. P. & May, R. M. (1974). Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology* 43: 567–594.

Hassel, M. P. et al. (1977). Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *Journal of Animal Ecology* 46: 249–262.

Hastings, A. (1997). *Population Biology: Concepts and Models*. Springer Verlag, New York.

Hastings, A. & Powell, T. (1991). Chaos in a three-species food chain. *Ecology* 72:896–903.

Hofer, H. & East, M. L. (1993a). The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator cope with migratory prey. I. Social organization. *Animal Behaviour* 46: 547–557.

Hofer, H. & East, M. L. (1993b). The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator cope with migratory prey. II. Intrusion pressure and commuters' space use. *Animal Behaviour* 46: 559–574.

Hofer, H. & East, M. L. (1993c). The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator cope with migratory prey. III. Attendance and maternal care. *Animal Behaviour* 46: 575–589.

Hofer, H. & East, M. L. (1997). Skewed offspring sex ratios and sex composition of twin litters in Serengeti spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*) are a consequence of siblicide. *Applied Animal Behaviour Science* 51: 307–316.

Hofer, H. & East, M. L. (2003). Behavioral processes and cost of co-existence in female spotted hyaenas: a life history perspective. *Evolutionary Ecology* 17: 315–333.

Höner, O. P. et al. (2005). The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyaena. *Oikos* 108: 544–554.

Hopcraft, J. G. C. et al. (2005). Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology* 74: 559–566.

IUCN 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. verze z 3. října 2007.

Kruger NP (2007). www.krugerpark.co.za. verze z 14.12.2007.

MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966). On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603–609.

Maddock, A. (1999). Wild dog demography in Hluhluwe-Umfolozi Park, South Africa. *Conservation Biology* 13: 412–417.

Maddock, A. H. & Mills, M. G. L. (1994). Population characteristics of African wild dogs *Lycaon pictus* in the eastern Transvaal Lowveld, South Africa, as revealed through photographic records. *Biological Conservation* 67: 57–62.

May, R. M. & Hassell, M. P. (1981). The dynamics of multiparasitoid-host interactions. *American Naturalist* 117: 234–261.

McCann, K. et al. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794–798.

Mills, M. G. L. & Biggs, H. C. (1993). Prey apportionment and related ecological relationships between large carnivores in Kruger National Park. *Symposium of Zoological Society of London*, 65: 253–268.

Mills, M. G. L. & Hofer, H. (1998). *Hyaenas. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN SSC Hyaena Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Murdoch, W. W. (1977). Stabilizing effects of spatial heterogeneity in predator-prey systems. *Theoretical Population Biology* 11: 252–273.

Mylius, S. D. et al. (2001). Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient. *American Naturalist* 158: 259–276.

Norton T. W. (1995). Special issue: Applications of population viability analysis to biodiversity conservation. *Biological Conservation* 73: 91–176.

Polis, G. A. & Holt, R. D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 151–154.

Rosenzweig, M. E. (1971). Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science* 171: 385–387.

Serengeti NP (2007). www.serengeti.org, verze z 14.12.2007.

Sinclair, A. R. E. (1985). Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community. *Journal of Animal Ecology* 54: 899–918.

Sinclair, A. R. E. & Arcese, P. (1995). Population consequences of predation-sensitive foraging – the Serengeti wildebeest. *Ecology* 76: 882–891.

Systat software Inc. (2002). Sigmaplot verze 7. San Jose.

Taylor, B. L. (1995). The reliability of using population viability analysis for risk classification of species. *Conservation Biology* 9: 551–558.

van de Wolfshaar, K. E. et al. (2006). Size-dependent interactions inhibit coexistence in intraguild predation systems with life-history omnivory. *American Naturalist* 168: 62–75.

van Heerden, J. et al. (1995). An investigation into the health status and diseases of wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Kruger national park. *Journal of the South African Veterinary Association* 66: 18–27.

van Kooten, T. et al. (2005). Bistability and Allee effect as emergent consequences of stage-specific predation. *Journal of Theoretical Biology* 237: 67–74.

Valeix, M. et al. (2007). Vegetation structure and ungulate abundance over a period of increasing elephant abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 23: 87–93.

Vial, F. et al. (2006). Development of vaccination strategies for the management of rabies in African wild dogs. *Biological Conservation* 131: 180–192.

Vucetich, J. A. & Creel, S. (1999). Ecological Interactions, Social Organization, and Extinction Risk in African Wild Dogs. *Conservation Biology* 13: 1172–1182.

Woodroffe, R. et al. (1997). *The African Wild Dog – Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Switzerland.

Woodroffe, R. & Ginsberg, J. (1999). Conserving the African wild dog *Lycaon pictus*. I. Diagnosing and treating causes of decline. *Oryx* 33: 132–142.

Woodroffe, R. et al. (2004). African wild dog (*Lycaon pictus*). In *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs: status survey and conservation action plan*, pp. 174–183. IUCN, Gland.

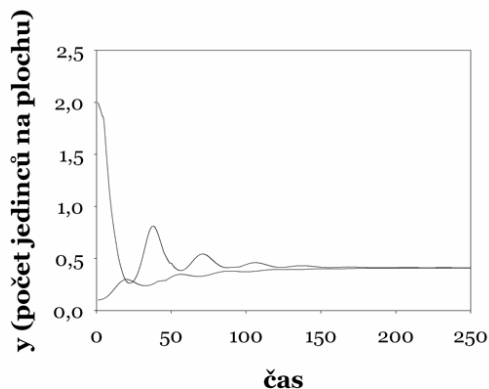
Příloha I – Přehled základních demografických parametrů modelových druhů

Tabulky hodnot demografických parametrů spolu s odkazy na Seznam literatury.

Pes hyenovitý (<i>Lycaon pictus</i>)		Zdroj / lokalita
Sezónní rozmnožování	ano	Woodroffe et al. 1997
Maximální věk	11	Burrows et al. 1994 / Serengeti
	7	van Heerden et al. 1995 / Kruger
	11	Creel and Creel 2002 / Selous
	10	hodnota použitá v individuálním modelu
Velikost vrhu	průměr 11,9 ± 3,0	Maddock and Mills 1994 / Kruger
	průměr 8,2–12,8	Fuller et al. 1992 v zajetí
	průměr 10–11 (rozsah 2–21)	Woodroffe et al. 1997
	průměr 8,6±0,7	Vucetich and Creel 1999 / Selous
	průměr 7,5±0,6	Creel and Creel 2002, s. 159 / Selous
	průměr 9,0 - 10,4	Burrows et al. 1994 Serengeti
	průměr 10,7 (rozsah 1–16)	Ginsberg and Woodroffe 1997
Primární poměr pohlaví	rozsah 0,43–0,63	Fuller et al. 1992
	průměr 0,57	Vucetich and Creel 1999 / Selous
	rozsah 0,36 - 0,63	Creel et al. 1998 / Selous
	0,5	použito v individuálním modelu
Mortalita štěňat	rozsah 0,27–0,86	Fuller et al. 1992
	průměr 0,41	Vucetich and Creel 1999
	rozsah 0,67–0,75	van Heerden et al. 1995 / Kruger
	průměr 0,44 (rozsah 0,17–0,76)	Maddock and Mills 1994 / Kruger
	rozsah 0,17–0,60	Burrows et al. 1994 / Serengeti
	rozsah 0,17–0,44	Creel and Creel 2002, s. 147 / Selous
	0,25	konstantní hodnota použitá v individuálním modelu
Mortalita subadultů	rozsah 0,15–0,35	Fuller et al. 1992
	průměr 0,22	Vucetich and Creel 1999 / Selous
	průměr 0,08	Creel and Creel 2002, s. 152 / Selous
	průměr 0,36 (rozsah 0,24–0,48)	van Heerden et al. 1995 / Kruger
	0,1	základní hodnota použitá v individuálním modelu
Mortalita dospělců	rozsah 0,15–0,35	Fuller et al. 1992
	průměr 0,2	Vucetich and Creel 1999 / Selous
	průměr 0,29	Creel and Creel 2002, p. 152 / Selous
	průměr 0,31 (rozsah 0,27–0,35)	van Heerden et al. 1995 Kruger
	0,1	základní minimální hodnota použitá v individuálním modelu

Hyena skvrnitá (<i>Crocuta crocuta</i>)		Zdroj/lokalita
Sezónní rozmnožování	ne	Mills and Hofer 1998
Maximální věk		
	16	Mills and Hofer 1998, hodnota použitá v individuálním modelu
Velikost vrhu		
	průměr 2 (rozsah 1–3)	Mills and Hofer 1998
Primární poměr pohlaví	rozsah 0,43–0,63	Fuller et al. 1992
	0,5	použito v individuálním modelu
Mortalita štěňat	0,4	Mills and Hofer 1998
	0,64	Hofer and East 2003 / Serengeti
	0,61	Hofer and East 1995 / Serengeti
	0,25	konstantní hodnota použitá v individuálním modelu
Mortalita subadultů	0,167±0,0006	Kruuk 1972 / Ngorongoro - in Höner et al. 2005
	průměr 0,099±0,043	Höner et al. 2005 Serengeti
	0,1	základní hodnota použitá v individuálním modelu
Mortalita dospělců	průměr 0,099±0,043	Höner et al. 2005 / Serengeti
	průměr 0,167±0,0006	Kruuk 1972 / Ngorongoro - in Höner et al. 2005
	průměr 0,143±0,027	Hofer and East 1995 / Serengeti
	0,1	základní minimální hodnota použitá v individuálním modelu

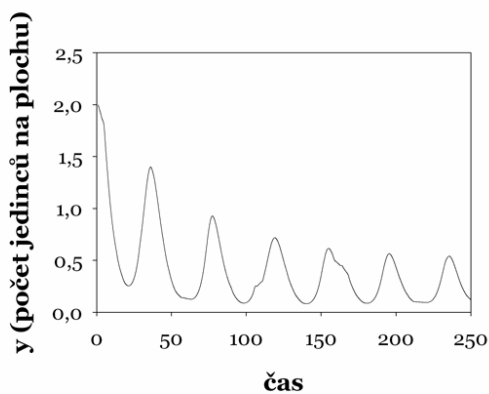
Příloha II



Obr. 1 – Populační hustoty psa hyenovitého dosahující stabilního ekvilibría; populace psa nepodléhá Allee efektu.

Ukázány dvě z možných trajektorií, y značí populační hustoty psa.

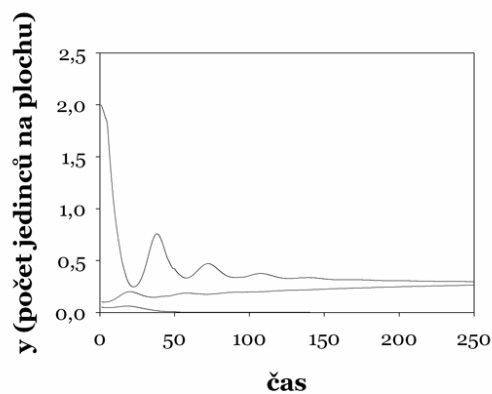
Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0,02$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $K = 10$; $R_2 = 5$; $\Theta = 0$.



Obr. 2 – Populační hustoty psa dosahující limitního cyklu; populace psa nepodléhá Allee efektu.

Populační hustoty psa značeny y .

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0,02$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $K = 50$; $R_2 = 2$; $\Theta = 0$.

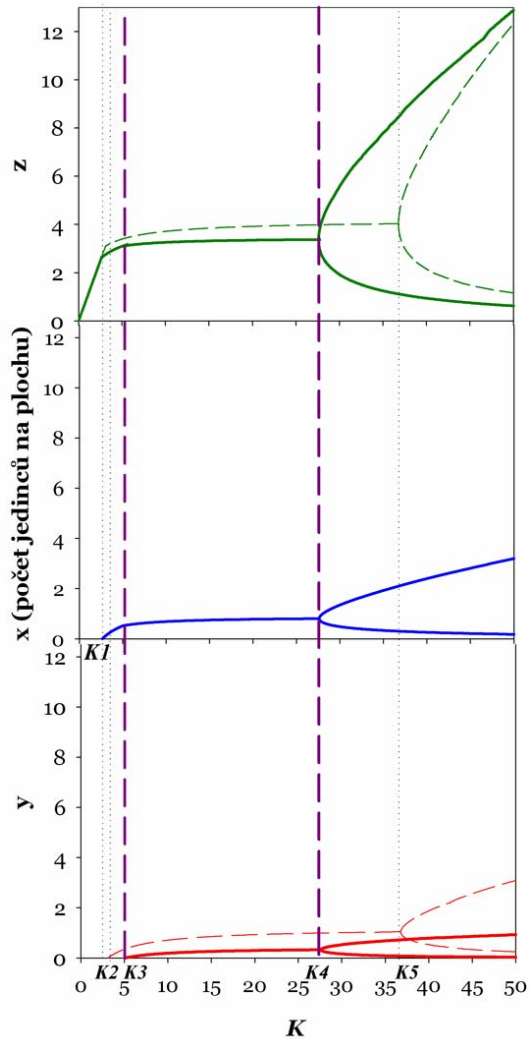


Obr. 3 – Populační hustoty psa dosahující různých stabilních ekvilibríí; populace psa podléhá Allee efektu.

Populační hustoty psa značeny y .

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0,02$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $K = 10$; $R_2 = 5$; $\Theta = 0,01$.

Příloha II



Obr. 4 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru K ; populace psa nepodléhá Allee efektu.

x – populační hustoty hyeny, modrá barva
 y – populační hustoty psa, červená barva
 z – populační hustoty kořisti, zelená barva
 plná čára – ekvilibria $E_k(0,0,z)$; $E_h(x,0,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$;
 limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$
 čárkovaná čára – ekvilibria a limitní cykly $E_p(0,y,z)$;
 $LC_p(0,y,z)$

Rozmezí hodnot parametru K , ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilíbriu E_{hp} je ohraničeno čárkovanými svislými čarami fialové barvy.

Tečkovanou černou čarou kritické hodnoty K :

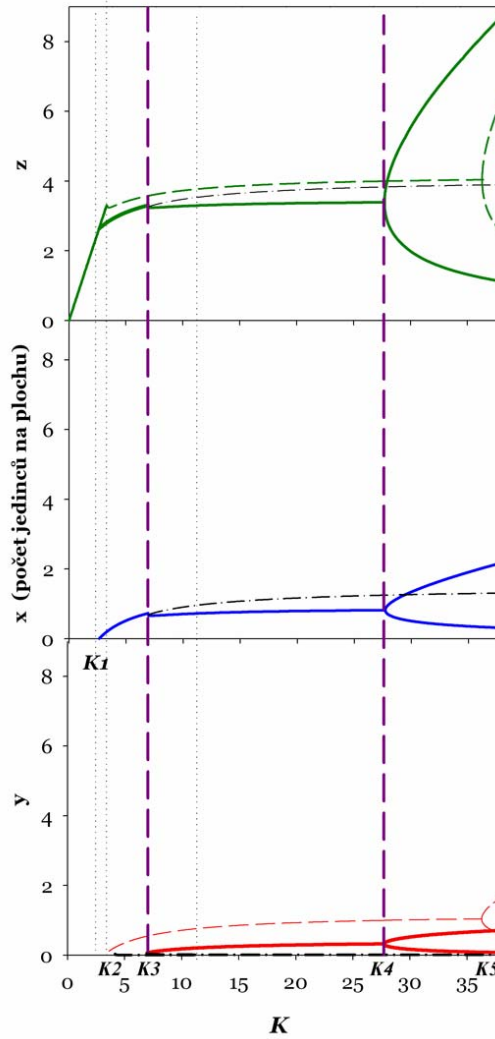
K_1 - hranice pro invazi hyeny do prostředí,
 K_2 - hranice pro invazi psa do prostředí v nepřítomnosti hyeny,

K_3 - minimální K umožňující koexistenci všech druhů,

K_4 - začátek limitních cyklů LC_{hp} ,

K_5 - začátek limitních cyklů LC_p .

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;
 $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$;
 $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $\theta = 0$; $R_2 = 0,2$.



Obr. 5 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru K ; populace psa podléhá Allee efektu.

x – populační hustoty hyeny, modrá barva
 y – populační hustoty psa, červená barva
 z – populační hustoty kořisti, zelená barva
 plná čára – ekvilibria $E_k(0,0,z)$; $E_h(x,0,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$;
 limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$
 čárkovaná čára – ekvilibria a limitní cykly $E_p(0,y,z)$;
 $LC_p(0,y,z)$

čerchovaná černá čára – nestabilní ekvilibria $E_{pn}(0,y,z)$
 a $E_{hpn}(x,y,z)$

Tečkovanou černou čarou kritické hodnoty K :

K_1 - hranice pro invazi hyeny do prostředí,

K_2 - hranice pro invazi psa do prostředí v nepřítomnosti hyeny,

K_3 - minimální K umožňující koexistenci všech druhů,

K_4 - začátek limitních cyklů LC_{hp} ,

K_5 - začátek limitních cyklů LC_p .

Rozmezí hodnot parametru K , ve kterém je možná

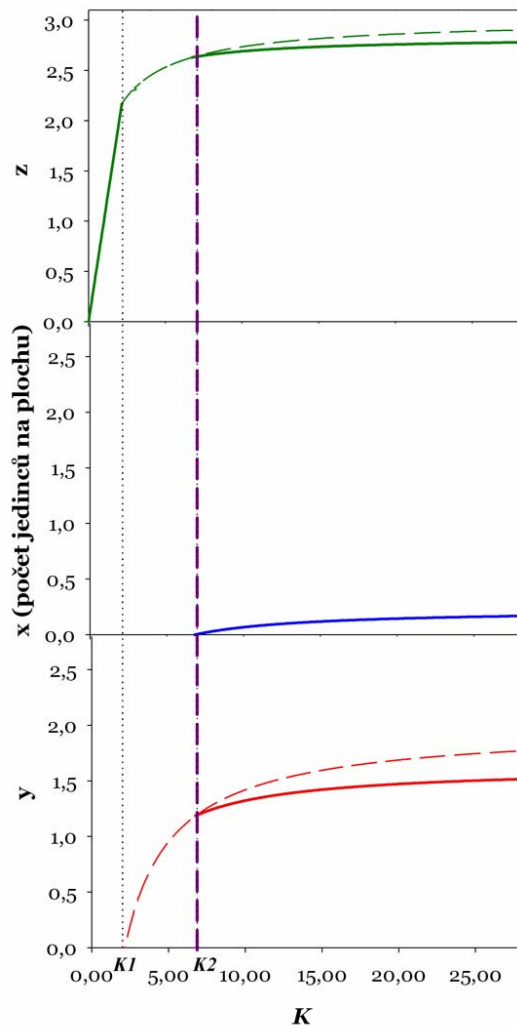
koexistence ve stabilním ekvilíbriu E_{hp} je ohraničeno

čárkovanými svislými čarami fialové barvy.

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;

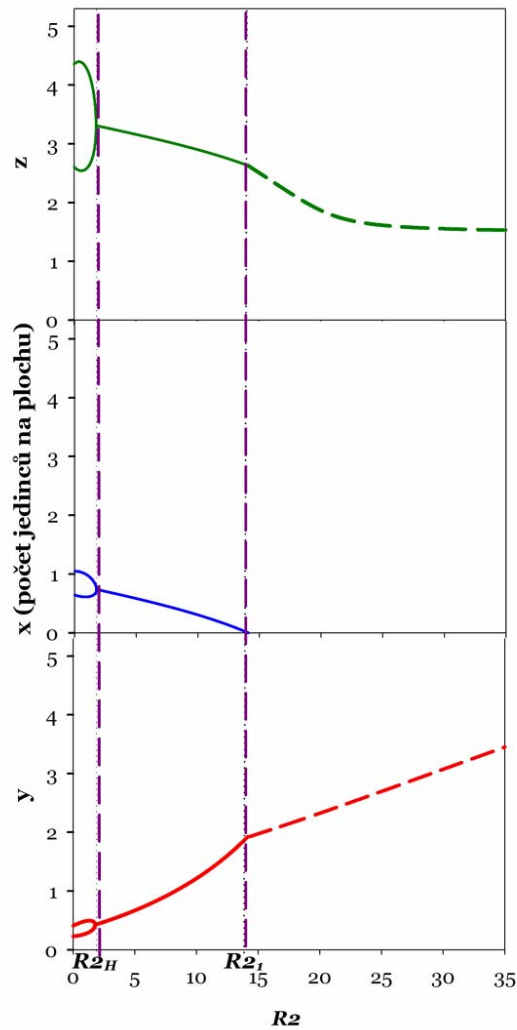
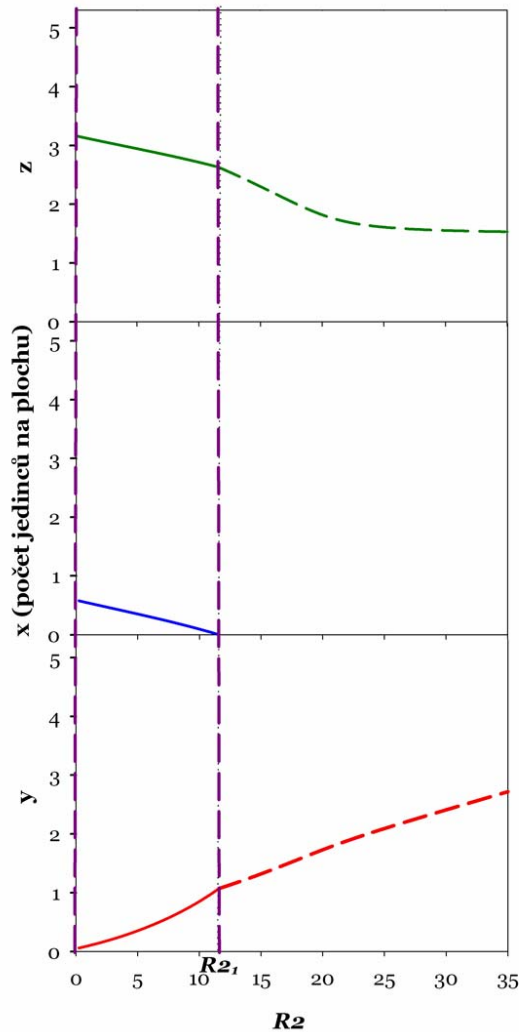
$e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$;

$m_2 = 0,3$; $\theta = 0,001$; $R_2 = 0,2$; $h = 0,6$.

Příloha II

Obr. 6 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru K ; populace psa nepodléhá Allee efektu; doplňková kořist R_2 vysoká.
 x – populační hustoty hyeny, modrá barva
 y – populační hustoty psa, červená barva
 z – populační hustoty kořisti, zelená barva
 plná čára – ekvilibria $E_k(0,0,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$
 čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(0,y,z)$
 Hodnota parametru K , od kterého je možná koexistence ve stabilním ekvilibriu E_{hp} je označena čárkovanou svislou čarou fialové barvy.
 Tečkovanou černou čarou kritické hodnoty K :
 K_1 - hranice pro invazi psa do prostředí,
 K_2 - stabilní koexistence všech druhů v E_{hp} .
 Hodnoty parametrů: $r=0,2$; $a_1=0,2$; $a_2=0,3$; $a_3=0,2$;
 $e=0,5$; $e_3=0,1$; $h=0,6$; $k_1=0,05$; $k_2=0$; $k_3=0,05$;
 $m_1=0,2$; $m_2=0,3$; $\theta=0$; $R_2=12$.

Příloha II

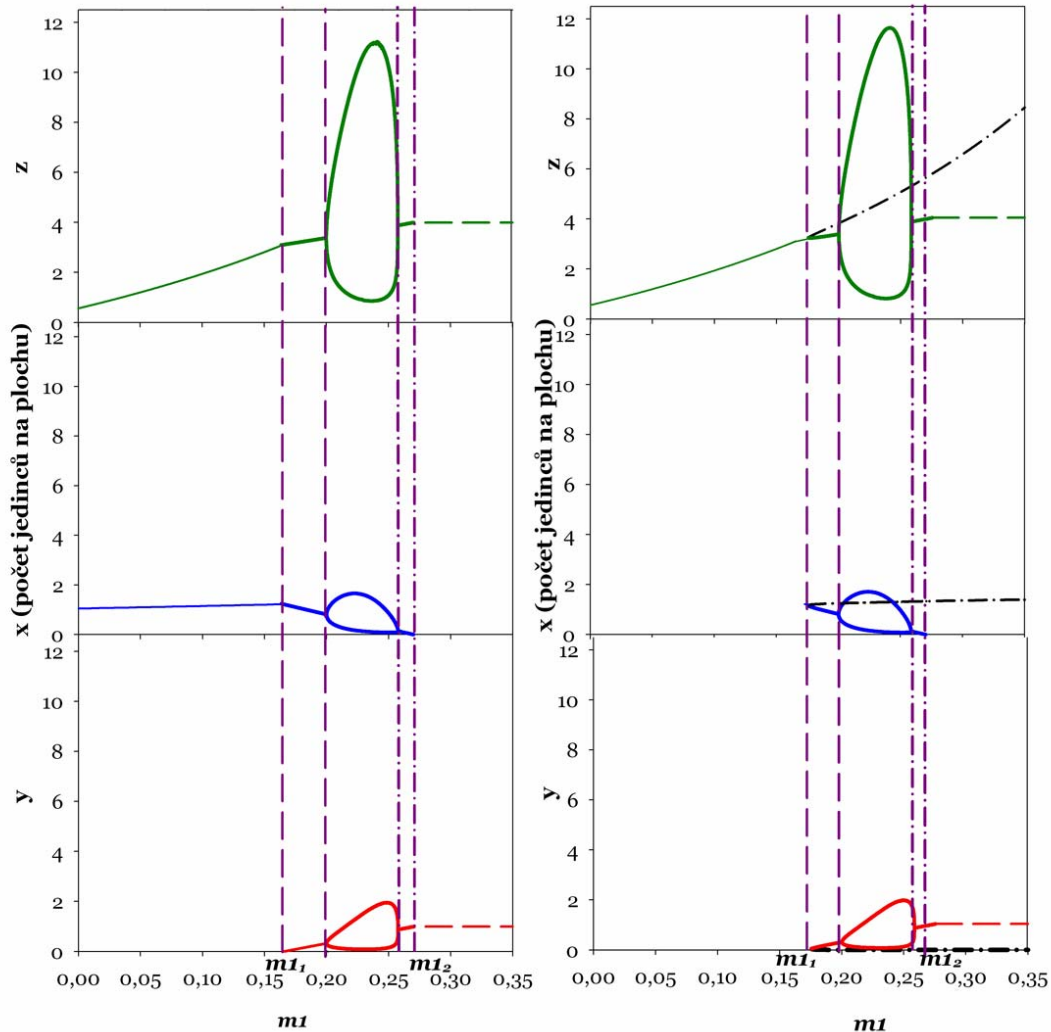


Obr. 7a – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru R_2 ; nízká hodnota hlavní (společné) kořisti.
 x – populační hustoty hyeny, modrá barva
 y – populační hustoty psa, červená barva
 z – populační hustoty kořisti, zelená barva
 plná čára – ekvilibria $E_{hp}(x,y,z)$;
 čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(o,y,z)$
 Rozmezí hodnot parametru R_2 ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibríu E_{hp} je ohraničeno čárkovanými svislými čarami fialové barvy.
 Tečkovanou černou čarou kritická hodnota R_2 :
 R_{2c} – hodnota, při které dojde k vyhnutí hyeny.
 Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$;
 $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$;
 $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $\Theta = 0$; $K = 6$.

Pozn. V obrázcích 7a a 7b již nejsou z důvodu přehlednosti zobrazena ekvilibria E_p v oblastech, kde je možné úplné koexistenční ekvilibríum E_{hp} ; tato ekvilibria jsou stejně jako E_h či E_k také jedním z možných výsledných stavů.

Obr. 7b – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru R_2 ; vysoká hodnota hlavní (společné) kořisti.
 x – populační hustoty hyeny, modrá barva
 y – populační hustoty psa, červená barva
 z – populační hustoty kořisti, zelená barva
 plná čára – ekvilibria $E_{hp}(x,y,z)$;
 limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$
 čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(o,y,z)$
 Rozmezí hodnot parametru R_2 ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibríu E_{hp} je ohraničeno čárkovanými svislými čarami fialové barvy.
 Tečkovanou černou čarou kritické hodnoty R_2 :
 R_{2c} – hodnota, při které vznikají resp. zanikají limitní cykly,
 R_{2H} – hodnota, při které dojde k vyhnutí hyeny.
 Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;
 $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$;
 $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $\Theta = 0$; $K = 28$.

Příloha II



Obr. 8a – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru m_1 ; vysoká hodnota hlavní (společné kořisti) a nízká hodnota doplňkové kořisti; populace psa nepodléhá Allee efektu.

x – populační hustoty hyeny, modrá barva

y – populační hustoty psa, červená barva

z – populační hustoty kořisti, zelená barva

plná čára – ekvilibria $E_h(x,0,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$;

limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$

čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(0,y,z)$

Rozmezí hodnot parametru m_1 ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibriu E_{hp} jsou ohraničena čárkovanými resp. čerchovanými svislými čarami fialové barvy.

m_{I_1} – hranice pro invazi psa do prostředí

m_{I_2} – kritická hodnota mortality hyeny, při které dochází k vyhynutí

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;

$e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$;

$m_2 = 0,3$; $\theta = 0$; $R_2 = 0,2$; $K = 28$.

Obr. 8b – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru m_1 ; populace psa podléhá Allee efektu.

x – populační hustoty hyeny, modrá barva

y – populační hustoty psa, červená barva

z – populační hustoty kořisti, zelená barva

plná čára – ekvilibria $E_{hp}(x,y,z)$;

limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$

čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(0,y,z)$

čerchovaná černá čára – nestabilní ekvilibria $E_{hpn}(x,y,z)$;

$E_{pn}(0,y,z)$

Rozmezí hodnot parametru m_1 ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibriu E_{hp} jsou ohraničena čárkovanými resp. čerchovanými svislými čarami fialové barvy.

m_{I_1} – hranice pro invazi psa do prostředí

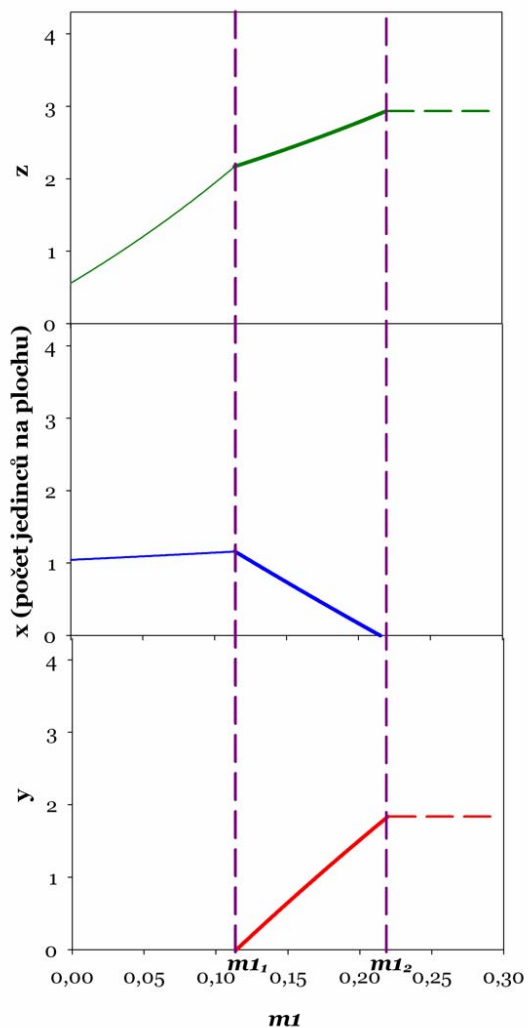
m_{I_2} – kritická hodnota mortality hyeny, při které

dochází k vyhynutí

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;

$e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$;

$m_2 = 0,3$; $\theta = 0,001$; $R_2 = 0,2$; $K = 28$.

Příloha II

Obr. 8c – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru m_1 , vysoká hodnota doplňkové kořisti psa, populace psa nepodléhá Allee efektu.

x – populační hustoty hyeny, modrá barva

y - populační hustoty psa, červená barva

z - populační hustoty kořisti, zelená barva

plná čára – ekvilibria $E_h(x, 0, z)$; $E_{hp}(x, y, z)$

čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(0, y, z)$

Rozmezí hodnot parametru m_1 ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibriu E_{hp} je ohraničeno

čárkovanými svislými čarami fialové barvy

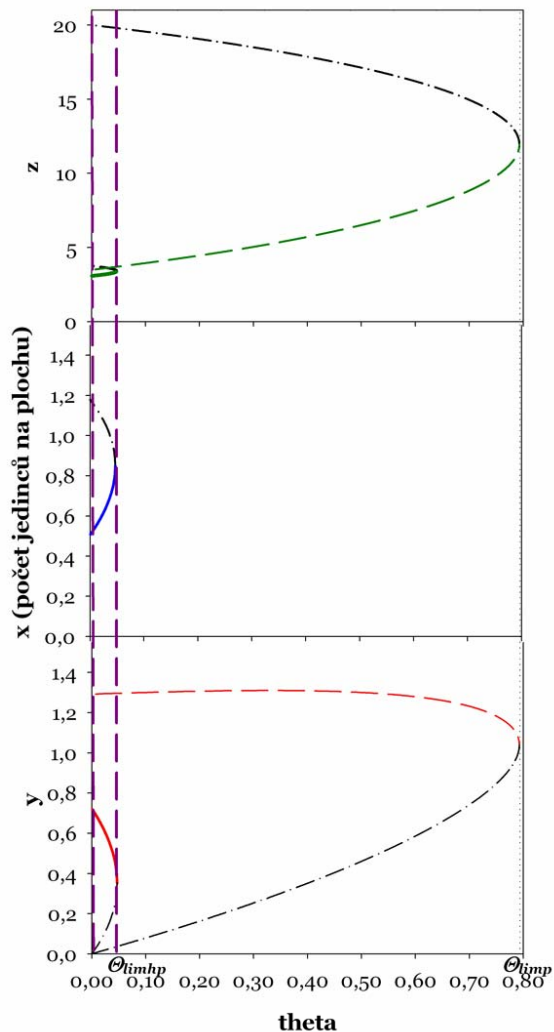
m_{1_1} - hranice pro invazi psa do prostředí
 m_{1_2} – kritická hodnota mortality hyeny, při které dochází k vyhynutí

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;

$e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$;

$m_2 = 0,3$; $\Theta = 0$; $R_2 = 12$; $K = 28$

Příloha II



Obr. 9 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru θ .

x - populační hustoty hyeny, modrá barva

y - populační hustoty psa, červená barva

z - populační hustoty kořisti, zelená barva

Pozor, odlišná škála osy y u kořisti, osy x shodné.

plná čára – ekvilibria $E_{hp}(x,y,z)$;

čárkovaná čára – ekvilibria $E_p(0,y,z)$

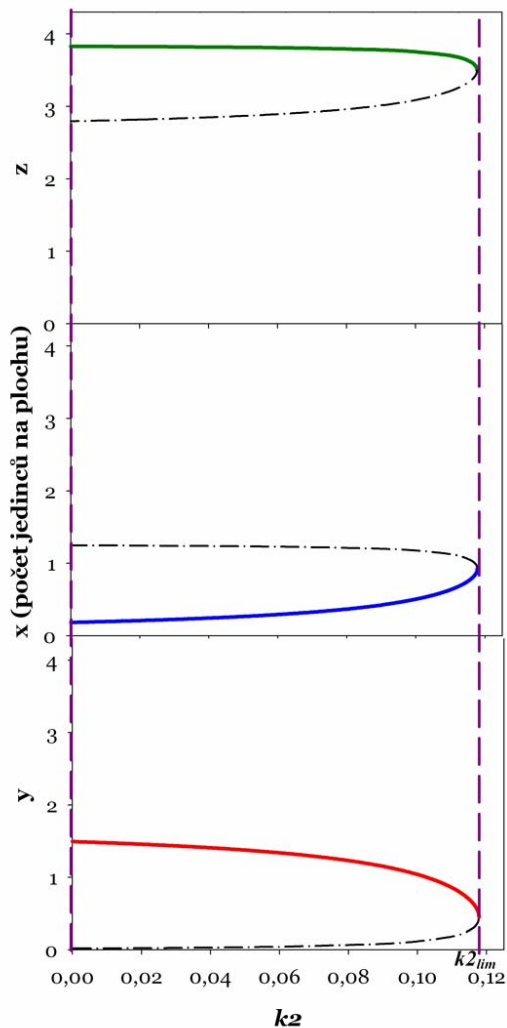
čerchovaná černá čára – nestabilní ekvilibria $E_{pn}(0,y,z)$
a $E_{hpn}(x,y,z)$

Rozmezí hodnot parametru θ ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibriu E_{hp} je ohraničeno čárkovanými svislými čarami fialové barvy
Tečkovanou černou čarou kritické hodnoty :

θ_{limhp} – nejvyšší možná hodnota θ umožňující koexistenci v E_{hp} nebo E_{hpn} ,

θ_{limp} – nejvyšší možná hodnota θ umožňující koexistenci v E_p nebo E_{pn} .

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$;
 $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $R_2 = 6$; $K = 20$.

Příloha II

Obr. 10 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametru k_2 , vysoká hodnota doplňkové kořisti, populace psa podléhá Allee efektu.

x – populační hustoty hyeny, modrá barva

y - populační hustoty psa, červená barva

z - populační hustoty kořisti, zelená barva

plná čára – ekvilibria $E_{hp}(x,y,z)$

čerkovaná černá čára – nestabilní ekvilibria $E_{hpn}(x,y,z)$

Rozmezí hodnot parametru k_2 ve kterém je možná koexistence ve stabilním ekvilibriu E_{hp} je ohraničeno

čárkovanými svislými čarami fialové barvy

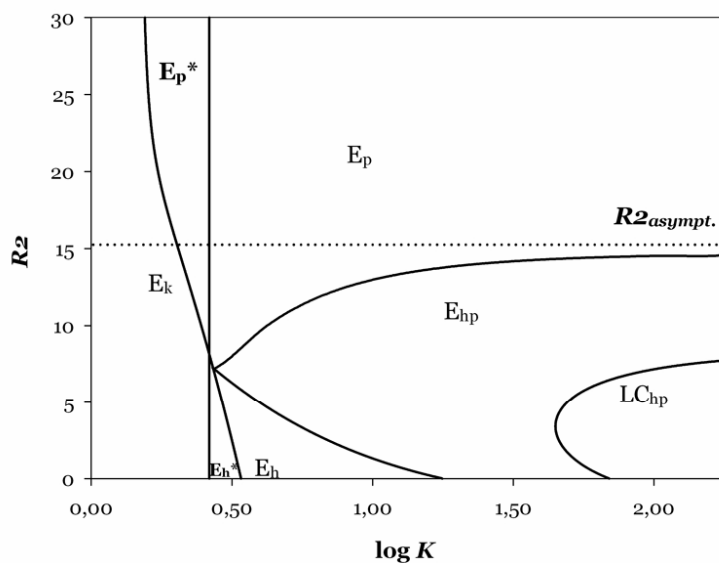
k_{2lim} - maximální hodnota k_2 zabezpečující

koexistenci v E_{hp} resp. v E_{hpn}

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$;

$e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$;

$m_2 = 0,3$; $\theta = 0,001$; $R_2 = 12$; $K = 28$

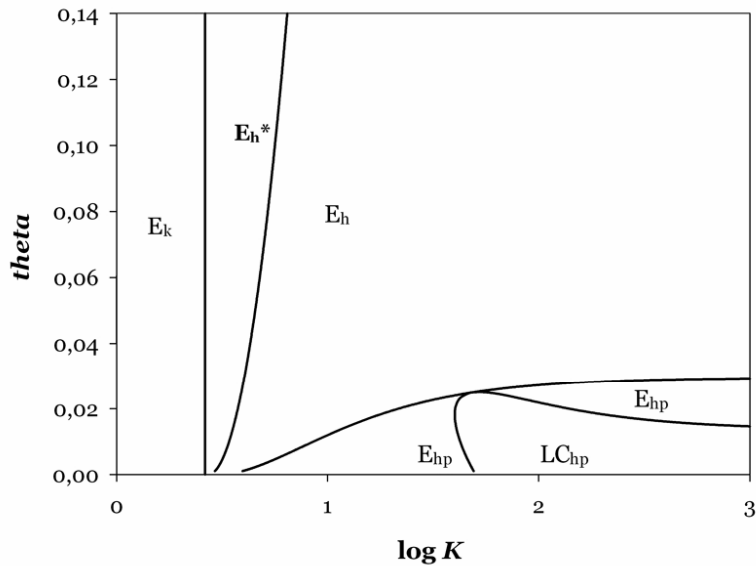
Příloha II

Obr. 11 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametrů K a R_2 .

Ekvilibria $E_k(0,0,z)$; $E_h(x,0,z)$; $E_p(0,y,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$; limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$

Tučně vtištěná ekvilibria označená hvězdičkou jsou v oblastech kombinací parametrů, kde je dané ekvilibrium jediným možným alespoň dvoudruhovým výsledným stavem, tečkovaná čára značí asymptotickou hodnotu R_2 ; bližší komentář viz Výsledky.

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0,2$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $\theta = 0,001$.

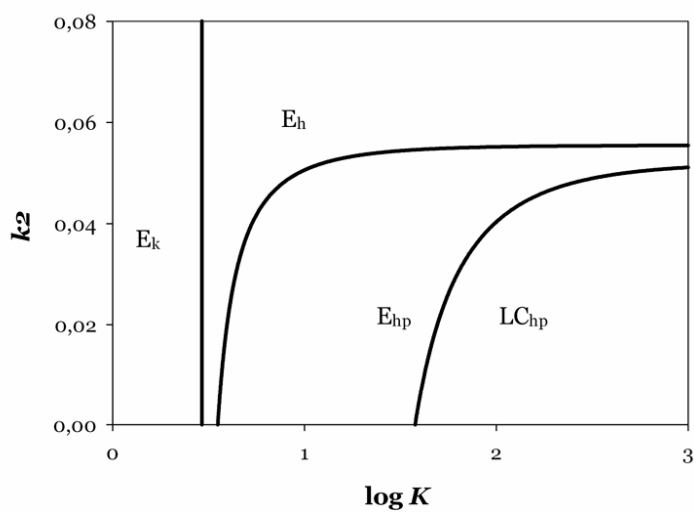
Příloha II

Obr. 12 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametrů K a θ .

Ekvilibria $E_k(0,0,z)$; $E_h(x,0,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$; limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$

Tučně vtištěné ekvilibrium s hvězdičkou v oblasti kombinací parametrů, kde je dané ekvilibrium jediným možným dvoudruhovým výsledkem, bližší komentář viz Výsledky.

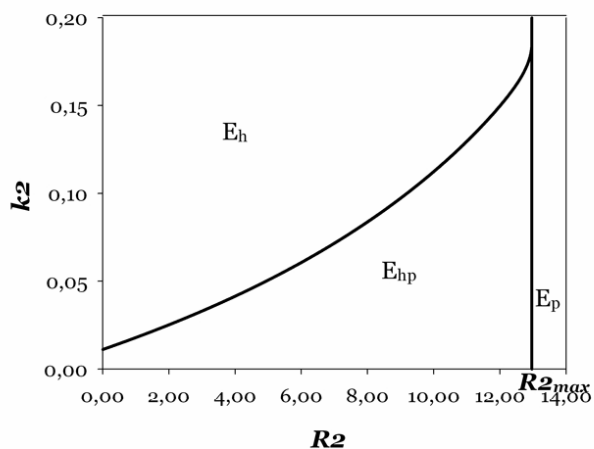
Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_2 = 0,2$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $R_2 = 5$.

Příloha II

Obr. 13 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametrů K a k_2 .

Ekvilibria $E_k(0,0,z)$; $E_h(x,0,z)$; $E_{hp}(x,y,z)$; limitní cykly $LC_{hp}(x,y,z)$.

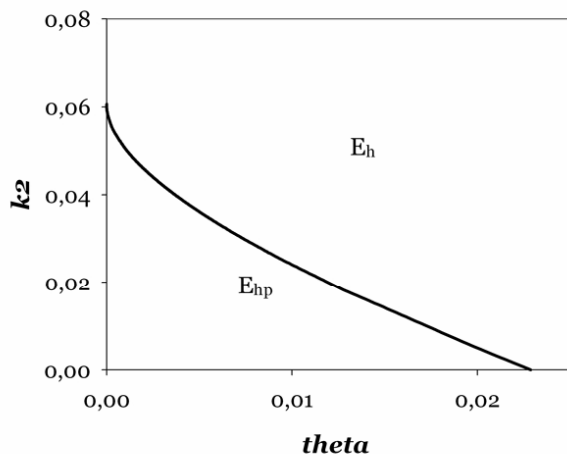
Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $\theta = 0,001$; $R_2 = 5$.

Příloha II

Obr. 14 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametrů R_2 a k_2 .

Ekvilibria $E_h(x, 0, z)$; $E_p(0, y, z)$; $E_{hp}(x, y, z)$; R_{2max} – maximální hodnota R_2 zajišťující koexistenci v E_{hp} .

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $K = 10$.



Obr. 15 – Výsledky modelu v závislosti na změnách parametrů θ a k_2 .

Ekvilibria $E_h(x, 0, z)$; $E_{hp}(x, y, z)$

Hodnoty parametrů: $r = 0,2$; $a_1 = 0,2$; $a_2 = 0,3$; $a_3 = 0,2$; $e = 0,5$; $e_3 = 0,1$; $h = 0,6$; $k_1 = 0,05$; $k_3 = 0,05$; $m_1 = 0,2$; $m_2 = 0,3$; $R_2 = 5$; $K = 10$; $\Theta = 0,001$.

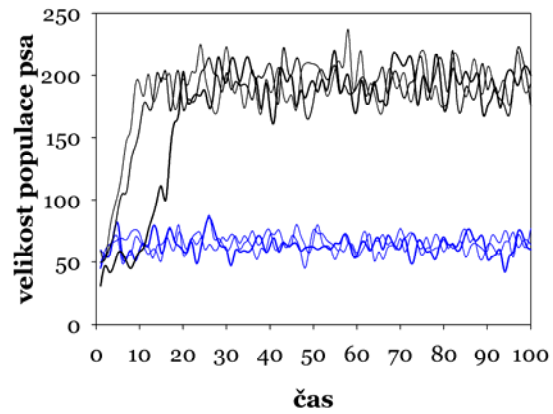
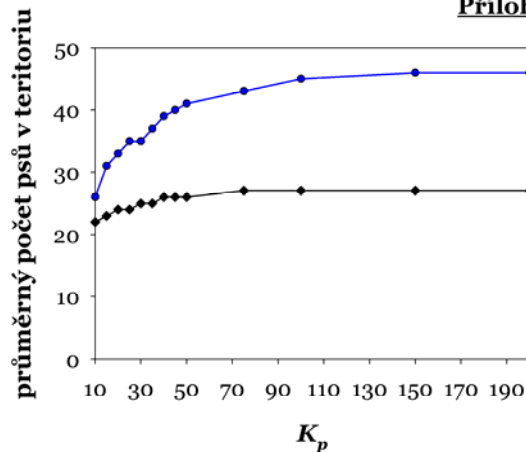
Příloha III – Tabulka základního nastavení parametrů modelu.

Vlevo název parametru, uprostřed jeho výchozí hodnota, vpravo vysvětlení jeho významu. Tučně černě vtištěné parametry byly v některých analýzách měněny, ale zkoumání jejich vlivu nebylo hlavním cílem. Tučně červeně vtištěné parametry byly hlavním cílem zkoumání. Ostatní parametry byly během všech prováděných simulací na uvedené základní hodnotě

*tyto parametry byly při provádění analýz, jejichž výsledky jsou na obrázcích 5-7 v Příloze IV, na nižší hodnotě 0,2.

<i>P_n0pack</i>	10	počáteční počet smeček/obydlených psích teritorií
<i>H_n0pack</i>	300	počáteční počet klanů/obydlených hyeních teritorií
<i>nht</i>	10	počet hyeních teritorií na jedno psí teritorium
<i>nsteps</i>	4	počet prohledávaných teritorií při disperzi psů
<i>space</i>		určení typu prostředí - homogenní (0) nebo heterogenní (1)
<i>cover</i>	0.9	pokryvnost (pro homogenní prostředí), maximální pokryvnost (pro heterogenní prostředí)
<i>coveropt</i>	0.6	optimální pokryvnost
<i>covermin</i>	0.1	minimální pokryvnost
<i>Kmax</i>	60	maximální hodnota kořisti v hyením teritoriu
<i>compmax</i>	0.20	maximální hodnota mortality díky kleptoparazitismu
<i>minsize</i>	2	minimální velikost klanu/smečky
<i>dispmin</i>	8	minimální počet jedinců pro disperzi - hyeny
<i>P_npatch</i>	30	počet dostupných psích teritorií
<i>H_npatch</i>	$nht * P_npatch$	počet dostupných hyeních teritorií
<i>P_adomax</i>	12	maximální počet dospělých psů v začínající smečce
<i>P_jomax</i>	12	maximální počet juvenilních psů v začínající smečce
<i>H_adomax</i>	12	maximální počet dospělých hyen v začínajícím klanu
<i>H_jomax</i>	12	maximální počet juvenilních hyen v začínajícím klanu
<i>P_maxage</i>	10	maximální psí věk
<i>H_maxage</i>	16	maximální hyení věk
<i>P_maxageinit</i>	6	maximální psí věk v počáteční smečce
<i>H_maxageinit</i>	10	maximální hyení věk v počátečním klanu
<i>P_nlitmin</i>	1	minimální velikost psího vrhu
<i>P_nlitmax</i>	16	maximální velikost psího vrhu
<i>H_nlitmin</i>	0	minimální velikost hyeního vrhu
<i>H_nlitmax</i>	2	maximální velikost hyeního vrhu
<i>P_mbas</i>	0.10	základní psí mortalita – dospělí jedinci
<i>H_mbas</i>	0.14	základní hyení mortalita – dospělí jedinci
<i>Pj_mbas</i>	0.10	základní psí mortalita – juvenilní jedinci
<i>Hj_mbas</i>	0.08	základní hyení mortalita - juvenilní jedinci
<i>P_mort</i>	0.25*	konstantní mortalita štěňat
<i>H_mort</i>	0.25*	konstantní mortalita hyeních mláďat
<i>tmax</i>	100	počet časových kroků (let) v simulaci
<i>nmax</i>	20	počet opakovaných simulací pro každé nastavení parametrů

Příloha IV

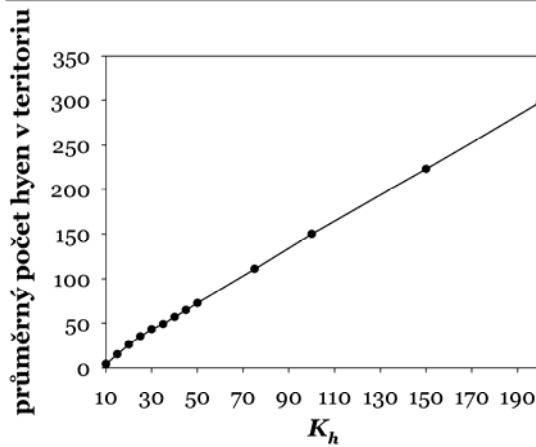


Obr. 1 – Průměrné velikosti psí smečky za nepřítomnosti kompetitora v prostředí s různým množstvím kořisti; populace s disperzí a bez disperze.

Hodnota pokrývnosti v psím teritoriu je 0,6 – homogenní prostředí. K_p je aktuálně dostupná kořist v psím teritoriu. Počet hodnot, ze kterých je spočten průměr je 10. Počet psích teritorií je 10, na počátku obydlena 3. Hodnoty označené černou jsou populace bez disperze, modrou značena data z populace s disperzí.

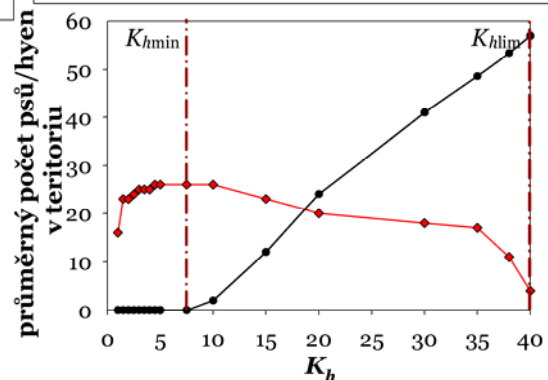
Obr. 2 – Časový průběh populace psa s disperzí a bez disperze.

Hodnota pokrývnosti v psím teritoriu je 0,6 – homogenní prostředí. K_p je aktuálně dostupná kořist v psím teritoriu a je rovna 5. Počet psích teritorií je 10, na počátku obydlena 3. Na ukázkou zobrazena data ze tří simulací, modré trajektorie jsou populace s disperzí, černé jsou bez disperze.



Obr. 3 – Průměrné velikosti hyeního klanu za nepřítomnosti kompetitora v prostředí s různým množstvím kořisti.

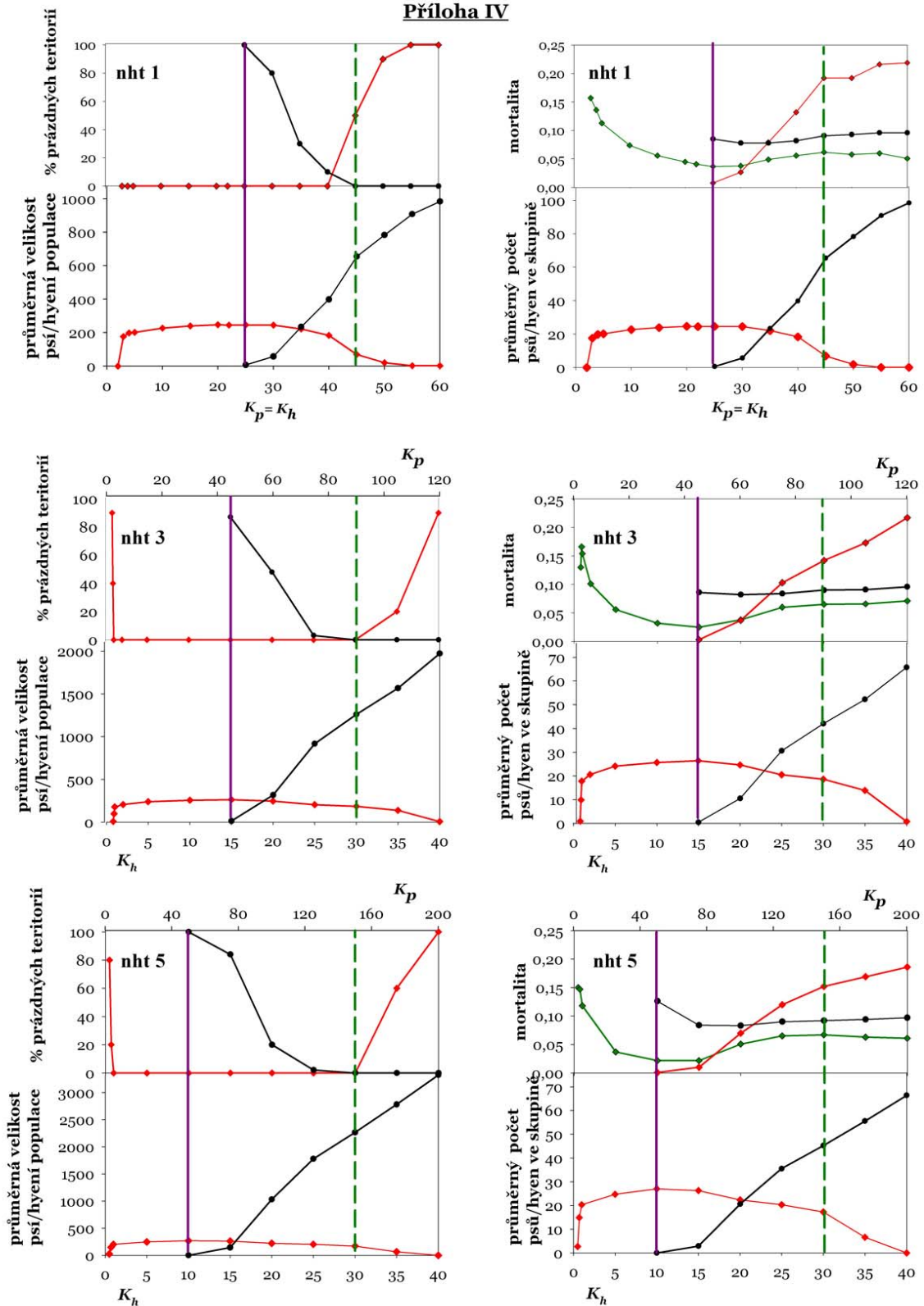
Hodnota pokrývnosti v hyením teritoriu je 0,6 – homogenní prostředí. K_h je aktuálně dostupná kořist v hyením teritoriu. Počet hodnot z kterých je spočten průměr je 10. Počet hyeních teritorií je 10, na počátku obydlena všechna.

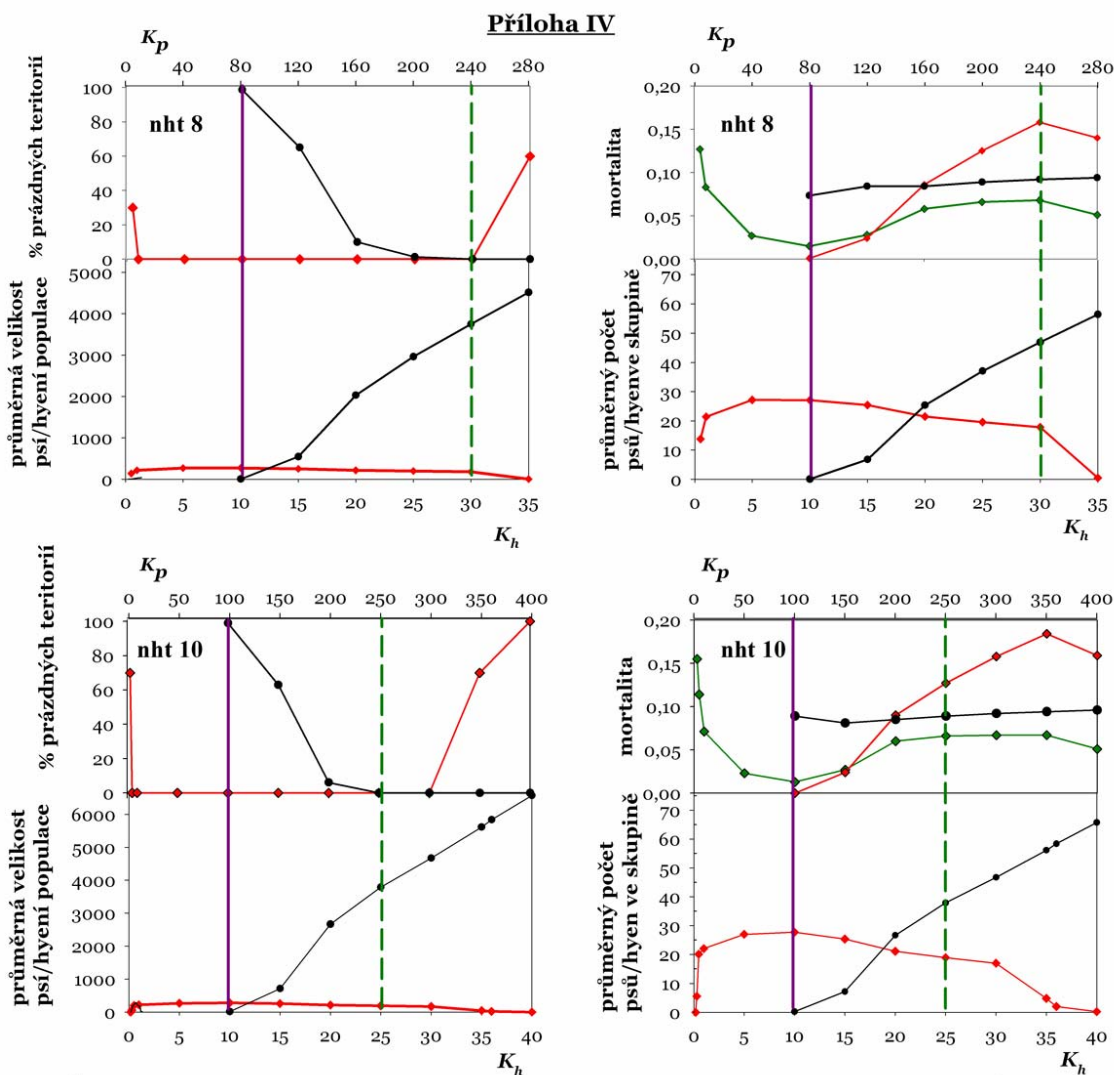


Obr. 4 – Průměrné velikosti hyeních klanů a psích smeček v prostředí s různým množstvím kořisti.

Hodnota pokrývnosti v hyením teritoriu je 0,6 – homogenní prostředí, K_h je aktuálně dostupná kořist v hyením teritoriu. Počet hyeních teritorií na jedno psí (nht) je 10. Kořist v psím teritoriu je desetinásobkem K_h . Počet hodnot, ze kterých je spočten průměr je 10 u psa a 100 u hyeny. Počet psích teritorií je 10, na počátku všechna obydlena, počet hyeních teritorií je 100, na počátku všechna obydlena. Kritické hodnoty K_h vyznačeny fialovou čárkovanou čarou a jsou vysvětleny v textu, viz Výsledky část 3.3.3. Zobrazen jen výsek gradientu, kde druhy koexistují.

Příloha IV





Obr. 5 – Průměrné celkové velikosti psí a hyení populace a průměrné celkové velikosti psí a hyení smečky v psím resp. hyením teritoriu v závislosti na změnách dostupné kořisti a počtu vnořených hyeních teritorií (nht) v psím teritoriu; základní hladina kleptoparazitismu hyen. V obrázcích vyneseno taktéž průměrné procento prázdných psích/hyeních teritorií a psí/hyení mortality (u psí mortality jsou zvlášť obě složky) na konci běhu.

Hodnota pokryvnosti v psím teritoriu je 0,6 – homogenní prostředí.

K_p je aktuálně dostupná kořist v psím teritoriu.

K_h je aktuálně dostupná kořist v hyením teritoriu.

Počet hodnot, ze kterých je spočten průměr u velikostí psích hyeních populací resp. smeček je 20, u mortality průměr spočten jen z nenulových hodnot (pouze přeživší běhy pro daný druh - počet 1-20)

Počet psích teritorií je 10, na počátku obydlena 3.

Počet hyeních teritorií je $10 \cdot \text{nht}$, na počátku obydlena 1/3.

Hodnoty označené červenými kosočtverci značí psí populaci/smečku, psí mortality díky kleptoparazitismu.

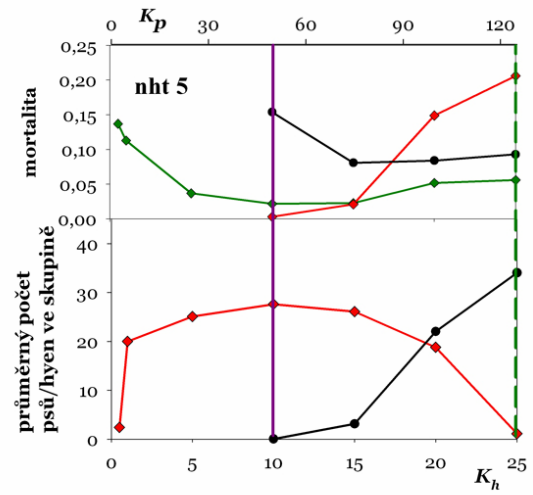
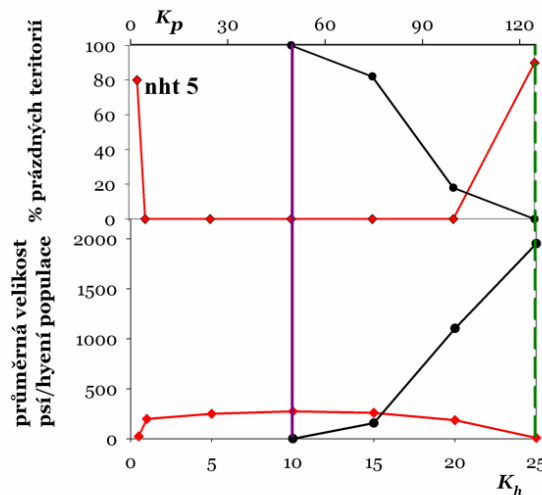
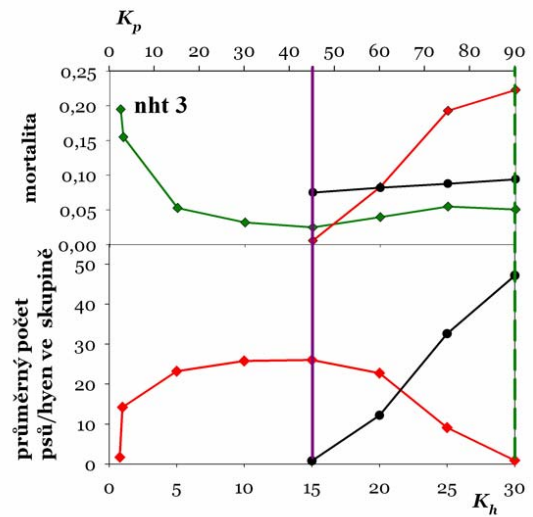
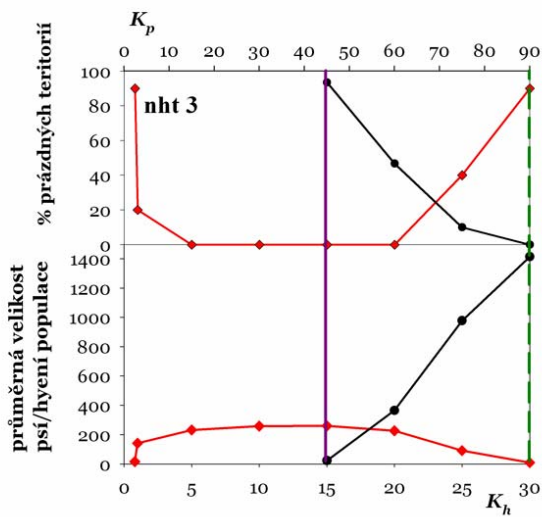
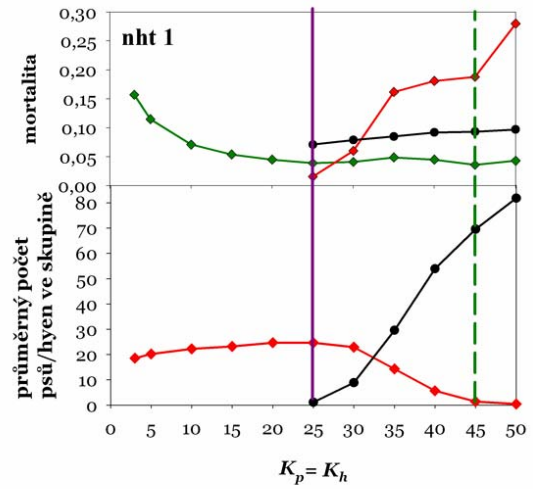
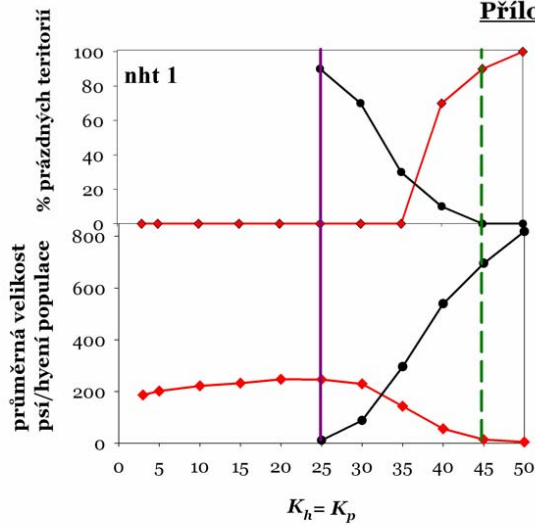
Hodnoty označené černými kolečky značí hyení populaci/smečku, hyení hustotní mortality.

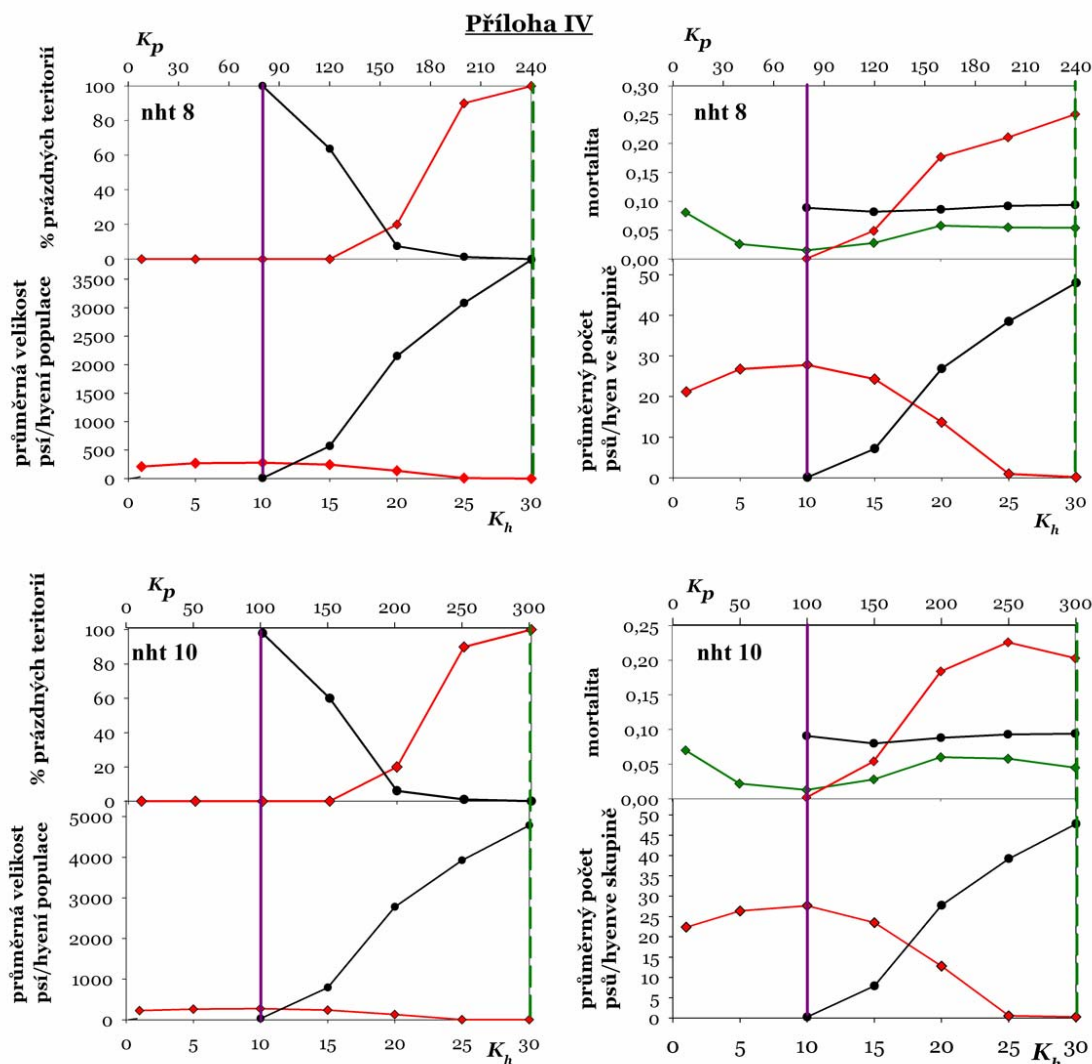
Hodnoty označené zelenými kosočtverci značí psí hustotní mortality.

Maximální hodnota mortality kleptoparazitismem je 0,2.

Fialová čára označuje hranici invaze hyeny do prostředí, zelená čárkovaná čára značí nasycení prostoru pro hyeny, tj. 100% teritorií je na konci běhu obsazených.

Příloha IV





Obr. 6 – Průměrné celkové velikosti psí a hyeni populace a průměrné celkové velikosti psí a hyeni smečky v psím resp. hyením teritoriu v závislosti na změnách dostupné kořisti a počtu vnořených hyeních teritorií (nht) v psím teritoriu; vysoká hladina kleptoparazitismu hyen. V obrázcích vyneseno taktéž průměrné procento prázdných psích/hyeni teritorií a psí/hyeni mortality (u psí mortality jsou zvlášť obě složky) na konci běhu.

Hodnota pokryvnosti v psím teritoriu je 0,6 – homogenní prostředí.

K_p je aktuálně dostupná kořist v psím teritoriu.

K_h je aktuálně dostupná kořist v hyením teritoriu.

Počet hodnot, ze kterých je spočten průměr u velikostí psích hyeních populací resp. smeček je 20, u mortality průměr spočten jen z nenulových hodnot (pouze přeživší běhy pro daný druh - počet 1-20)

Počet psích teritorií je 10, na počátku obydlena 3.

Počet hyeních teritorií je $10 \cdot nht$, na počátku obydlena 1/3.

Hodnoty označené červenými kosočtverci značí psí populaci/smečku, psí mortality díky kleptoparazitismu.

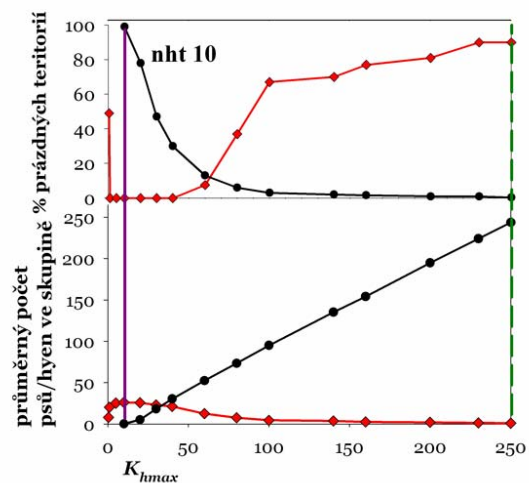
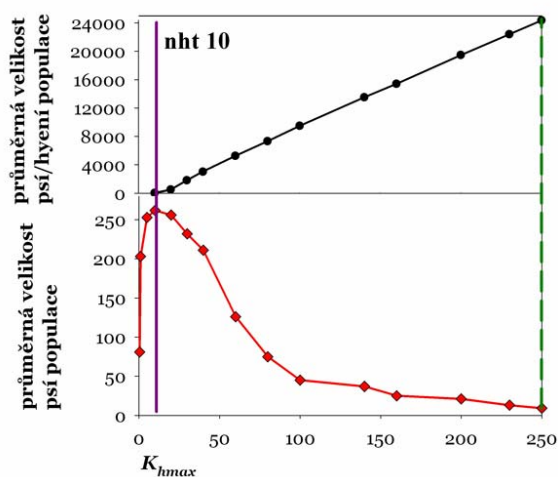
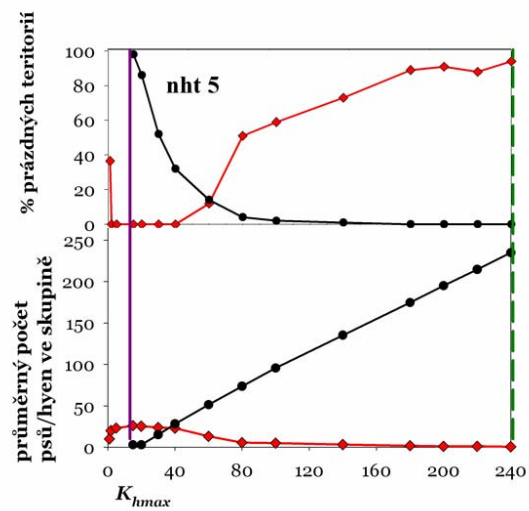
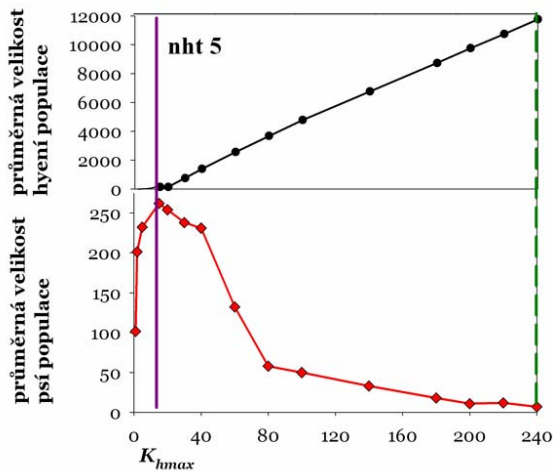
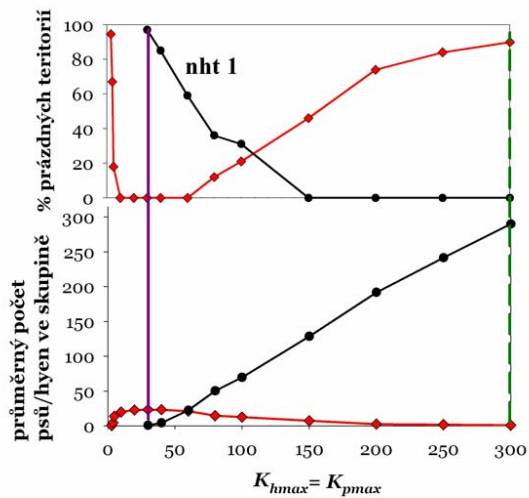
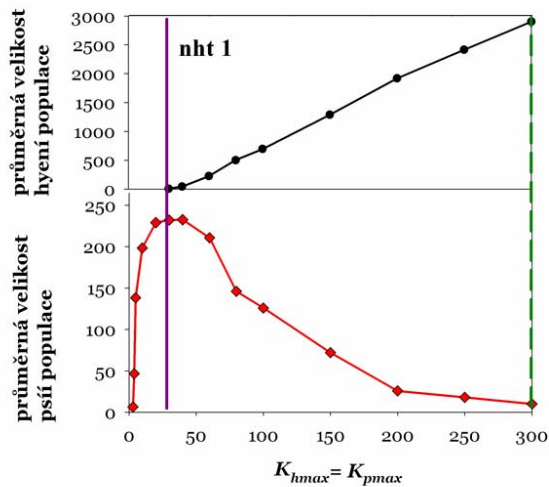
Hodnoty označené černými kolečky značí hyení populaci/smečku, hyení hustotní mortality.

Hodnoty označené zelenými kosočtverci značí psí hustotní mortality.

Maximální hodnota mortality kleptoparazitismem je 0,4.

Fialová čára označuje hranici invaze hyeny do prostředí, zelená čárkovaná čára značí nasycení prostoru pro hyeny, tj. 100% teritorií je na konci běhu obsazených.

Příloha IV



Příloha IV

Obr. 7 – Heterogenní prostředí: Průměrné celkové velikosti psí a hyení populace a průměrné celkové velikosti psí a hyení smečky v psím resp. hyením teritoriu v závislosti na změnách maximálně dostupné kořisti na gradientu pokryvnosti a počtu vnořených hyeních teritorií (*nht*) v psím teritoriu; základní hladina kleptoparazitismu hyen. V obrázcích vyneseno taktéž průměrné procento prázdných psích/hyeních teritorií.

Heterogenní prostředí, gradient pokryvnosti: hodnota pokryvnosti v hyeních teritoriích je 0,1 - 0,9.

K_{hmax} je maximální hodnota kořisti na gradientu přes hyení teritorium.

Počet hodnot, ze kterých je spočten průměr u velikostí psích/ hyeních populací resp. smeček je 20.

Počet psích teritorií je 10, na počátku obydlena 3.

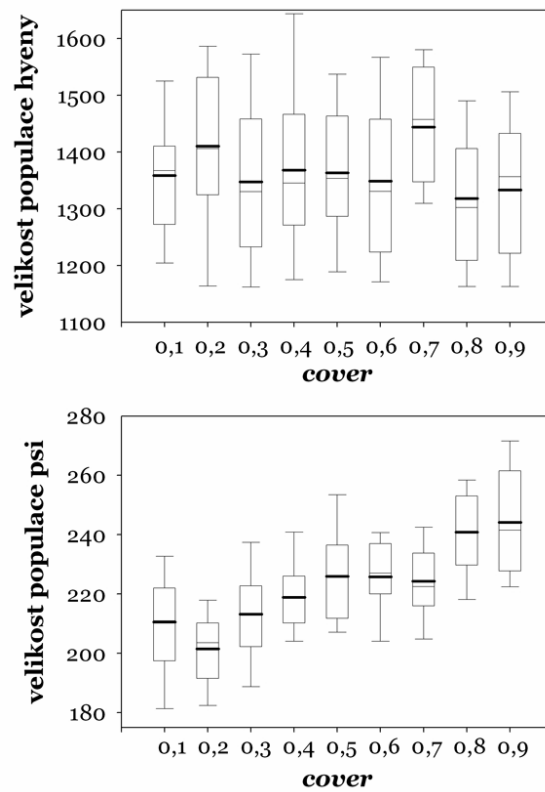
Počet hyeních teritorií je $10 \cdot nht$, na počátku obydlena 1/3.

Hodnoty označené červenými kosočtverci značí psí populaci/smečku.

Hodnoty označené černými kolečky značí hyení populaci/smečku.

Maximální hodnota mortality kleptoparazitismem je 0,2.

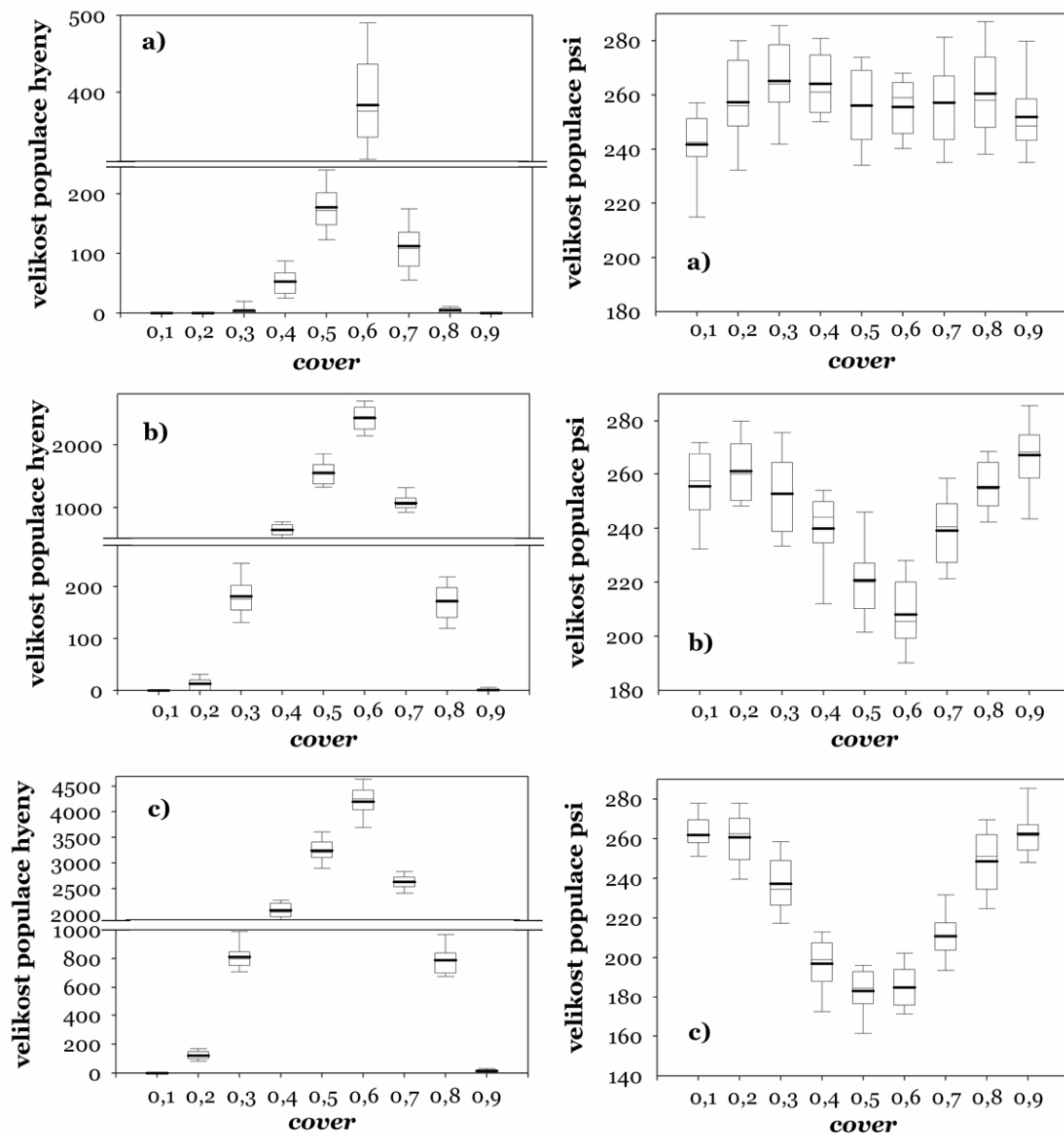
Fialová čára označuje hranici invaze hyeny do prostředí, zelená čárkovaná čára značí nasycení prostoru pro hyeny, tj. 100% teritorií je na konci běhu obsazených.

Příloha IV

Obr. 8 – Velikosti populace psa a hyeny v závislosti na pokryvnosti, aktuálně dostupná kořist v hyením teritoriu konstantní.

Hodnota aktuálně dostupné kořisti v hyením teritoriu je 20, homogenní prostředí. V grafu jsou znázorněny 90% a 10% kvantil, horní a dolní kvartil, tenká čára označuje medián, tučná průměr. Znázorněny hodnoty z 20 simulací.

Příloha IV



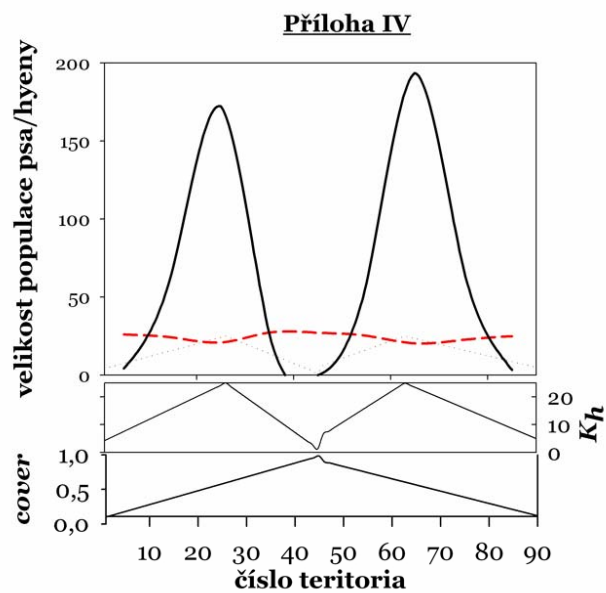
Obr. 9abc – Velikosti populace psa a hyeny v závislosti na pokryvnosti, maximálně dostupná kořist v hyením teritoriu konstantní. Homogenní prostředí.

Hodnota maximálně dostupné kořisti v hyením teritoriu je a) 15

b) 25

c) 35.

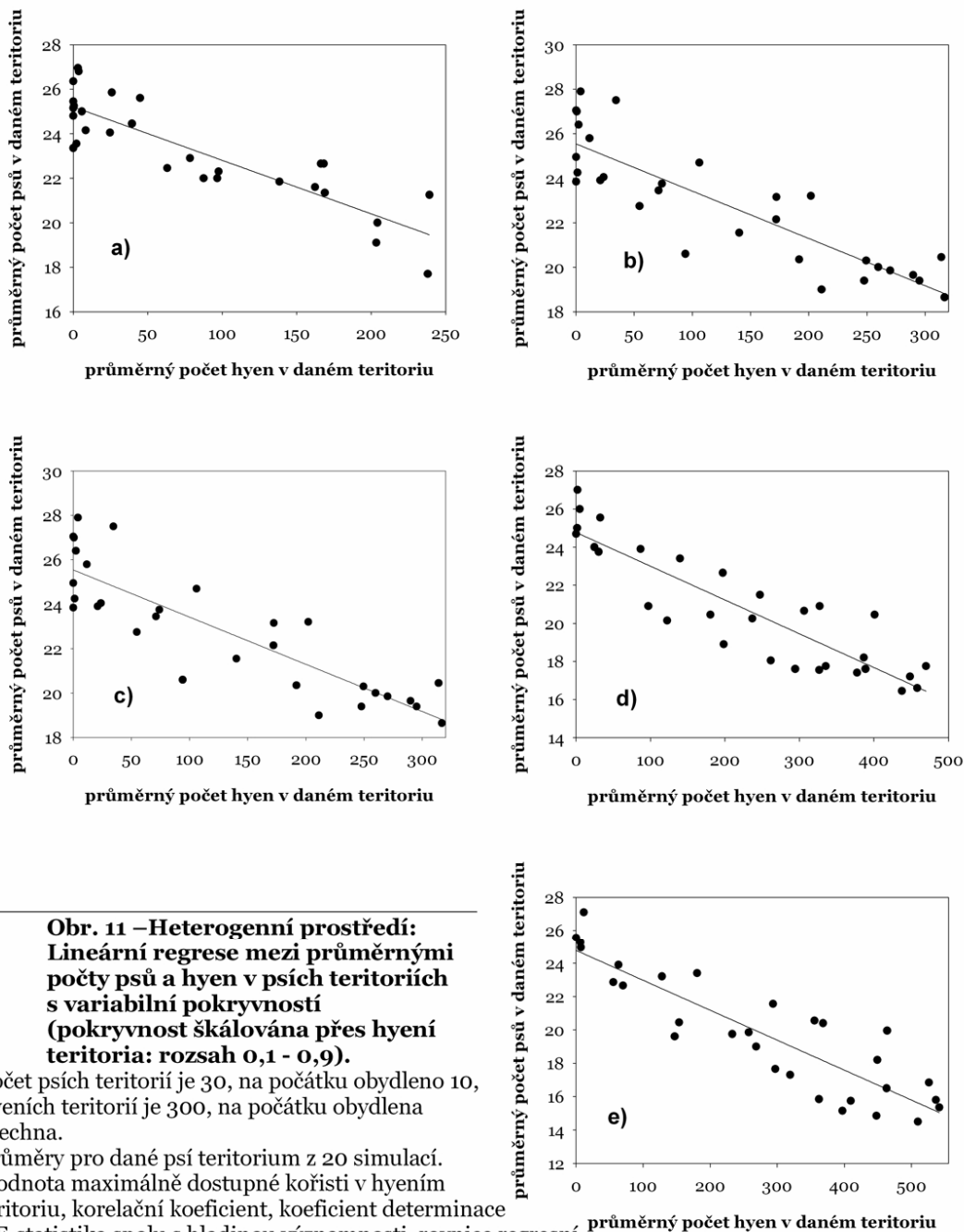
V grafu jsou znázorněny 90% a 10% kvantil, horní a dolní kvartil, tenká čára označuje medián, tučná průměr. Počet hodnot, které jsou znázorněny, je 20.



Obr. 10 – Heterogenní prostředí: Rozložení velikostí psích a hyeních skupin v teritoriích s variabilní pokrývností (0,1 - 0,9).

Pokrývnost značena *cover*, množství aktuálně dostupné kořisti K_h . Počet hyeních teritorií je 9, na počátku obydlena 3, hyeních 90 na počátku obydleno 30. červená barva značí psy, černá hyeny. Tečkovaně je promítnuta do grafu s početnostmi predátorů hodnota kořisti K_{hmax} .

Příloha IV



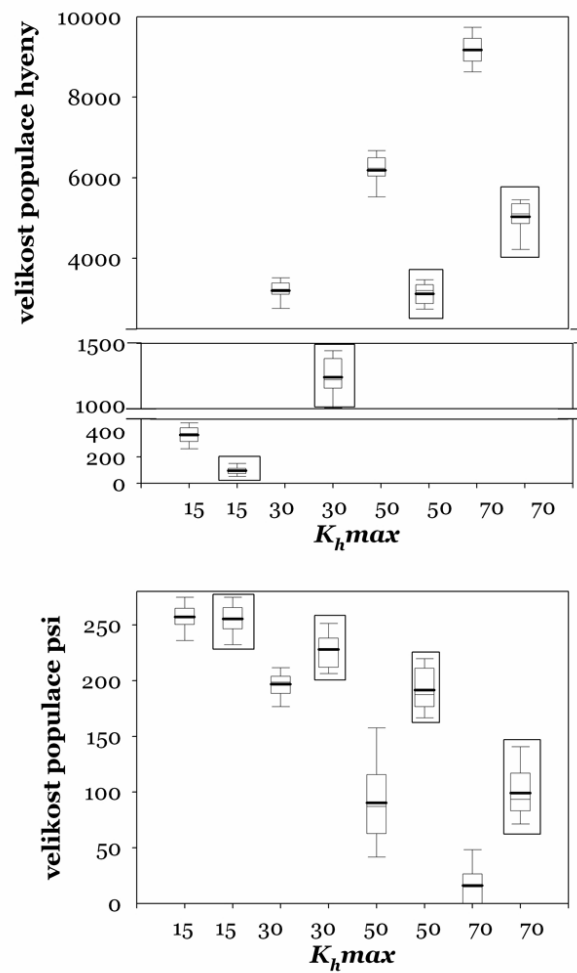
Obr. 11 – Heterogenní prostředí:
Lineární regrese mezi průměrnými počty psů a hyen v psích teritoriích s variabilní pokryvností (pokryvnost škálována přes hyení teritoria: rozsah 0,1 - 0,9).

Počet psích teritorií je 30, na počátku obydleno 10, hyeních teritorií je 300, na počátku obydlena všechna.

Průměry pro dané psí teritorium z 20 simulací. Hodnota maximálně dostupné kořisti v hyením teritoriu, korelační koeficient, koeficient determinace a F-statistika spolu s hladinou významnosti, rovnice regresní přímky jsou pro případ

- a) $K_{hmax} = 20$; $r = -0,87$; $R^2 = 0,76$; $F = 90,91$; $p < 0,001$; $P = -0,02H + 25,21$
 b) $K_{hmax} = 25$; $r = -0,87$; $R^2 = 0,76$; $F = 87,73$; $p < 0,001$; $P = -0,02H + 25,55$
 c) $K_{hmax} = 30$; $r = -0,91$; $R^2 = 0,83$; $F = 136,83$; $p < 0,001$; $P = -0,02H + 25,32$
 d) $K_{hmax} = 35$; $r = -0,89$; $R^2 = 0,80$; $F = 109,95$; $p < 0,001$; $P = -0,018H + 24,78$
 e) $K_{hmax} = 40$; $r = -0,89$; $R^2 = 0,79$; $F = 104,12$; $p < 0,001$; $P = -0,018H + 24,79$

V regresní rovnici P značí počet psů v teritoriu, H značí počet hyen v teritoriu.

Příloha IV

Obr. 12 – Porovnání velikostí celkové populace psa a hyeny v heterogenním a homogenním prostředí při různých množstvích maximální dostupné kořisti

Pokryvnost 0,6 buď konstantní ve všech teritoriích, nebo proměnlivá s maximem 0,6 – grafy v rámečku. Počet hyeních teritorií je 10, na počátku obydlena 3, hyeních 100, na počátku obydlena 33.

V grafu jsou znázorněny 90% a 10% kvantil, horní a dolní kvartil, tenká čára označuje medián, tučná průměr. Počet hodnot, které jsou znázorněny, je 20.

Pozor na zlom osy y u populace hyen.