

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Karolína Hrušková

Modelování populační dynamiky rostlin a možnosti propojení populačních dat s daty o prostředí
Modeling population dynamics of plants and possibilities of connecting population data with data on
environmental conditions

Bakalářská práce

Školitel: Doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, PhD.

Praha, 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 10. 5. 2019

Podpis

Karolína Hrušková

Poděkování

Touto cestou bych velmi ráda poděkovala své školitelce Doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, PhD., za odborné vedení, cenné rady a trpělivost při konzultacích a opravách této bakalářské práce. Také bych chtěla poděkovat celé své rodině a svému příteli Ivanovi Slyvkovi za podporu a motivaci. Dále děkuji celé pracovní skupině Botanického ústavu Akademie věd ČR v Průhonicích a to zejména RNDr. Haně Pánkové, Ph.D. a Mgr. Ivetě Husákové Ph.D. za jejich rady a nepostradatelnou pomoc při práci v terénu. Děkuji také svým kamarádům a známým, kteří mi pomáhali práci kontrolovat a editovat.

Abstrakt

Dynamika rostlinných populací je ovlivňována klimatickými faktory a faktory prostředí. Pro pochopení chování rostlinných populací a zjištění jejich vývoje je klíčové identifikovat tyto faktory a popsat jejich vliv na populační dynamiku rostlin. V populační biologii jsou využívány modely, které dokáží odhadnout vývoj populace na základě dat o chování jedinců v populaci. V současné době je snaha o zahrnutí faktorů prostředí a klimatu těchto modelů, což činí odhady vývoje populací přesnější a reálnější a současně umožní předpovídat vliv měnících se podmínek na dynamiku populací. Tvorba reálných modelů je důležitá při definování vhodného managementu na lokalitách s výskytem ohrožených druhů, kdy je třeba cílit management na kritické přechody mezi stádii životního cyklu. Odpověď na otázku, který životní přechod mezi stádii je nejzranitelnější, dávají výše zmíněné modely.

Tato bakalářská práce je literární rešerší, která uvádí stručný přehled aktuálně využívaných populačních modelů a snaží se uvést jejich stručnou charakteristiku. Dále uvádí příklady faktorů, které ovlivňují populační dynamiku rostlin a popisuje možnosti propojení dat o prostředí a populační dynamice druhů. V závěru práce je stručně charakterizován výzkum druhu kuřička hadcová (*Minuartia smejkalii*). Vliv faktorů prostředí a klimatu na kuřičku a modelování populační dynamiky druhu je tématem budoucí diplomové práce.

Klíčová slova: Populační dynamika, modely populační dynamiky, parametrizace modelů, klima, environmentální faktory, kuřička hadcová, stochasticita

Abstract

Dynamics of plant populations is influenced by climate and habitat conditions. To understand performance of plant populations and to find out their possible future development, it is important to identify these drivers and to describe their impact. Based on data of performance of individuals in a population, models are used to predict the population development. Nowadays there are efforts to include environmental drivers and climate changes into population models, which make estimations of population development more exact and realistic. It is important to define a suitable management on locations with endangered species and to target the management on critical transitions between life stages which impact the population development the most. These models indicate the most vulnerable transition stages of a life cycle.

This bachelor thesis is a literature review which provides a brief summary of the current population models and it is trying to give their brief characteristics. It also provides examples of drivers which influence the dynamics of plant populations and describes possibilities of connecting environmental data and species population dynamics. The final part of the thesis briefly explains the research which is being done on the species *Minuartia smejkalii*. The influence of climate and environmental factors on *Minuartia smejkalii* and population dynamics modelling is the topic of the future diploma thesis.

Key words: Population dynamic, population dynamic models, parametrization of models, climate, environmental drivers, *Minuartia smejkalii*, stochasticity

Obsah

1	Úvod	1
2	Populační biologie	2
2.1	Modely populační biologie	2
2.1.1	Maticové projekční modely	3
2.1.1.1	Periodické maticové modely.....	4
2.1.1.2	Megamatrices.....	5
2.1.2	Integral projection model	7
2.2	Sběr dat pro parametrizaci populačních modelů	7
2.3	Výstupní parametry užívaných modelů	9
2.4	Faktory ovlivňující výstupy populačních modelů	12
2.4.1	Demografická stochasticita	12
2.4.2	Environmentální stochasticita.....	12
2.4.3	Hustotní závislost.....	14
3	Možnosti zahrnutí faktorů prostředí do populačních modelů	15
4	Faktory ovlivňující populační dynamiku rostlin	17
4.1	Příklady konkrétních faktorů ovlivňujících populační dynamiku rostlin.....	17
4.2	Klimatické faktory ovlivňující dynamiku populace	18
4.3	Environmentální faktory ovlivňující dynamiku populace.....	19
5	Diplomová práce	21
6	Závěr	23
7	Seznam použité literatury	25
8	Přílohy	25

Seznam použitých zkratek

Zkratka:	Význam (anglicky):	Význam (česky), uváděno pouze pokud existuje zavedený český termín:
EVL		Evropsky významná lokalita
GPS	Global Positioning System	Globální polohový systém
IBM	Individual based model	
IBMs	Individual based models	
IPM	Integral projection model	
IPMs	Integral projection models	
LTRE	Life table response experiment analysis	
MPM	Matrix projection model	Maticový projekční model
MPMs	Matrix projection models	Maticové projekční modely
PMM	Parametric matrix method	
PVAs	Population viability analyses	Analýzy životaschopnosti populace
RTM	Random transition matrix	
SLTRE	Stochastic life table response experiment analysis	

1 Úvod

Rostliny jsou sesilní organismy, které jsou závislé na stanovištních podmínkách a jsou velmi úzce svázány s okolním prostředím, ve kterém žijí. Můžeme tedy říci, že prostředí je dominantním faktorem určujícím chování rostlin (Teller et al., 2016; Treurnicht et al., 2016). Právě ono chování neboli reakce na působící faktory prostředí nám může prozradit, v jakém stavu se daná rostlina, případně celá populace rostlin, nachází. S přihlédnutím ke všem okolnostem jsme poté schopni popsat budoucí vývoj populace, a dále můžeme navrhnout managementové zásahy na stanovišti tak, aby se populaci dařilo lépe (Bucharova et al., 2012). Případně dokážeme predikovat rizika klimatických změn (Crone et al., 2011). K podrobnému přehledu a zjištění vývoje populace na daném stanovišti využíváme populačních modelů.

Faktory, které hrají v této dynamice nejdůležitější roli si můžeme rozdělit na stabilní a proměnlivé. Podmínky stabilní se dají charakterizovat jako ty, které jsou na stanovištích v čase stálé, téměř neměnné. Příkladem může být nadmořská výška (Quintana-Ascencio et al., 2018). Druhou zmíněnou kategorií jsou podmínky proměnlivé, které prochází značnými změnami v průběhu let. Jako příklad lze uvést změny klimatu nebo vliv ohně. Faktory mohou být pro rostliny limitujícími a mohou omezovat jejich životaschopnost, ale také vytváří i opačný vliv, a to například tím, že zvyšují jejich konkurenceschopnost či pomáhají rozšiřovat jejich areály. Jako příklad lze uvést již výše zmíněný vliv ohně. Oheň může podmiňovat šíření a klíčivost některých druhů rostlin, ale při příliš častém nebo naopak nedostatečném opakování tohoto disturbančního faktoru může způsobit až úplný zánik populace (Quintana-Ascencio et al., 2018).

K posouzení stavu populace se v populační biologii využívá demografie, která zachytí osud jednotlivých jedinců v populaci. Propojením dat o jednotlivých jedincích získáme obraz o chování celých populací. Prostřednictvím studia demografie lze charakterizovat vývoj jedinců a vliv environmentálních faktorů na různých škálách, které společným působením vytváří populační variabilitu a určují druhové složení společenstva. Environmentální faktory mohou působit jako selekční faktory a mohou tak zvýhodnit jedince určitých vlastností. Prostřednictvím toho mohou následně ovlivnit i budoucí genetické složení populací. Zachycení těchto eko-evolučních procesů pomocí demografie je klíčové pro odhalení dynamické systémové odezvy populace, která nastává v reakci jedinců na environmentální faktory (Griffith et al., 2016).

Tato práce pojednává o integraci dat o populační dynamice a prostředí za využití různých populačních modelů, které dokáží odhadnout následný vývoj populací. Data získaná těmito modely jsou důležitá zejména pro návrh vhodného managementu lokalit daných druhů či pro popis rizika budoucích klimatických změn. Dále by práce měla uvést stručný přehled příkladů různých typů stanovišť a faktorů, které na stanovištích působí a ovlivňují životní cykly rostlinných populací. Pro přehlednost jsem si dané faktory klasifikovala do několika skupin.

2 Populační biologie

Populační biologie je významnou částí ekologie, která sleduje dynamiku populací druhů a interakce populací s prostředím, ve kterém se nachází (Griffith et al., 2016). Pojem populace si můžeme definovat jako soubor jedinců jednoho druhu nacházejícího se ve stejném čase na stejném místě (Molles, 1999; Rockwood, 2006). K pochopení vývoje rostlinných populací je třeba znát nejenom životní cyklus námi sledovaného druhu, ale také podmínky, které na lokalitách panují a které ovlivňují chování jednotlivců. Populační ekologie se právě těmto faktorům snaží porozumět a snaží se z nich vyvodit možné důsledky pro jednotlivé vývojové fáze rostlin, jako je například růst či reprodukce. (Griffith et al., 2016).

2.1 Modely populační biologie

Pro jednodušší pochopení a modelování životních cyklů rostlin jsou pro potřeby populační biologie vytvářeny modely, které zachycují demografii jedinců a následně i vývoj celých populací. Populační modely jsou nepostradatelné zejména pro zjištění vhodných managementů, které se dají na lokalitách aplikovat a jsou hlavními nástroji využívanými pro zhodnocení populační dynamiky (Griffith et al., 2016).

Nejjednodušším modelem využívaným k popisu dynamiky populací jsou rovnice charakterizující stav populace. S využitím základních demografických údajů, kterými jsou natalita, mortalita, emigrace a imigrace jedinců, je možné vytvoření následující obecné rovnice. Měření demografických dat se provádí jednou či několikrát v průběhu vymezeného časového úseku. Získaná data jsou následně využívána k modelování velikosti populace za určitou časovou jednotku. Lze uvést obecně platnou rovnici:

$$N_{t+1} = N_t + (B - D) + (I - E)$$

Rovnice obsahuje: složku N_t , která značí velikost populace v čase t ($v t = 0$), dále B značí přírůstek v populaci (natalitu). Písmenem D je označen počet jedinců, kteří nepřežili (mortalitu) dané časové období (interval od t do $t + 1$), písmeno I zastupuje počet jedinců, kteří do populace imigrovali a E zahrnuje počet jedinců, kteří emigrovali z populace v průběhu již zmíněné časové jednotky v období t až $t + 1$. Nakonec N_{t+1} značí velikost populace v čase $t + 1$ (Rockwood, 2006).

Zmíněná rovnice je vhodná zejména pro populace, které jsou charakteristické svým nestrukturovaným životním cyklem. Takové populace jsou typické pro krátkověké druhy, kdy jsou všichni jedinci schopni se ve sledovaném čase reprodukovat do další generace (z času t do $t + 1$). V případě populací, které obsahují složitější strukturovaný životní cyklus, není využití zde uvedené rovnice vhodné a jsou využívány složitější modely.

Klasické modely, které pracují s populacemi se strukturovaným životním cyklem, jsou založeny na skutečnosti, že jedinci různého věku mají různé charakteristiky, zejména plodnost (fertilitu), přežívání a jiné. Tyto charakteristiky jsou dále využívány k vytváření tabulek přežívání (life table) anebo

populačních projekčních matic, ze kterých lze následně získat charakteristiky populace (Rockwood, 2006).

Jak uvádí Rockwood, 2006, situace v případě rostlin je více komplikovaná. V životním cyklu rostlin nedochází ke spojení věku rostliny s příslušnou charakteristikou jako je na příklad reprodukce. Rostliny jsou typické svými životními stádii, která nekorelují s věkem. Modelování v tomto případě zjišťuje odpověď na otázku, s jakou pravděpodobností jedinec jednoho životního stádia přežije do fáze následující. Situace u rostlin může být ještě komplikovanější a to v případě klonálního vegetativního množení a vzniku klonálních ramet (Rockwood, 2006).

2.1.1 Maticové projekční modely

Maticové projekční modely (matrix projection models, MPMs) jsou nejjednodušší metodou k tomu, abychom shrnuli pravděpodobnosti přechodů v životním cyklu. Dají se využít pro zjištění mnoha klíčových populačních vlastností, jako je například rychlost růstu populace (λ) a další výstupy uvedené podrobněji v kapitole 2.3 (Salguero-Gomez and de Kroon, 2010)

Základní maticový typ využívaný pro projekční modely je Leslieho matice. Tyto matice jsou tvořeny čtvercovými maticemi, které obsahují řádky a sloupce obsahující prvky o hodnotách 0. Výjimkou je první řádek, ve kterém je uváděna natalita pro jedince daného stáří a první subdiagonála matice těsně pod hlavní diagonálou, která obsahuje pravděpodobnosti, že jedinec určitého stáří přežije z intervalu t do $t + 1$ (Leslie, 1945).

Matice založené na věku jsou vhodné pro živočichy, u nichž věk úzce koreluje s životním stádiem, a tedy i mírou reprodukce a pravděpodobností přežití. Pro rostliny tyto modely však nejsou vhodné, jak je uvedeno výše, chování rostlin není dané věkem, ale stádiem jejich životního cyklu. Jako příklad lze uvést, vliv zástínu na velikost rostlin. Dospělý jedinec smrku o daném stáří rostoucí v zástínu bude mít menší velikost než smrk o stejném stáří rostoucí za vhodných světelných podmínek. Pro zahrnutí této skutečnosti do modelů je využívána modifikovaná Leslieho matice, a to takzvaná Lefkovičova matice, která lépe charakterizuje rostlinný životní cyklus. Jako jednotlivá stádia jsou rozlišována například malý semenáček, jednoletá vegetativní růžice, kvetoucí rostlina a jiné (Bucharova et al., 2012; Pascarella and Horvitz, 1998).

Každá populace je charakterizována svými vital rates (pravděpodobnostmi přechodů mezi různými životními stádii jedinců dané populace), které jsou vodítkem pro určení její dynamiky. Populační maticové modely se dají charakterizovat jako důležitý most, který propojuje jedince a populaci. Jejich prostřednictvím jsme schopni modelovat životní cykly druhů (Caswell, 2001).

Maticové projekční modely jsou klíčové modely, které jsou využívány pro studium dynamiky populací rostlin i živočichů (Crone et al., 2011; Crone et al., 2013). Modely dokáží projektovat populační změny v průběhu času, ale kvůli své jednoduchosti bývají někdy jejich výsledky zpochybňovány a uváděny jako nedostatečně realistické pro tvorbu budoucích smysluplných předpovědí, které by měly odhadnout vývoj populace (Crone et al., 2013). Jak uvádí Crone et al., 2013, problémy, které způsobí

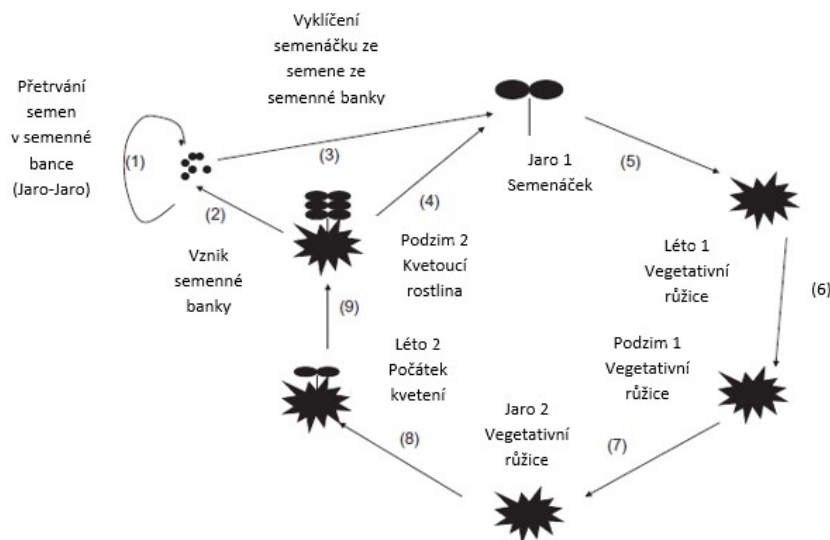
nedostatečné přiblížení se realitě mohou být trojího typu. Za prvé může dojít ke změně vital rates v období mezi sběrem dat a tvorbou předpovědi, za druhé může důvěryhodnost snížit hustotní závislost (Brook and Bradshaw, 2006) (pokud ji nebereme v úvahu a vytváříme hustotně nezávislý model) a za třetí může výsledek ovlivnit i nedostatečná velikost vzorku či příliš dlouhá doba hromadění dat před vyhodnocením.

Ovšem v některých případech jako je zjišťování populačního růstu nebo ověřování účinnosti prováděného managementu jsou tyto modely ověřeným pomocníkem, který odvádí dobrou práci (Crone et al., 2013). V neposlední řadě se tyto modely osvědčily i při hodnocení možnosti vymření druhu (extinction risk) nebo také pro modelování změn klimatu, které velmi intenzivně ovlivňuje stav rostlinných populací a je neodfiltrovatelným hybatelem změn rostlinných společenstev (Crone et al., 2011; Treurnicht et al., 2016; Teller et al., 2016).

2.1.1.1 Periodické maticové modely

Periodické maticové modely jsou speciální verzí maticových modelů. Obecně lze říci, že tyto modely dokáží detailněji vyhodnotit části životního cyklu a odhalit tak možnou příčinu či místo, kde dochází ke změně vývoje populace. Na rozdíl od klasických maticových modelů, které pracují s jedním přechodem v průběhu roku, jsou periodické maticové modely využívány pro sledování dynamiky krátkověkých populací s výraznou sezónní variabilitou, pro které vytváří realističtější modely. Této vlastnosti je využíváno zejména u rostlin s jednoletým životním cyklem či u krátko žijících zvířat (Caswell, 2001).

Studie využívající tento typ modelování vytvoří pro každou sezónu jednu matici. Matice jsou na sobě nezávislé a po jejich kombinaci zjistíme jednotlivé pravděpodobnosti přechodů v průběhu celého roku (Caswell, 2001). Příkladem studie využívající tento přístup je studie Bucharova et al., 2012, kde byla studována dynamika mezi třemi sezónami v jednom roce (podzim-jaro, jaro-léto a léto-podzim), a došlo tak k získání tří matic. Ve studii byl sledován životní cyklus *Gentianella praecox* subsp. *bohemica* a její dvouletý životní cyklus, který je detailněji přiblížen na Obrázku 1. Systém využívané sady matic je popsán v Tabulce 1 níže.



Obrázek 1 Obrázek popisuje schéma životního cyklu *Gentianella praecox* subsp. *bohemica*, jednotlivé přechody mezi vývojovými stádii jsou označeny šipkou a zahrnuty do přechodové matice. Jedna matice přechodu jaro-léto je tvořena přechody pod čísly (5) a (8), další matice léto-podzim zahrnuje přechody (6) a (9), poslední matice podzim-jaro obsahuje přechody pod číslem (7) a (4) včetně semenné banky a přežívání semen v ní pod čísly (1), (2) a (3) (převzato a upraveno (Bucharova et al., 2012)).

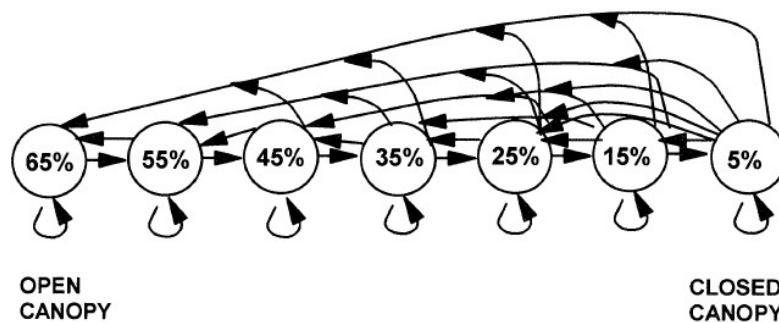
Autumn t			Spring t			Summer t		
Seed	One year old plant	Two year old plant	Seed	One year old plant	Two year old plant	Seed	One year old plant	Two year old plant
Spring $t + 1$			Summer $t + 1$			Autumn $t + 1$		
Seed	(1) Survival in the seed bank	(2) Seeds to seed bank	1			1		
One year old plant	(3) Seedling establishment from the seed bank	(4) Seedling establishment from the autumn seed production		(5) Growth			(6) Growth	
Two year old plant	(7) Survival over winter				(8) Growth			(9) Growth

Tabulka 1 Tabulka přibližuje strukturu matic v průběhu jednoho roku vývoje rostlin *Gentianella praecox* subsp. *bohemica*. V tabulce jsou zřetelné tři přechody a to podzim-jaro (zde je obsaženo i zimní období s dormancí semen v semenné bance), jaro-léto a léto-podzim. Populace obsahovala jedince třech stáří a to semena, jednoleté rostliny (zahrnující semenáčky a vegetativní růžice zobrazené v Obrázku 1) a rostliny dvouletého stáří (zahrnující vegetativní růžice a kvetoucí jedince zobrazené v Obrázku 1). U jedinců byl měřen růst případně produkce semen a uložení semen do semenné banky (převzato z (Bucharova et al., 2012)).

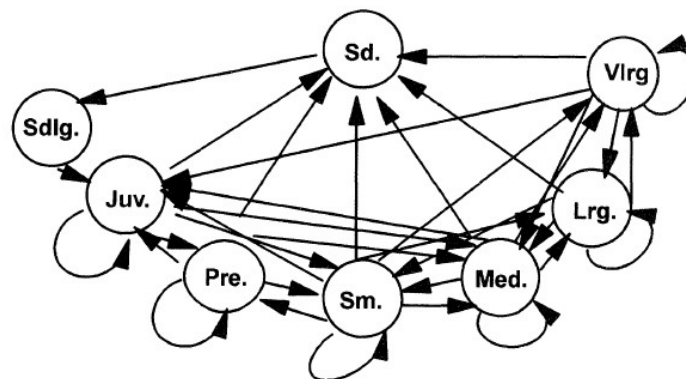
2.1.1.2 Megamatrices

Další variantou maticových modelů jsou tzv. megamatrices (patch dynamics models). Megamatrix je rozsáhlá matice jejíž rozsah je dán počtem životních stádií populace a počtem stanovišť s odlišnou dynamikou, na kterých se jedinci dané populace vyskytují. Koncept megamatrix je aplikovatelný na krajinu, jež je charakteristická velkými rozdíly mezi dílčími stanovišti (patches), například mírou zástínu. Příkladem studie využívající tento přístup je studie Pascarella and Horvitz, 1998. Ti s využitím 7 přechodových matic (charakterizujících vývoj lesů v závislosti na četnosti

hurikánů) a 8 stádií vytvořili 56×56 megamatrix. Vstupní data jsou charakterizována níže uvedenými Obrázky 2 a 3.



Obrázek 2 Obrázek ukazuje schéma přechodů mezi jednotlivými typy stanovišť (zobrazené pomocí šipek), které se na sledovaném území nacházely a tvořily vstupních 7 matic pro prostředí. Každý kruh zastupuje jedno stanoviště a udává procento dostupného světla na stanovišti. Open canopy značilo stanoviště s nejnižší mírou zástiny v podrostu, naopak closed canopy značila velmi intenzivní stromový zápoj a nedostatek světla v podrostu (převzato z (Pascarella and Horvitz, 1998)).



Obrázek 3 Obrázek ukazuje schéma, jehož prvky tvořily druhou složku megamatrix a to 8 stádií životního cyklu sledované rostlin *Ardisia escallonioides*. Šipky reprezentují jednotlivé přechody životních stádií a v kruzích jsou uvedeny zkratky životních stádií, které označují a to: Sd. značí semeno, Sdlg. označuje jednoletý semenáček, Juv. je označení pro juvenilní stádium, Pre. zastupuje prereproduktivní stádium, Sm. značí malou reproduktivní rostlinu, Med. střední, Lrg. velkou a Vlrg je označení pro velmi velkou reproduktivní rostlinu. Každé stanoviště zobrazené v Obrázku 2 je reprezentováno tímto životním cyklem (převzato z (Pascarella and Horvitz, 1998)).

Výstupem z této megamatrix, která zahrnovala všechna životní stádia jedinců a typy stanovišť zobrazených na obrázcích výše, byla populační růstová rychlost, míra reprodukce, elasticita (jak pro jednotlivá stanoviště, tak i pro životní stádia) a stabilní rozložení frekvence jednotlivých typů stanovišť (stable patch distribution) (Pascarella and Horvitz, 1998). Tyto výstupy jsou dále charakterizovány v kapitole 2.3.

Každý vstup v megamatrix obsahuje pravděpodobnost s jakou rostlina (v čase t a určité životní fázi) nacházející se v daných stanovištních podmínkách přejde do následující životní fáze v jiných stanovištních podmínkách v čase $t + 1$ (Pascarella and Horvitz, 1998).

(Pascarella and Horvitz, 1998) uvádí, že pro modelování přechodů mezi stanovištními typy a dále pro zjištění, které životní fáze jsou pro populaci kritické v systému s velkým počtem kontrastních typů stanovišť, je výhodnější použít megamatrix analyses než klasické přechodové matice.

2.1.2 Integral projection model

Nevýhodou maticových projekčních modelů je fakt, že populace je rozdělena podle jednotlivých životních stádií na diskrétní jednotky (Easterling et al., 2000). Některé druhy mají svá životní stadia členěna do striktně daných období, příkladem může být hmyz a jeho fáze instaru, ovšem ostatní organismy se vyznačují spíše kontinuálními stavy vývoje, které se dají odlišit pouze demografickými údaji, jako je například velikost či výška (Merow et al., 2014). Chybné rozdělení těchto jednotek v MPM může do značné míry ovlivnit hodnoty senzitivity a reprodukce (Easterling et al., 2000).

Jednou z možností eliminace tohoto problému je užití Individual based models (IBMs). IBM je metoda, která se zaměřuje na popis a charakterizování vlastností mezi jedinci v populaci. Model IBM byl dlouhou dobu využíván například pro modelování genetických polymorfismů lidské populace, ale v současné době je od něho upouštěno zejména kvůli složité parametrizaci modelu (DeAngelis and Mooij, 2005). Aktuálně nejvyužívanějším přístupem k eliminaci tohoto problému je využití integral projection model (IPM) (Easterling et al., 2000).

MPMs i IPMs jsou založené na pozorování jedinců a jejich změn mezi časovými obdobími. Pro účely modelu jsou však v případě MPMs jedinci klasifikováni do stádií a jsou spočteny pravděpodobnosti přechodů mezi jednotlivými stadii. U IPMs jsou přechody v životním cyklu modelovány za využití parametrizované regrese jako funkce s hladkým průběhem. Odhad populační růstové rychlosti bývá při využití obou modelů na stejný datový set obdobný, ovšem rozdíly nastávají v případě zobrazení funkcí, jako je míra reprodukce či stabilní velikostní rozložení populace. Oproti MPMs nejsou tyto výstupy získávány pro jednotlivá stadia či přechody ale jsou representovány jako spojité funkce velikostních parametrů (Easterling et al., 2000). U obou typů modelů hrají důležitou roli vital rates jako je možnost přežívání, růst jedince a jeho reprodukce. Merow et al., 2014 uvádí, že pokud dojde k analýze stejných datových souborů pomocí obou metod, pro IPM k vytvoření vital rates regresí je potřeba mnohem méně parametrů než pro tvorbu MPMs.

2.2 Sběr dat pro parametrizaci populačních modelů

K vytváření populačních modelů a k analýze životaschopnosti populace je nutné získat či naměřit demografické vstupní údaje jedinců, které nám později budou patřičný model vytvářet. Na kvalitě vstupních dat závisí výstupy a přesnost odhadů těchto modelů (Munzbergova and Ehrlen, 2005).

Parametry, které charakterizují vlastnosti jedince jsou velikost, stáří či stádium životního cyklu, hodnoty týkající se reprodukce (například počet kvetoucích a nekvetoucích lodyh) a jiné (de Kroon et al., 2000).

Sběr dat pro parametrizaci populačních modelů začíná nejdříve nalezením a zmapováním všech jedinců na sledované lokalitě, kteří tvoří populaci, jejich vývoj na základě vstupních demografických údajů zjišťujeme. Zjištěním přesné polohy jedinců (ať pomocí GPS souřadnic či vytyčením mapovacích čtverců či individuálním značení jedinců štítky), změřením jejich velikosti a případně odhadnutím nebo určením jejich stáří či stádia životního cyklu (zda se jedná o semenáček, vegetativní, kvetoucí rostlinu a jiné) lze dále sledovat jejich vývoj do následujícího životního stádia či roku, kdy jsou tyto údaje znovu změřeny. Takto rozlišení jedinci jsou dále využívány i pro sběr dat reprodukčních (mezi ně patří počet květů na lodyze, zda dojde ke tvorbě semen, případně zda jsou semena životaschopná a jiné) (Dostalek and Munzbergova, 2013; Gornish, 2013). Pro kvalitní parametrizaci modelů je důležité, aby jedinci různých stádií byli mezi značenými jedinci zastoupeni rovnoměrně (Munzbergova and Ehrlen, 2005).

Dalším vstupním parametrem využívaným v populačních modelech a životních cyklech rostlin je přežívání semen v semenné bance. Tento parametr se testuje pomocí semen nasbíraných na lokalitě a s využitím nylonových sáčků. Do každého sáčku jsou umístěna semena (například 50 kusů), sáčky jsou poté umístěny na lokalitu, kde jsou zakopány (cca do 15cm pod povrch) a ponechány jeden rok. Následujícího roku jsou některé sáčky vykopány a je testována klíčivost semen v nich obsažených. Ostatní sáčky na lokalitě zůstanou a budou vykopány následující rok a opět u semen v těchto sáčcích bude zjišťována jejich životaschopnost. Celkový počet použitých sáčků se odvíjí podle doby, po jakou je třeba ověřit životaschopnost semen v půdě (Dostalek and Munzbergova, 2013).

Klíčivost semen a uchycování semenáčků lze testovat pomocí výsevů na lokalitách do vytyčených ploch (například plocha 50 × 50 cm může být oseta 50 semeny). Takto oseté plochy jsou porovnávány s plochami, kde nedošlo k výsevu semen, ale k přirozenému rozšíření semen z původní populace rostlin na lokalitě. Další způsob pro zjištění klíčivosti je zjištění počtu nových semenáčků na lokalitě, vztaženého na počet dospělých jedinců schopných reprodukce na dané lokalitě (Heinken-Smidova and Munzbergova, 2012).

Pro získání ideálních a přesných modelových výstupů je důležité vložit do modelů velmi přesná, nejlépe dlouhodobá data, ze kterých je možné získat přesvědčivé výsledky. Metoda, která dokáže vyplnit chybějící údaje ve vstupních datových souborech a zjistit vital rates pomocí velikosti populace a počtu jedinců v jednotlivých stádiích a změny jejich počtů v čase, je metoda inverzního modelování. Inverzní modelování nachází uplatnění zejména v těch případech, kde není možné získat vstupní data na úrovni jedince a následně z nich modelovat vital rates. Zároveň metoda slouží ke zpětné kontrole IPM. Při rekonstrukci hodnot z IPM pomocí inverzních modelů by mělo dojít k dosažení původních vstupních parametrů pro model IPM. Získáním odlišných hodnot nelze považovat IPM za objektivní (Gonzalez et al., 2016).

Používání inverzních modelů není doporučováno v případě velmi krátkodobých pozorování, kde nevznikají přímé změny v populační dynamice anebo u kterých naopak dochází v krátkém časovém

intervalu k enormně velkým stochastickým změnám. V takových situacích jsou rekonstruované vital rates odchýlené od reálného stavu v populaci (Gonzalez et al., 2016).

2.3 Výstupní parametry užívaných modelů

Analýzou populačních modelů získáme řadu parametrů, které nám umožní popsat chování daných populací. Nejhojněji využívaným parametrem je růstová rychlost populace značená symbolem λ . λ je parametr, jehož hodnota vyjadřuje změnu počtu jedinců v populaci za určitý čas (de Kroon et al., 2000). Následně lze pomocí λ odhadnout jaký vývoj bude v populaci probíhat. Pokud je hodnota λ větší než jedna, populace se v takovém případě bude zvětšovat. V opačném případě, pokud je λ menší než jedna, bude pozorován pokles velikosti populace a v nejhorším případě její extinkce (Ezard et al., 2010). Populace, které jsou vystavovány konstantním podmínkám bez fluktuací, dosáhnou stability a jejich populační růstová rychlost je exponenciální až do doby, kdy populace dosáhne nosné kapacity prostředí (Caswell, 2007).

Růstová rychlost populace může být dále využívána k analýzám, jako je například life table response experiment analysis (LTRE). Ta slouží ke konfrontování výše zmíněných růstových rychlostí různých populací mezi sebou a k identifikaci přechodů zodpovědných za variabilitu růstové rychlosti. Existuje modifikovaná LTRE analýza, a to SLTRE neboli stochastic life table response experiment analysis, které je využíváno zejména v případě, kdy je populace ovlivněna katastrofou, která přerušuje do té doby plynulou náhodnost vývoje událostí na lokalitě. Pomocí této analýzy lze určit například dobu uplynulou od této katastrofy (Salguero-Gomez and de Kroon, 2010). Další možné využití je pro alternativní zjištění senzitivity populace (Fieberg and Ellner, 2001).

Další parametr získaný z populačních modelů je senzitivita, jejíž vzorec je:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

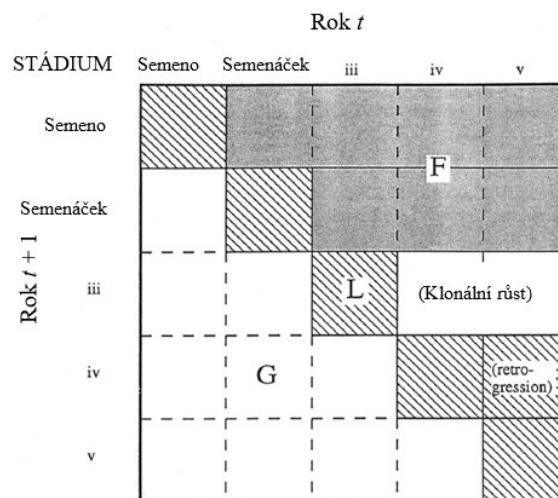
Jednotlivé prvky ve vzorci jsou: s_{ij} značí výslednou senzitivitu, dále $\partial \lambda$ vyjadřuje změnu růstové rychlosti při změně hodnoty prvku projekční matice a_{ij} (Caswell, 2001). Senzitivita je charakterizována jako absolutní změna rychlosti růstu populace v závislosti na absolutních změnách vstupních hodnot demografických parametrů, jako je například růst, přežívání či reprodukční schopnost. Alternativou k senzitivitě je tzv. elasticita, která zachycuje relativní růst populace (de Kroon et al., 2000). Její vzorec je definován jako:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

Jednotlivé elementy ve vzorci pro elasticitu představují: e_{ij} značí elasticitu, dále $\partial \lambda$ znamená změnu růstové rychlosti a ∂a_{ij} značí změnu prvků projekční matice. Oproti tomu λ značí absolutní hodnotu růstové rychlosti, stejně tak a_{ij} značí absolutní hodnotu prvku matice. Ze vzorce je patrné, že elasticita udává proporcionalní příspěvek prvků matice k proporcionalní změně populačního růstu. Lze ji proto také nazývat proporcí senzitivitou a její součet se rovná 1 (Caswell, 2001).

Pomocí analýzy senzitivity lze zjistit, jaké životní stádium je v průběhu vývoje populace nejzranitelnější a nejvíce ovlivní růst populace, a tudíž je velmi užitečné na toto vlivné stádium cílit managementový zájem (Fieberg and Ellner, 2001). Senzitivita je definována i pro nulové prvky matice, a proto je analýza senzitivity populace využívána pro zjištění odpovědi na otázku „co kdyby?“ v případě, že dojde ke změně nějakého z parametrů populace a ostatní parametry zůstanou stabilní. Hodnoty senzitivity vychází největší právě pro malá čísla, jelikož jejich proporcionalní změna je největší. V případě elasticity k tomuto problému nedochází (Pascarella and Horvitz, 1998; de Kroon et al., 2000). Elasticitou je možné odhalit klíčové prvky a_{ij} matice, které při stejné relativní změně nejvíce zasáhnou populační růstovou rychlost (Caswell, 2001; de Kroon et al., 2000). Cílení managementu je zaměřováno na tyto prvky určující zásadní životní stadia a přechody v matici, které dosahují největší elasticity, a tudíž i největšího vlivu na růstovou populační rychlost. Těto vlastnosti je využíváno zejména při ochraně vzácných druhů (de Kroon et al., 2000).

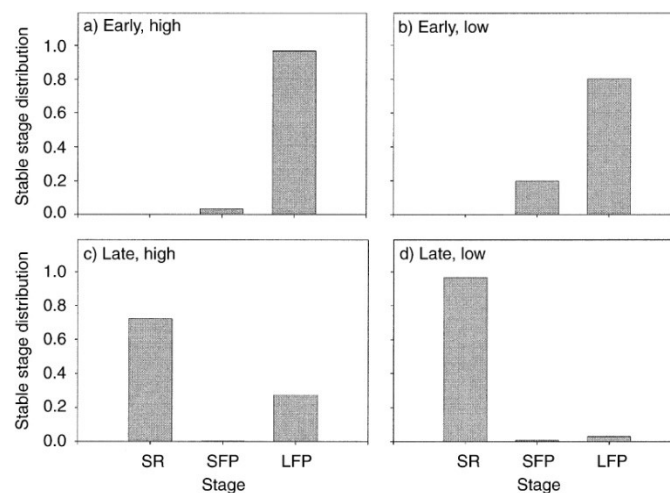
Ze studie provedené Silvertown et al., 1996 je zřejmé, že hodnoty elasticity propojují elementy matice tak, že pokud dojde k jejich sečtení, tvoří vhodné celky pro porovnávání efektů nejen v případě životních fází na úrovni populace, ale také umožňuje srovnání mezi populacemi napříč druhy (Silvertown et al., 1996). V této studii došlo k vytvoření tří celků (v Obrázku 4 značeny písmeny F, L, G) součtem elasticit (přežívání, růst a reprodukce), jejíž elasticita byla srovnávána a z ní odvozen vliv jednotlivých celků na rychlost populačního růstu (Silvertown et al., 1996).



Obrázek 4 Obrázek znázorňuje tři celky, do kterých byla populace každého ze srovnávaných druhů rozdělena, což umožnilo lepší porovnání mezi druhy. Hodnoty elasticity byly v každém z celků sečteny. Tmavě-šedý celek F značí reprodukci, šrafovaný celek L zahrnuje zmenšení jedinců či přetrvání se stejném stádiu a bílý celek G zahrnuje změny v růstu a klonálním růstu působící na populační růstovou rychlost. V obrázku na osách je uvedeno pět fází životního cyklu a to semeno, semenáček a tři stádia rostlin podle jejich velikosti (III-V) (převzato a upraveno (Silvertown et al., 1996)).

Užitečným výstupem populačních modelů může být i pravděpodobnost vymření populace (extinction probability). Tato hodnota je definována pro populace dané velikosti a daný časový interval (Caswell, 2001). Pokud při modelování vývoje populací není zahrnuta demografická stochasticita, populace (teoreticky) nikdy nevymře. Model bude vykazovat velmi malá desetinná čísla pro velikost populace. Tento problém lze vyřešit zvolením extinction threshold neboli tzv. prahové hodnoty extinkce, která nám určí stav, při kterém populace již není životaschopná, jedinci se nemohou dále rozmnožovat a populace vyhyne. Lze uvést jako příklad populaci s odděleným pohlavím, kde při úhynu všech jedinců jednoho z pohlaví dojde po určitém čase k extinkci populace z důvodu neschopnosti reprodukce (Peckham et al., 2018).

Pokud je populace stabilní a nedochází k velkým výkyvům v průběhu jejího vývoje, může se v populaci ustálit tzv. stabilní věkové/stadiální složení (stable age/stage distribution), což je stav, kdy se v populaci nachází konstantní proporce mezi jedinci daného věku či příslušného stádia a populační růst je stabilní. K dosažení tohoto stavu populací je zapotřebí dlouholetý vývoj přes mnoho generací (Rockwood, 2006). Pomocí stabilního věkového/stadiálního složení lze zjistit, jaké je dlouhodobé chování populace. Porovnáním teoretického modelu a reálného stavu situace je možné zjistit, zda je populace dlouhodobě stabilní (pokud se teoretický model shoduje s přirozenou populací v přírodě), či prochází dramatickými změnami (pokud stav přirozené populace neodpovídá teoretickému modelu) (Smith et al., 2005). Příklad využití stabilního stadiálního složení zobrazuje Obrázek 5.



Obrázek 5 Obrázek zachycuje proporční složení vývojových stádií populace *Boltonia decurrens* ve čtyřech předpokládaných situacích. SR označuje jedince ve stádiu malé růžice, SFP značí malého kvetoucího jedince a LFP značí velkého kvetoucího jedince. Early/Late značí, zda záplavy na počátku vegetačního období přišly brzy anebo se zpožděním, High/Low značí množství srážek v průběhu vegetačního období. Graf pod písmenem a) zobrazuje zastoupení vývojových stádií v populaci, pokud záplavy na lokalitě přijdou velmi brzy a srážky ve vegetačním období jsou vysoké, populace na tyto faktory reaguje zvýšením počtu velkých kvetoucích jedinců. Graf b) je podobný grafu a) pouze došlo ke snížení množství srážek a poklesu počtu velkých kvetoucích jedinců. Graf c) zachycuje pozdní záplavy a intenzivní srážky a graf d) zachycuje vliv pozdních záplav a nedostatečných srážek (převzato (Smith et al., 2005)).

Parametrem podobným stabilnímu stádiovému rozložení je stable patch distribution, což je parametr, který lze získat jako výstup z megamatix. Stable patch distribution je výstup, kterým zjistíme podíl jednotlivých dílčích stanovišť, s například odlišným stupněm sukcese, v rámci sledované krajiny v případě dosažení rovnovážného stavu (Cipollini et al., 1994). Na takto rozdělených stanovištích lze dále určit jaké procento jedinců na daném stanovišti se bude nacházet v jednotlivých dílčích životních stádiích (Pascarella and Horvitz, 1998).

2.4 Faktory ovlivňující výstupy populačních modelů

Výstupy, které prostřednictvím modelů získáme, mohou být ovlivněny a případně jejich vypovídající hodnota znehodnocena různými faktory, jako je například výběr špatného modelového přístupu, nezahrnutí příslušných kovariát (lze zmínit vliv prostředí), zahrnutí či chybné nezahrnutí hustotní závislosti anebo odfiltrování vlivu stochasticity v modelu (de Kroon et al., 2000). V následujících podkapitolách si rozebereme, jaké faktory a jak na výstupy populačních modelů působí, případně jak tento vliv odfiltrovat, aby bylo dosaženo zisku reálných výstupních dat.

2.4.1 Demografická stochasticita

Demografická stochasticita je prvním z faktorů ovlivňující výstupy z modelů. Jedná se o jev, který je důsledkem toho, že každý jedinec má pravděpodobnost, s jakou nepřežije, nebo přežije (či se reprodukuje, přejde do další fáze životního cyklu nebo zůstane ve svém vývojovém stádiu). Takovou možnost má každý jedinec v populaci v jakémkoli životním stádiu (Lande, 1988). Význam demografické stochasticity je závislý na počtu jedinců v populacích, a proto bývá využívána zejména u malých populací (nejčastěji u populací do 100 jedinců je zahrnutí demografické stochasticity do modelu nezbytné). V případě malých populací je vliv náhody na přechodové pravděpodobnosti velmi značný a vytváří jejich velkou variabilitu. Důsledkem toho je obtížné predikovat chování malých populací pouze na základě využití průměrných pravděpodobností (Lande and Orzack, 1988).

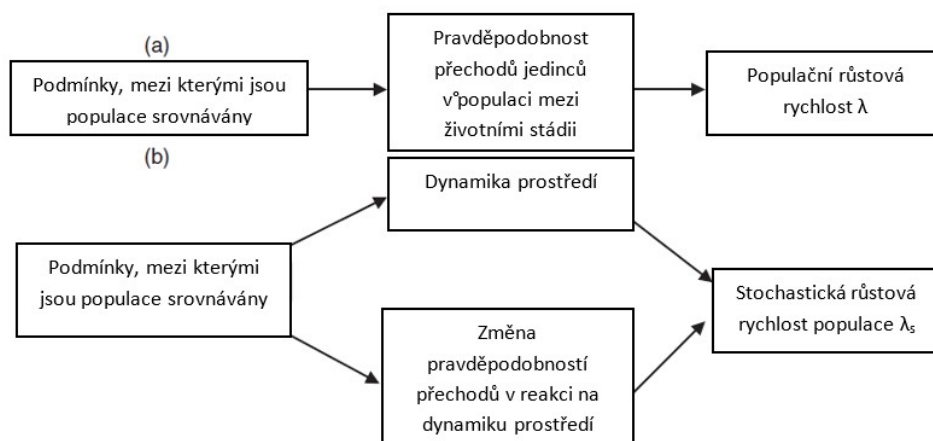
2.4.2 Environmentální stochasticita

Využití klasických demografických přístupů pro zjištění populačního růstu je velmi obtížné a vytváří zavádějící výsledky u populací, jejichž vital rates se mění v průběhu času a vlivem environmentálních podmínek (Tuljapurkar and Orzack, 1980). Zahrnutí environmentálních vlivů do modelů lze pomocí modelování environmentální stochasticity. Environmentální stochasticita je jev, který je důsledkem meziroční variability prostředí ovlivňující životní cyklus jedinců v populaci a je, na rozdíl od demografické stochasticity, na populační velikosti nezávislá (Lande, 1988). Každý rok je svými podmínkami jiný, tudíž dochází ke kombinování většího počtu matic, které do modelů zahrnují podmínky, které jsou v čase proměnné (Caswell, 2001). Často se jedná o katastrofické události jako jsou disturbance, přílišná sucha, bouře, požáry, eroze půdy (půdní sesuvy) nebo případně se do této kategorie

mohou zařadit nemoci či vliv kompetitorů. Environmentální stochasticita na rozdíl od demografické stochasticity ovlivňuje jak malé, tak i velmi početné populace. (Rockwood, 2006; Menges, 2000). Environmentální stochasticita bývá považována za důležitější než demografická stochasticita a je jí nadřazena a je jí přikládán také velmi intenzivní vliv na možnou extinkci populace (Lande and Orzack, 1988). Se zakomponováním environmentální stochasticity do modelu u velkých populací získáme mnohem přesnější data pro pravděpodobnost vymření populace než pouze s využitím stochasticity demografické. Naopak je tomu u populacích malých, kde je demografická stochasticita významnější než environmentální (Lande, 1988).

Modely zahrnující environmentální nebo demografickou stochasticitu (obecně nazývané stochastické modely) se staly základním vodítkem pro zjišťování populačních změn. Lze uvést na příkladu analýzy životaschopnosti populace (Population viability analyses – zkráceně PVAs). PVAs je analýza, která do jednoho modelu zakomponuje všechny faktory, které ovlivní životaschopnost populace. Je možné do modelu zahrnout jak genetickou diverzitu, tak i výše zmíněnou environmentální a demografickou stochasticitu a další. PVAs je proto velmi často využívána při volbě správných ochranných managementů zejména v biologii ochrany vzácných druhů rostlin (Menges, 2000).

Hlavním výstupem ze stochastických maticových modelů (zahrnujících buď demografickou nebo environmentální stochasticitu či oba typy stochasticity) bývá odhad senzitivity, elasticity a stochastická růstová rychlost. Stochastická růstová rychlost populace, která je značena nejčastěji symbolem μ (nebo případně λ_s (Rees and Ellner, 2009)), je parametr, který představuje, jaký vliv má na životaschopnost populace proměnlivost životního prostředí či podmínek na stanovišti, kde se populace nachází. Jedná se o růstovou rychlost, která reaguje na vliv faktorů prostředí (Caswell, 2010). Odlišnosti mezi klasickou populační růstovou rychlostí a stochastickou růstovou rychlostí populace jsou zachyceny na Obrázku 6.



Obrázek 6 Obrázek blíže přibližuje schéma, které ukazuje odlišnosti mezi populační růstovou rychlostí a stochastickou růstovou rychlostí populace. Pod písmenem (a) je znázorněn přístup pro získání populační růstové rychlosti a pod písmenem (b) je ve schématu zobrazen přístup pro získání stochastické růstové rychlosti. Patrným rozdílem je zahrnutí dynamiky prostředí a jejího vlivu na jednotlivé přechody v průběhu životního cyklu jedince (převzato a upraveno (Caswell, 2010)).

Pro získání výše zmíněných výstupních parametrů ze stochastických metod lze využít několik analytických metod, kterými jsou například RTM a PMM charakterizované dále. Random transition matrix (RTM) je stochastická metoda, která s využitím N přechodových matic modeluje populační vývoj pro jednotlivé roky. Náhodným výběrem jedné matice z N matic získáme trajektorii časového vývoje. RTM je využitelná zejména v případě katastrofických událostí, jako je požár nebo záplavy. Jako alternativu, která také projektuje populační dynamiku, ovšem za využití odlišnosti jednotlivých vital rates v čase, lze považovat PMM neboli parametric matrix metod. V tomto případě nedochází k výběru z několika matic, ale pouze z jedné, která obsahuje místo jednotlivých přechodových pravděpodobností funkce, které popisují rozdělení očekávaných hodnot vital rates. V každém přechodovém intervalu dojde k výběru jedné hodnoty z tohoto rozdělení (Fieberg and Ellner, 2001).

Stochastický vliv lze zabudovat i do modelů IPM. Tím dojde k vytvoření tzv. stochastických integral projection models, jež lze brát v úvahu jako alternativu ke stochastickým maticovým modelům s obdobnými výstupy (například stochastická růstová rychlost, elasticita, senzitivita a jiné) (Rees and Ellner, 2009).

2.4.3 Hustotní závislost

Populace mohou následovat dva typy růstu, a to hustotně nezávislý (density-independent growth) a hustotně závislý (density-dependent growth), které mají značný vliv na výběr ideálního populačního modelu pro zjištění reálných vlastností populace. Hustotně nezávislé populace jsou takové, které nejsou limitovány zdroji, kompeticí či predátory. Oproti tomu hustotně závislé populace jsou ovlivněny faktory jako je boj o zdroje, častý vliv disturbancí a přírodních katastrof (požáry, záplavy, sesuvy půdy aj.) (Rockwood, 2006). Klasické populační modely neuvažují hustotní závislost, což s sebou nese jisté problémy jako je exponenciální růst populací, který je reálný pouze v případě jednoletých rostlin na stanovištích s „ideálními“ životními podmínkami nebo v případě hmyzu. Je tedy nutné zahrnout hustotní závislost do modelů. Jedním ze způsobů její integrace do modelu je zahrnutí nosné kapacity prostředí do modelu (Dahlgren et al., 2016; Ehrlen et al., 2016). Dalším způsobem může být využití funkce přežívání. Využití obou zmíněných způsobů je závislé na kvalitě a množství získaných terénních dat (Ehrlen et al., 2016).

Hustotně závislé modely nejsou pro charakterizování rostlinných populací příliš časté, ale při jejich správném použití mohou odhalit i skryté skutečnosti jako je zjištění, které životní stádium přispívá největší měrou k populačnímu růstu a jaké postupy při managementu zasáhnou populační dynamiku či určité životní stádium (Halpern and Underwood, 2006). Jak uvádí studie Merow et al., 2014, výsledky modelů jsou ovlivněny a zkresleny, pokud je hustotní závislost špatně zvolena nebo nedojde k jejímu zahrnutí do modelu.

3 Možnosti zahrnutí faktorů prostředí do populačních modelů

Faktory prostředí tvoří další skupinu faktorů, které ovlivňují výstupy populačních modelů. Identifikováním klíčových environmentálních faktorů a způsobu, jak tyto faktory ovlivňují populační dynamiku rostlin a mění vital rates jednotlivých životních stádií, lze získat další parametr, který po zahrnutí do populačních modelů zpřesní a více přiblíží odhady těchto modelů reálným podmínkám panujícím na stanovištích a umožní srovnávání možných scénářů vývoje lokalit. Teoreticky lze modelovat různé vývojové scénáře se zahrnutím potenciačních klimatických faktorů a v reakci na ně možné managementy (Ehrlen et al., 2016).

Možný teoretický model, jak environmentální faktory ovlivňují demografii rostlin uvádí Dahlgren and Ehrlen, 2011 na příkladu vlivu sukcese jako environmentálního faktoru. Model je zobrazen na následujícím Obrázku 7. Zabudování faktorů do populačních modelů ukazuje Merow et al., 2014, kde se využívá integral projection models pro modelování vlivu množství srážek na lokalitě na jednotlivé vital rates.

Nejjednodušší způsob, jak zahrnout vliv faktorů do maticových modelů, uvádí Bucharova et al., 2012. Vytvořením různých matic (například pro rok suchý a mokrá či pro roky s různým typem managementu) a jejich následným výběrem lze předpovídat vliv kategoriálních faktorů prostředí. V práci Bucharova et al., 2012 bylo využito faktu, že modelování bylo prováděno na úrovni populace. Další metodou pro zahrnutí vlivu faktorů je měnění přechodů v megamatrix, která na rozdíl od přístupu využitého v práci Bucharova et al., 2012 lépe zaznamená úroveň vlivu jedince (Pascarella and Horvitz, 1998).

Nejvhodnějším přístupem k zahrnutí informací o stanovištních podmínkách do populačních modelů je využití integral projection modelů. Na rozdíl od přístupů založených na maticových přechodových modelech, lze s jejich pomocí snadno modelovat vliv spojitých faktorů prostředí měřených jak na úrovni populace, tak na úrovni jedince. Příkladem takovýchto studií je např. Quintana-Ascencio, 2018; Adler, 2012; Dahlgren, 2011. Vztah mezi vital rates a faktory prostředí nemusí být vždy lineární. Vznik nelineárních vztahů je zřejmý z příkladu, že rostliny rostou za ideálních teplotních podmínek, a pokud je teplota příliš nízká či naopak vysoká, rostliny omezí svůj růst, aby svou energii věnovaly do procesů nutných k přežití. Z tohoto faktu je patrné, že vztah mezi vital rates a teplotou je unimodální. Zanedbání skutečnosti, že integral projection models mohou být i nelineární, způsobí vznik odchylek od skutečného stavu populace a jejího vývoje a také může ovlivnit identifikaci důležitých faktorů prostředí, které nám při lineární projekci mohou zůstat skryté (Ehrlen et al., 2016). Integral projection models však umožňují s touto nelinearitou snadno pracovat.



Obrázek 7 Obrázek znázorňuje model vlivu environmentálních faktorů na demografii populace. Z modelu je zřejmé, že vliv environmentálních faktorů prostřednictvím změn pravděpodobností přechodů mezi jednotlivými životními stádii jedinců (jako je růst, přežívání aj.) ovlivní populační růstovou rychlost, která následně mění počet jedinců a jejich rozmístění na lokalitě. V tomto modelu je zahrnuta i role hustotní závislosti, která nám zpětně ovlivňuje abiotické interakce a abiotické faktory prostředí ((Clark, 2009), převzato a upraveno z (Dahlgren and Ehrlen, 2011)).

4 Faktory ovlivňující populační dynamiku rostlin

Faktory působící populační změny se mohou dělit do několika kategorií. První dělení, jak uvádí Adler et al., 2012, může být na základě vlivu faktoru na populaci. Faktor může působit přímo anebo nepřímo na jedince či celou populaci. Jako přímo působící faktor lze uvést vliv srážek či teploty, nepřímo působící faktor je takový, který změnou jednoho faktoru ovlivní faktor jiný, který následně ovlivní jedince či populaci (Ehrlen et al., 2016). Příklad nepřímého faktoru je kompetice (Adler et al., 2012; Ehrlen et al., 2016).

Jako další možnost dělení podle Ehrlen et al., 2016 a Teller et al., 2016 lze uvést rozdělení na faktory biotické a abiotické. Biotické faktory zahrnují vliv kompetitorů, herbivorů, mykorrhizy, ale také opylovačů. Abiotické faktory jsou poté zastoupeny změnami klimatu, disturbancemi přírodního charakteru i vzniklých vlivem člověka například zavedení managementů (Ehrlen et al., 2016).

V případě rostlinných populací lze sledovat interakce mezi faktory, jak uvádí Ehrlen et al., 2016. Příkladem vztahu faktor-faktor je množství srážek ovlivňující množství vody v půdě, ovšem vlastnosti půdy (zrnitost a její složení) ovlivní dostupnost vody pro rostliny. Vztah faktor-faktor není v případě modelování populační demografie využíván často. Důvodem je zatím obtížné testování (Ehrlen et al., 2016).

Další možnost dělení faktorů, je na faktory, které ovlivňují jedince a faktory které ovlivňují celou populaci. Tyto faktory mohou být v čase stabilní nebo proměnné. Poslední dělení je i s příklady blíže vysvětleno v následující Tabulce 2.

Faktory působící na:	Jedince	Populace
Faktory mohou být:	Stabilní (Př.: hloubka substrátu)	Stabilní (Př.: nadmořská výška, opakující se management)
	Proměnlivé (Př.: vliv herbivora)	Proměnlivé (Př.: množství srážek, teplota vzduchu)

Tabulka 2 Dělení faktorů podle vlivu na jedince či populace a následně podle jejich vlastností. Zda se jedná o faktory v průběhu roku proměnné či stálé

4.1 Příklady konkrétních faktorů ovlivňujících populační dynamiku rostlin

Na základě výběru několika vědeckých článků je níže přiložen seznam faktorů, které ovlivňují populační dynamiku rostlin. Pro bližší rozbor všech zpracovaných článků je přiložena Tabulka 3 s detailnějšími informacemi. Tabulka 3 je součástí kapitoly přílohy. Pro přehlednost příkladů jsou faktory děleny podle svého typu, a to na klimatické a lokální stanovištní podmínky.

4.2 Klimatické faktory ovlivňující dynamiku populace

Prvním faktorem, kterým se práce zabývaly nejčastěji je vliv vysoké teploty (Treurnicht et al., 2016; Dalgleish et al., 2011), s tím související nedostatek srážek (Teller et al., 2016; Dalgleish et al., 2011; Griffith and Loik, 2010; Bucharova et al., 2012) a sucho či vznik aridního prostředí (Torang et al., 2010; Dalgleish et al., 2011; Gornish, 2013; Bucharova et al., 2012). Studium tohoto faktoru je klíčové pro zjištění možných změn v krajině následkem globálního oteplování a možné aridizace krajiny. Pro rostliny ohrožené a často adaptované na lokální podmínky by tento faktor způsobil možné existenční problémy a zřejmě by vedl až k extinkci populací. U rostlin invazivních by vznikající problém nebyl tak limitním faktorem, díky své schopnosti adaptace na široké pásmo podmínek (Griffith and Loik, 2010).

Se suchem či nedostatkem srážek úzce souvisí výskyt požárů (Torang et al., 2010; Ehrlen et al., 2016; Gornish, 2013) a jejich časté opakování (Treurnicht et al., 2016). Oheň v krajině může mít za následek pozitivní i negativní efekt. Pro většinu rostlin znamená výskyt ohně jistou smrt. Ovšem rostliny na tento typ disturbance adaptované ho pro svůj životní cyklus přímo vyžadují. Oheň umožňuje klíčení některých druhů rostlin (tzv. pyrofytů) a také hořením organického materiálu vzniká popel bohatý na živiny. Občasný vliv ohně je žádoucím efektem, ovšem v případě velmi častého výskytu dojde k decimaci rostlinných populací na stanovišti (Quintana-Ascencio et al., 2018).

Opačným problémem postihující rostlinný vývoj jsou záplavy (Torang et al., 2010; Smith et al., 2005), četný výskyt bouří (Treurnicht et al., 2016) a hurikánů (Ehrlen et al., 2016). Všechny tyto katastrofy jsou doprovázeny silnými srážkami, které také tvoří faktor ovlivňující vývoj populací (Treurnicht et al., 2016; Ehrlen et al., 2016; Smith et al., 2005; Griffith and Loik, 2010). Srážky nemusí být pouze ve stavu kapalném, ale může se jednat i o srážky sněhové. Ty tvoří další samostatný faktor, a to výška sněhové pokrývky (Ehrlen et al., 2016; Dalgleish et al., 2011; Griffith and Loik, 2010). Právě výška sněhové pokrývky zabraňuje vlivu dalšího faktoru a tím je nízká teplota (Treurnicht et al., 2016; Griffith and Loik, 2010), která způsobuje časté zamrzání půdy a vymrzání rostlinných pupenů a nechráněných meristémů (Torang et al., 2010; Dalgleish et al., 2011).

Doba, po jakou je zem pokryta sněhem a po jakou nahromaděné množství sněhu taje, je dalším faktorem, který ovlivňuje životní cyklus rostlin, a to zejména klíčení a růst semenáčků (Griffith and Loik, 2010). Pokud je sněhová pokrývky na lokalitách delší dobu, může zkrátit délku vegetační sezóny a tím celý životní cyklus rostlin. Délka vegetační sezóny je tedy dalším faktorem zmiňovaným (Ehrlen et al., 2016).

Posledním faktorem uváděným Ehrlen et al., 2016 a Dahlgren and Ehrlen, 2011 je množství světla (slunečního ozáření) dopadajícího na lokalitu s výskytem populace. Měření je prováděno s využitím fotoaparátu, kterým je měřeno množství světla ve snímku (Heinken-Smidova and Munzbergova, 2012).

Zisk klimatických dat je prováděn pomocí meteorologických monitorovacích stanic, jako například ve studii Dalgleish et al., 2011, kde prostřednictvím meteorologických stanic byly měřeny

údaje typu: množství srážek v průběhu roku, sezóny, měsíce, průměrná teplota v roce, sezóně a měsíci a také údaje o velikosti sněhové pokrývky pro jednotlivé měsíce. Data z klimatických stanic a monitorovacích meteorologických čidel byla využita i v práci Griffith and Loik, 2010 pro zjištění množství srážek, teploty vzduchu, potencionální evaporace, průměrné rychlosti větru či množství slunečního záření.

4.3 Environmentální faktory ovlivňující dynamiku populace

Prvním z environmentálních faktorů, který byl nejčastěji v odborných člancích uváděn, je chemické složení půdy (Treurnicht et al., 2016; Ehrlen et al., 2016; Dahlgren and Ehrlen, 2011; Griffith and Loik, 2010), obsah vody v půdě (Ehrlen et al., 2016; Dahlgren and Ehrlen, 2011; Dalgleish et al., 2011; Gornish, 2013; Griffith and Loik, 2010) a její další vlastnosti, tvořící samostatné faktory ovlivňující vývoj rostlinných populací, jako je: pH (pomocí pH metru) (Gornish, 2013; Griffith and Loik, 2010), dále její hloubka a půdní sklon (Dahlgren and Ehrlen, 2011). Dále je možné měřit vlhkost (obsah vody) a organického materiálu (Gornish, 2013; Griffith and Loik, 2010). Chemické složení půdy je důležité zejména pro porovnávání populací, které žijí na různých stanovištích od sebe vzdálených. Zjišťuje se obsah dusíku v půdě (Heinken-Smidova and Munzbergova, 2012), draslíku (Dahlgren and Ehrlen, 2011; Griffith and Loik, 2010), fosforu a různých iontů (Griffith and Loik, 2010).

Také často zmiňovaným faktorem byla rostlinná kompetice o zdroje, a to jak vnitrodruhová, tak i mezidruhová (Treurnicht et al., 2016; Ehrlen et al., 2016; Teller et al., 2016; Dostal, 2007; Gornish, 2013). Současně s tímto faktorem souviselo zahrnutí závislosti na populační hustotě (Treurnicht et al., 2016; Dahlgren and Ehrlen, 2011; Gornish, 2013).

Dalším faktorem, který může ovlivňovat populační dynamiku rostlin a je spojen s prostředím je vliv herbivorů (Ehrlen et al., 2016). Jak uvádí Maron and Crone, 2006 vliv herbivorů je nejvíc znatelný na růstu, reprodukci a přežívání rostlin. Mezi herbivory se řadí obratlovci (jako příklad lze uvést velké spásáče a drobné hlodavce) a bezobratlí. Největší vliv na růstovou rychlost populací mají bezobratlí herbivoři a současně ti herbivoři, kteří cílí na semena. Jistým typem obrany proti herbivorii jsou různé anatomické změny na povrchu těl rostlin (příkladem mohou být trny) anebo dlouhá dormance a životaschopnost semen v semenné bance (Maron and Crone, 2006; Dostal, 2007; Dostalek and Munzbergova, 2013).

Faktorem, který lze zařadit do kategorie stabilní v čase je nadmořská výška (Treurnicht et al., 2016; Griffith and Loik, 2010). Oproti tomu, jak faktory proměnlivé v čase byly zmiňovány disturbance, a to zejména způsobené vlivem člověka, jako například fragmentace habitatu či aplikace příslušného typu managementu (Ehrlen et al., 2016) nebo regulace vodního toku (Smith et al., 2005).

Jen velmi málo zmiňovanými faktory byly mutualistické interakce, zejména vztah mezi opylovači a rostlinami (Ehrlen et al., 2016), dále role aktivity mravenců (Dostal, 2007). Z práce Dostal, 2007 je zřejmé, že mravenci prostřednictvím hromadění a přesouvání substrátu vytvářeli volné plošky pro růst

roślin. Posledním uváděným faktorem ovlivňující vývoj rostlinných populací byl vliv patogenů (Ehrlen et al., 2016)

5 Diplomová práce

V závěru práce bych ráda přiblížila zaměření mé budoucí diplomové práce. Tématem práce bude populační ekologie kuřičky hadcové *Minuartia smejkalii* (foto na Obrázku 8). Kuřička hadcová je český endemit rostoucí na hadcovém podloží. Je to drobná trsnatá rostlina z čeledi Caryophyllaceae rostoucí na dvou lokalitách v České Republice, a to na EVL Želivka a EVL Hadce u Hrnčír (Hejný and Slavík, 1990).



Obrázek 8 Fotografie Kuřičky hadcové, lokalita EVL Želivka. Foto Karolína Hrušková

V současné době probíhá terénní výzkum na lokalitách. Jedinci jsou značeny štítky, zakreslovány do map a jsou sbírána jejich demografická data jako je: určení stádia životního cyklu, velikost jedinců, počet lodyh kvetoucích a nekvetoucích a počet semen v tobolkách. Data tohoto typu jsou sbírána dlouhodobě, monitoring druhu na lokalitách je prováděn od roku 2006.

Pro posílení výskytu jedinců na lokalitách probíhal výsev do vyznačených čtverců, ovšem tento způsob posilování populace se neosvědčil. Po výsevu semen do čtverců nedocházelo ke klíčení a vzniku nových semenáčků. Jako další způsob zvolený pro posílení populace kuřičky hadcové na lokalitách byla zvolena výsadba jedinců předpěstovaných v zahradě Botanického ústavu akademie věd v Průhonicích. Jedinci po dosažení určité velikosti byli vysazováni do oplocených ploch na původních lokalitách a

tvořili nové mikropopulace. Populace byla tímto způsobem posílena o přibližně 1700 jedinců v průběhu let 2017 a 2018.

Cílem mé budoucí diplomové práce bude porovnání populační dynamiky kuřičky hadcové v populacích přirozeně rostoucích jedinců na lokalitách a jedinců nově vysazených do přírody.

S využitím populačních modelů bude snahou zjistit odpovědi na následující otázky:

Jak se liší dynamika přirozených a nově vysazených populací?

Jaká jsou klíčová stadia životního cyklu rostlin různých populací?

Jak se liší dlouhodobá dynamika těchto populací?

Závisí dynamika přirozených populací na klimatických podmínkách daného roku?

Jak se liší dynamika rostlin na různých mikrostanovištích?

Monitoring na lokalitách probíhá jednou ročně. Klimatická data jsou získávána z meteorologických čidel umístěvaných dle potřeby na lokality a dále z nejbližších klimatických stanic Českého hydrometeorologického ústavu, kterými jsou stanice Hulice a Košetice. Zjišťované údaje z meteorologických stanic jsou: srážky, rychlost větru, měsíční průměry teplot, absolutní maxima teplot pro daný měsíc, absolutní minima teplot pro daný měsíc a sluneční svit. Všechna takto získaná data budou tvořit vstupní údaje pro tvorbu populačních modelů jejíž výstupy budou shrnuty v budoucí diplomové práci.

6 Závěr

Životní cyklus rostlin je ovlivňován klimatickými a stanovištními podmínkami, které mění jejich vývoj a populační dynamiku. Příkladem klimatických faktorů je množství srážek a s tím spojené sucho, dále výskyt požárů, záplav, hurikánů či přítomnost a množství sněhové pokrývky. Jako příklad stanovištních faktorů, které ovlivňují vývoj populační dynamiky lze uvést vliv nadmořské výšky, chemického složení půdy, herbivorů, kompetice o zdroje případně vliv opylovačů. Studium těchto faktorů je klíčové zejména pro potřeby biologie ochrany vzácných druhů. Ta využívá k ochraně druhů managementy, které jsou navrhovány podle stavu sledované populace a jejího možného budoucího vývoje.

Ke zjištění, jakým směrem se bude populační vývoj ubírat slouží populační modely, které využívají demografických údajů jedinců k modelování populačního vývoje. Důležitým výstupem populačních modelů je zjištění, které životní stádium či přechod mezi životními stádii druhu je klíčový s největším dopadem na růstovou populační rychlost. Ke zjištění tohoto faktu je využíváno analýzy elasticity a senzitivity. Po propojení populačních modelů s údaji o vlivu faktorů prostředí na jednotlivé části životního cyklu jedinců je možné predikovat jejich vliv na vývoj populací.

V současnosti je využíváno několik typů modelů, z nichž nejvýznamnější jsou modely maticové a integral projection models. MPMs i IPMs jsou založené na pozorování jedinců a jejich změn v průběhu let. V případě MPMs jsou jedinci klasifikováni do stádií a pro přechody mezi těmito stádii jsou počítány pravděpodobnosti. V případě IPMs jsou přechody mezi stádii v životním cyklu modelovány za využití parametrizované regrese jako funkce s hladkým průběhem. Výhodou IPMs je, že pro jejich konstrukci není nutné vstupní data kategorizovat do oddělených stádií. Současně umožňují snadnější propojení s faktory prostředí a to zejména v případě, pokud jsou tyto faktory spojené. Oproti tomu výhodou maticových modelů je jednodušší konstrukce a snazší interpretace výsledků. Což je důvodem, proč maticové modely hrají významnou roli v biologii ochrany a dochází k jejich častému využívání.

Vliv na spolehlivost výstupů populačních modelů má i zahrnutí hustotní závislosti. Zahrnutí hustotní závislosti do modelů nebývá příliš časté v současné době a jejím zanedbáním mohou v modelech vznikat odchylky od skutečného stavu populace. Dalším parametrem ovlivňujícím výstupy modelů je zahrnutí environmentální a demografické stochasticity. Demografická stochasticita je jev zahrnující náhodnost vývoje jedince (například zda přežije či zemře) a její zahrnutí do modelů zejména u populací s malým počtem jedinců je klíčové a zásadním způsobem ovlivní výstupy modelů. Environmentální stochasticita je jev zahrnující náhodnost prostředí, meziroční variabilitu, ovlivňující životní cyklus jedinců v populaci. Její zahrnutí není závislé na počtu jedinců ve sledované populaci, ale její zahrnutí vytvoří přesnější odhad například pravděpodobnosti extinkce populace.

Je zřejmé, že zabudováním klimatických a stanovištních faktorů ovlivňujících populační vývoj do modelů lze získat mnohem přesnější výstupy. Současně je možné modelovat vývoj populací při různých scénářích změn stanovištních podmínek a využít tyto znalosti například k navržení

optimálního managementu na lokalitě za předpokladu budoucích klimatických změn. V současné době je využití takovýchto modelů pro plánování skutečných ochrannářských zásahů teprve v počátcích. Jejich rozšíření by mělo přispět ke zkvalitnění managementů lokalit vzácných druhů.

Propojení dat o klimatu, zástinu, hloubce substrátu s daty o populační dynamice druhu kuřičky hadcové by mělo být obsahem budoucí diplomové práce. Za pomoci populačních modelů plánují identifikovat klíčové faktory ovlivňující vývoj populace. Srovnáním modelů různých klimatických změn budu dále schopná navrhnout optimální management lokalit se zaměřením na nejcitlivější stádia vývoje kuřičky hadcové.

7 Seznam použité literatury

- Adler P.B., Dalgleish H.J., Ellner S.P. 2012.** Forecasting plant community impacts of climate variability and change: when do competitive interactions matter? *Journal of Ecology*, **100**: 478-487.
- Brook B.W., Bradshaw C.J.A. 2006.** Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology*, **87**: 1445-1451.
- Bucharova A., Brabec J., Munzbergova Z. 2012.** Effect of land use and climate change on the future fate of populations of an endemic species in central Europe. *Biological Conservation*, **145**: 39-47.
- Caswell H. 2001.** *Matrix population models*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Caswell H. 2007.** Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecology Letters*, **10**: 1-15.
- Caswell H. 2010.** Life table response experiment analysis of the stochastic growth rate. *Journal of Ecology*, **98**: 324-333.
- Cipollini ML, Wallacesenft DA, Whigham DF. 1994.** A model of patch dynamics, seed dispersal, and sex-ratio in the dioecious shrub lindera benzoin (*Lauraceae*). *Journal of Ecology*, **82**: 621-633.
- Clark J.S. 2009.** Beyond neutral science. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**: 8-15.
- Crone E.E., Ellis M.M., Morris W.F., Stanley A., Bell T., Bierzychudek P., Ehrlen J., Kaye T.N., Knight T.M., Lesica P., Oostermeijer G., Quintana-Ascencio P.F., Ticktin T., Valverde T., Williams J.L., Doak D.F., Ganesan R., McEachern K., Thorpe A.S., Menges E.S. 2013.** Ability of Matrix Models to Explain the Past and Predict the Future of Plant Populations. *Conservation Biology*, **27**: 968-978.
- Crone E.E., Menges E.S., Ellis M.M., Bell T., Bierzychudek P., Ehrlen J., Kaye T.N., Knight T.M., Lesica P., Morris W.F., Oostermeijer G., Quintana-Ascencio P.F., Stanley A., Ticktin T., Valverde T., Williams J.L. 2011.** How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, **14**: 1-8.
- Dahlgren J.P., Bengtsson K., Ehrlen J. 2016.** The demography of climate-driven and density-regulated population dynamics in a perennial plant. *Ecology*, **97**: 899-907.
- Dahlgren J.P., Ehrlen J. 2011.** Incorporating environmental change over succession in an integral projection model of population dynamics of a forest herb. *Oikos*, **120**: 1183-1190.
- Dalgleish H.J., Koons D.N., Hooten M.B., Moffet C.A., Adler P.B. 2011.** Climate influences the demography of three dominant sagebrush steppe plants. *Ecology*, **92**: 75-85.
- de Kroon H., van Groenendael J., Ehrlen J. 2000.** Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**: 607-618.

- DeAngelis D.L., Mooij W.M. 2005.** Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Palo Alto: Annual Reviews.
- Dostal P. 2007.** Population dynamics of annuals in perennial grassland controlled by ants and environmental stochasticity. *Journal of Vegetation Science*, **18**: 91-102.
- Dostalek T., Munzbergova Z. 2013.** Comparative Population Biology of Critically Endangered *Dracocephalum austriacum* (Lamiaceae) in Two Distant Regions. *Folia Geobotanica*, **48**: 75-93.
- Easterling M.R., Ellner S.P., Dixon P.M. 2000.** Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology*, **81**: 694-708.
- Ehrlen J., Morris W.F., von Euler T., Dahlgren J.P. 2016.** Advancing environmentally explicit structured population models of plants. *Journal of Ecology*, **104**: 292-305.
- Ezard T.H.G., Bullock J.M., Dalgleish H.J., Millon A., Pelletier F., Ozgul A., Koons D.N. 2010.** Matrix models for a changeable world: the importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology*, **47**: 515-523.
- Fieberg J., Ellner S.P. 2001.** Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters*, **4**: 244-266.
- Gonzalez E.J., Martorell C., Bolker B.M. 2016.** Inverse estimation of integral projection model parameters using time series of population-level data. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**: 147-156.
- Gornish E.S. 2013.** Effects of density and fire on the vital rates and population growth of a perennial goldenaster. *Aob Plants*, **5**: 11.
- Griffith A.B., Loik M.E. 2010.** Effects of climate and snow depth on *Bromus tectorum* population dynamics at high elevation. *Oecologia*, **164**: 821-832.
- Griffith A.B., Salguero-Gomez R., Merow C., McMahon S. 2016.** Demography beyond the population. *Journal of Ecology*, **104**: 271-280.
- Halpern S.L., Underwood N. 2006.** Approaches for testing herbivore effects on plant population dynamics. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 922-929.
- Heinken-Smidova A., Munzbergova Z.. 2012.** Population Dynamics of the Endangered, Long-Lived Perennial Species, *Ligularia sibirica*. *Folia Geobotanica*, **47**: 193-214.
- Hejný S., Slavík B.. 1990.** *Květena České republiky 2*. Praha: Academia.
- Lande R. 1988.** Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**: 1455-1460.
- Lande R., Orzack S.H. 1988.** Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **85**: 7418-7421.
- Leslie P.H. 1945.** On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**: 183-212.

- Maron J.L., Crone E. 2006.** Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**: 2575-2584.
- Menges E.S. 2000.** Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**: 51-56.
- Merow C., Dahlgren J.P., Metcalf C.J.E., Childs D.Z., Evans M.E.K., Jongejans E., Record S., Rees M., Salguero-Gomez R., McMahon S.M. 2014.** Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**: 99-110.
- Molles M.C. 1999.** *Ecology: concepts and applications*. United States of America: The McGraw-Hill Companies, Inc.
- Munzbergova Z., Ehrlen J.. 2005.** How best to collect demographic data for population viability analysis models. *Journal of Applied Ecology*, **42**: 1115-1120.
- Pascarella J.B., Horvitz C.C. 1998.** Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: Megamatrix elasticity analysis. *Ecology*, **79**: 547-563.
- Peckham S.D., Waymire E.C., De Leenheer P. 2018.** Critical thresholds for eventual extinction in randomly disturbed population growth models. *Journal of Mathematical Biology*, **77**: 495-525.
- Quintana-Ascencio P.F., Koontz S.M., Smith S.A., Sclater V.L., David A.S., Menges E.S. 2018.** Predicting landscape-level distribution and abundance: Integrating demography, fire, elevation and landscape habitat configuration. *Journal of Ecology*, **106**: 2395-2408.
- Rees M., Ellner S.P. 2009.** Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs*, **79**: 575-594.
- Rockwood L.L. 2006.** *Introduction to population ecology*. USA, UK, Australia: Blackwell Publishing.
- Salguero-Gomez R., de Kroon H. 2010.** Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology*, **98**: 250-254.
- Silvertown J., Franco M., Menges E. 1996.** Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, **10**: 591-597.
- Smith M., Caswell H., Mettler-Cherry P. 2005.** Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant. *Ecological Applications*, **15**: 1036-1052.
- Teller B.J., Adler P.B., Edwards C.B., Hooker G., Ellner S.P. 2016.** Linking demography with drivers: climate and competition. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**: 171-183.
- Torang P., Ehrlen J., Agren J. 2010.** Linking environmental and demographic data to predict future population viability of a perennial herb. *Oecologia*, **163**: 99-109.
- Treurnicht M., Pagel J., Esler K.J., Schutte-Vlok A., Nottebrock H., Kraaij T., Rebelo A.G., Schurr F.M. 2016.** Environmental drivers of demographic variation across the global geographical range of 26 plant species. *Journal of Ecology*, **104**: 331-342.

Tuljapurkar S.D, Orzack S.H. 1980. Population-dynamics in variable environments .1. Long-run growth-rates and extinction. *Theoretical Population Biology*, **18**: 314-342.

8 Přílohy

Tabulka 3 Příklady vědeckých článků zabývajících se faktory ovlivňujícími populační dynamiku druhů rostlin

Vztahy a interakce mezi stanovištními podmínkami, klimatem a populační dynamikou rostlin								
Článek	Rostlinný druh	Vyhodnocovací metoda	Ekosystém	Faktory fixní (stanovištní podmínky)	Faktory měnící se mezi roky (klima)	Citlivá životní stadia na faktor	Interakce faktorů	Aplikace modelů pro plánování zásahů
1	<i>Hypericum cumulicola</i>	Integral projection model (IPM)	Floridská (rozmarýnová) křoviska	Stanovištní nahloučenost, nadmořská výška	Doba od posledního požáru	Semenáčků málo, schopnost přežití narostla po nedávném požáru. Jednoletých rostlin a kvetoucích dospělců – pokles s dobou od požáru a s nižší nadmořskou výškou, ve vyšších nadmořských výškách oheň způsobil přírůstek jedinců	Nahloučené populace s možností ohně na stanovišti opakujícím se dříve než za 40 let mohou přežít více než 200 let (mají nejnižší pravděpodobnost vymření)	ANO
2	<i>Gentianella praecox subsp. bohemica</i>	Periodic matrix model	Polopřirozené vlhké pastviny a louky	Management: bez managementu, sečení nebo bránování	Extrémní suchý rok	Pro rostlinu je důležitá tvorba semenné banky (aby mohlo v případě velmi suchého roku dojít k obnovení populace), vytvoření kvetoucích jedinců pro tvorbu další generace (pokud to této životní fáze nedojdou je to znak blížící se extinkce)	Při extrémním suchu a zachování managementu dojde k obnovení populace další rok ze semenné banky. Problém by nastal u velmi častého opakování suchých let za sebou.	ANO

3	<i>Ardisia escalonioides</i>	Megamatrix analysis	Keřové patro v subtropickém lese, jižní Florida	Nedostatek světa v podrostu	Pády stromů, hurikánem vytvořené světliny mají pozitivní efekt na keřovou vegetaci. Sucha, oheň, mráz mají negativní vliv na vegetaci	Důležité je zachování oddenků a kořenů v zemi pro případnou regeneraci nadzemních částí v případě jejího zničení při extrémních mrazech, suchu či po pádu stromu na vegetaci.	Bez opakování hurikánů docházelo k uzavírání stromové koruny což způsobilo nedostatek světla podrostu. Mrazy působily zničení podrostu a jeho následnou obnovu z kořenů a oddenků (což způsobilo vyčerpání rostlin a dlouhou dobu růstu). Opakovaná dlouhotrvající sucha ovlivnila reprodukční schopnost a decimovala populace.	NE
4	<i>Carlina vulgaris</i>	Stochastic integral projection models	Západní, centrální and jižní Evropa, introdukována do Severní Ameriky a na Nový Zéland		Klima, stochasticita			NE
5	<i>Primula farinosa</i>	Population and habitat transition matrices	Louky na ostrově Öland, jižní Švédsko	Skály, nedostatek půdy a vody v létě. Nyní změnou klimatu se situace horší	Klima, vliv zejména suchého léta. Celkově změna klimatu, příležitostně se vyskytují i záplavy a zamrzání a rozmrzání půdy	Suchá léta zdecimovala všechny semenáčky a dospělé rostliny a pro přežití populace byla klíčová semena a jejich životaschopnost a dormance v semenné bance.	Suchá léta a nedostatek srážek zdecimovali populaci, přežila pouze semena. Při opakování disturbancí a nepříznivých vlivů dojde ke snížení populační růstové rychlosti. Záchranou populace je možná regenerace ze semenné banky.	NE
6	<i>Ligularia sibirica</i>	Transition matrix model, regression analyses, LTRE	Relikt mokřadů v ČR a na Slovensku	Habitaty: s vysokým anebo nízkým obsahem dusíku, lokality bez managementu	Herbivoři, půda, světlo, lokality s managementem (sečení), hladina spodní vody	Životaschopnost a klíčivost byla snížena nebo úplně znemožněna vlivem hřebivů, klíčový vliv mělo přežívání dospělých reprodukce schopných jedinců	Rostliny si ukládají živiny do kořenového systému a dokáží tak přežít nepříznivé výkyvy přírodních faktorů. Semena mají nízké přežívání v semenné bance (cca 2 roky)	Je zmíněno, ale nedochází k přesnému definování, proto NE

7	<i>Dracocephalum austriacum</i>	Transition matrix model	Kamenité stepy a slunné svahy v ČR a na Slovensku		Zarůstání stromy a keři, populace trpí suchem a vysokými letními teplotami (zejména v ČR)	Semena, semenáčky a růst mladých dospělých rostlin jsou klíčové fáze. Dlouhodobá životaschopnost semen v semenné bance může druh zachránit v případě změn klimatu a stanovištních podmínek od možné extinkce a může přispět i ke genetickému obohacení populace. Přežívání dospělých jedinců schopných reprodukce má nejvyšší dopad na změny populační růstové rychlosti.	Vývoj může být ovlivněn aktivitou opylovačů.	ANO (zmiňuje jisté možnosti a vliv genetických problémů)
8	<i>Boltonia decurrens</i>	Periodic matrix model, stochastic matrix model, LTRE	Záplavové zóny podél řek Illinois a Mississippi, vlhké a bahnitě okraje lužních lesů	Každoroční periodické záplavy způsobily adaptaci rostlin na tuto disturbanci	Zastavení vylévání řek z koryta kvůli regulaci toku hrázemi, vodními přehradami, úpravou břehů. Pokles srážek ve vegetačním období rostlin	Stavba přehrad zamezuje šíření semen, snižuje genetickou variabilitu. Dochází k fragmentaci lokalit a úbytku vhodných habitatů. Načasování kvetení a množství semen se řídí podle doby, kdy se vyskytnou záplavy a jak intenzivní budou deště v průběhu roku. Bez disturbancí populace během 3 až 5 let zanikne. Rostlina netvoří semennou banku s dlouho dormantními semeny.	Změna vodního režimu vede až ke změně životního cyklu rostliny. Z jednoletého životního cyklu na dvouletý až klonální.	ANO

9	<i>Actaea spicata</i>	Integral projection model (IPM), Stochastic integral projection model	Podrost v lese, les opadavý nebo smíšený či případný přechod na smrkový les, Švédsko	Druh obývá stinná, spíše suchá a na živiny bohatá stanoviště	Obsah draslíku v půdě, predace semen, množství světla v podrostu, změna opadavých lesů na smíšené případně až smrkové lesy	Semena byla často ničena predátory. Velikost rostlin se zmenšila při nedostatku draslíku v půdě.	Změnou struktury lesa z opadavého na smíšený či smrkový dochází k snížení obsahu draslíku v půdě (změna složení opadu), což působí úbytek druhu v podrostu. Vliv na pokles populace (menší, než vliv draslíku) má i predace semen.	Zmiňuje, že lze použít, ale ne jak, NE
10	<i>Pseudoroegneria spicata</i> , <i>Hesperostipa comata</i> , <i>Artemisia tripartita</i>	Integral projection model (IPM)	Stepní (pelyňková) vegetace, sucho tolerantní traviny a keře, Idaho, USA	Suší stepní stanoviště	Pokles srážek během roku, nárůst teploty v letním období, množství sněhové pokrývky a období po jakou dobu se sníh na půdě udržel, načasování srážek, vymrzání meristémů	Klíčový přechod pro rostliny byl růst a přežívání. Management typu spásání měl efekt na velikost genet sledovaných travin	Nedostatečné množství sněhu způsobilo nedostatek vláhy a vymrzání pupenů a nadzemních meristémů. Pokles srážek způsobil pokles stochastické růstové rychlosti u <i>H. comata</i> , nárůst teploty naopak zvýšil stochastickou růstovou rychlost u <i>A. tripartita</i> .	Zmínka, ale doporučují další výzkum, NE

11	<i>Androsace elongata</i> , <i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Myosotis ramosissima</i> , <i>Saxifraga tridactylites</i> , <i>Veronica arvensis</i>	Megamatrix analysis	Vyrvalé louky a pastviny Českého středohoří, ČR	Louky a pastviny s heterogením složením	Vznik otevřených plošek po distorbanci mravenčí aktivitou, druhy ovlivněné aktivitou mravenců, hromadění a přemísťování půdy mravenci	Aktivitou mravenců bylo nejvíce ovlivněno klíčení a semenná produkce rostlin.	Semenná banka vytrvalá po řadu let a umožňuje rostlinám přežít nepříznivé podmínky. Druhy nevyužívají ke svému šíření myrmekochorii. Hromadění půdy může semena zasypat a znemožnit jim klíčení. Ani jeden ze sledovaných druhů není dobrým kompetitorem (proto osidlují mravenci uvolněná místa).	NE
12	<i>Pityopsis aspera</i>	Matrix model, regression-design LTRE	Travné porosty v borových lesích, Severní Florida, Jižní Georgia, USA	Subtropické, humidní klima, vliv ohně je regulován, požáry jsou regulovány a záměrně prováděny v průměru 1 ročně či jednou za 2 roky	Vliv ohně, populační hustoty a tím vyvolanou kompeticí, sucho	Hustota populace a tím vzniklá kompetice o zdroje ovlivňovala všechna životní stádia rostliny. Hustota měla velký vliv zejména na starší jedince v populaci a abiotické faktory potom na mladší jedince, zejména semenáčky.	Vliv sucha může nahradit vliv hustoty. Požár ovlivnil pozitivně kvetení rostlin v roce po požáru. Uvolnění živin a prostoru pro růst. Kvetení = rostliny chtěly "uprchnout" z prostředí o veliké kompetici. Vliv ohně se projevil vysušením půdy a následným nedostatkem vody na stanovišti.	NE

13	<i>Bromus tectorum</i> (invazivní druh, posuzována možnost omezení jeho areálu zacílením na nejcitlivější životní stádium vývoje)	Periodix matrix model, LTRE analysis	Východní úpatí Sierra Nevady, západní části pánve Great Basin Desert, většinou písečné pláně a skály pokryté křovinami	Vyšší nadmořská výška, každoroční pravidelná řízená pastva (krávy)	Výška sněhové pokrývky, doba tání sněhu, doba po kterou je zem pokryta sněhem, počet dnů s teplotou nad 0°C, půdní vlhkost	Citlivé životní stádium je zejména semenáček a potom proces klíčení a přežívání.	Větší sněhová pokrývka negativně ovlivnila množství biomasy a počáteční přežívání. Populace se chová nestandardně i při absenci sněhové pokrývky. Změnou množství sněhu (srážek) došlo ke změnám půdních vlastností, dostupnosti prvků v půdě, jako je fosfor, draslík, NO ₃ ⁻ a NH ₄ ⁺	NE
----	---	---	---	--	---	---	---	----

Čísla v Tabulce 3 značí článek, který byl blíže charakterizován: **1)** Predicting landscape-level distribution and abundance: Integrating demography, fire, elevation and landscape habitat configuration (**Quintana-Ascencio et al., 2018**), **2)** Effect of land use and climate change on the future fate of populations of an endemic species in central Europe (**Bucharova et al., 2012**), **3)** Hurricane disturbance and the population dynamics of tropical understory shrub: Megamatrix elasticity analysis (**Pascarella and Horvitz, 1998**), **4)** Integral projection models for population in temporally varying environments (**Rees and Ellner, 2009**), **5)** Linking environmental and demographic data to predict future population viability of a perennial herb (**Torang et al., 2010**), **6)** Population dynamics of the endangered, long-lived perennial species, *Ligularia sibirica* (**Heinken-Smidova and Munzbergova, 2012**), **7)** Comparative population biology of critically endangered *Dracocephalum austriacum* (*Lamiaceae*) in two distant regions (**Dostalek and Munzbergova, 2013**), **8)** Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant (**Smith et al., 2005**), **9)** Incorporating environmental change over succession in an integral projection model of population dynamics of a forest herb (**Dahlgren and Ehrlen, 2011**), **10)** Climate influences the demography of three dominant sagebrush steppe plants (**Dalgleish et al., 2011**), **11)** Population dynamics of annuals in perennial grassland controlled by ants and environmental stochasticity (**Dostal, 2007**), **12)** Effects of density and fire on the vital rates and population growth of a perennial goldenaster (**Gornish, 2013**), **13)** Effects of climate and snow depth on *Bromus tectorum* population dynamics at high elevation (**Griffith and Loik, 2010**)