

Vejdeme se?

NEZNÁMÁ NOSNÁ KAPACITA PROSTŘEDÍ

Žádná populace nemůže růst donekonečna. Představa nějakého stropu, ať už se týká růstu lidské, či jiné populace, je všeobecně zažitá a intuitivní; plyne ostatně ze známé logistické rovnice. Rozumíme ale skutečně této rovnici a tomu, co vlastně onen strop určuje? Lze vůbec nějak stanovit, kolik se nás vejde na planetu? A není představa předem dané nosné kapacity prostředí jen iluze?

text a snímky **DAVID STORCH**

NOSNÁ KAPACITA prostředí je základní ekologický koncept, s nímž operuje kde-kdo. Učebnicová poučka zní, že populace zpočátku rostou téměř exponenciálně, ale jak si jedinci čím dál více začínají konkurovat ve využívání zdrojů, růst se postupně zpomaluje, až se zastaví na nějaké rovnovážné hodnotě dané prostředím, kterou proto nazýváme nosná kapacita prostředí. Populační růst má tedy tvar známé esovité křivky, kterou popisuje logistická rovnice, říkají učebnice.

Kde se ale bere tato představa? Málokterá populace v přírodě opisuje tuto pěknou křivku; většina různě kolísá, často i hodně divoce. Dlouhodobě jsou sice populace v nějakém smyslu stálé a jen občas vymírají nebo naopak nastane populační exploze, ale nosná kapacita prostředí není něco, co by bylo jen tak vidět. Její existence plyne spíš z teoretických úvah, které stojí právě za logistickou rovnicí. Podívejme se, z čeho tato rovnice vychází a proč si myslíme, že představuje správný popis dynamiky populací.

PASTI FORMÁLNÍHO POPISU Logistickou rovnici lze odvodit dvěma různými způsoby, které vedou k matematicky ekvivalentnímu výsledku. Přesto se pokusím ukázat, že tato odvození nejsou rovnocenná. Obě vycházejí ze základní premisy, že populační růst je v prvním přiblížení úměrný jednak počtu jedinců v populaci, jednak schopnosti každého jedince se za

jednotku času namnožit. Základním vyjádřením populačního růstu je pak následující diferenciální rovnice:

$$\frac{dN}{dt} = rN, \tag{1}$$

kde na levé straně je změna velikosti populace během limitně malého časového intervalu a na pravé násobek velikosti populace N a *per capita* populačního růstu r , který zahrnuje jak množství potomků vyprodukovaných jedincem během tohoto intervalu, tak pravděpodobnost jeho úmrtí.

Tato rovnice ovšem vede k exponenciálnímu růstu – příspěvek každého jedince je konstantní, takže čím větší je populace, tím rychleji roste (**obr. 1**). Růst donekonečna ale nelze, takže je třeba rovnici doplnit, a tím ji udělat realističtější. Jednou z možností je předpokládat, že existuje nějaký strop, tedy maximální počet jedinců v daném prostředí, přičemž růst populace je tím menší, čím relativně blíž k tomuto stropu populace je. Strop označme K a nazvěme jej právě *nosná kapacita prostředí*. Pak můžeme předpokládat, že růst populace je úměrný relativní vzdálenosti mezi populační početností N a stropem K , což je $(K - N)/K$. Dostáváme rovnici

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right), \tag{2}$$

což je klasická logistická rovnice, kterou najdeme ve všech učebnicích (často zapisovanou jako $dN/dt = rN(1 - N/K)$, viz **ráměček 1**. Všimněme si ale, co jsme udělali

a jak se nám tam dostala nosná kapacita prostředí – zkrátka jsme předem nějakou maximální hladinu předpokládali a vložili tam brzdný člen (v závorce), odpovídající rozdílu mezi dosaženou populační velikostí a tímto maximem K . V tomto odvození je K zkrátka náš výmysl, kterým jsme zajistili, že populace neroste donekonečna. Pak ale nemá smysl se ptát, co K určuje, proč má danou hodnotu a proč se různé populace liší ve své nosné kapacitě prostředí. V rovnici je proto, že jsme ji tam chtěli.

To není nutně špatně, nějak při budování teorie začít musíme. Logistická rovnice ve výše zmíněném tvaru ale způsobuje některé koncepční problémy; vede k paradoxům [1].

Prof. DAVID STORCH, Ph.D., (*1970) vystudoval biologii na Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Zabývá se makroekologií, biodiverzitou a ekologickou teorií. Působí na Přírodovědecké fakultě UK a v Centru pro teoretická studia, společném pracovišti UK a AV ČR, jehož byl v letech 2008–2018 ředitelem. Je editorem časopisů Ecology Letters a Global Ecology and Biogeography. Je členem Učené společnosti České republiky.



1. SLONI SE MNOŽÍ velmi pomalu, a právě proto na nich Charles Darwin ve svém *Původu druhů* ilustroval potenciál exponenciálního růstu. Vypočítal, že za předpokladu, že slonice dospívá ve třiceti, dožívá se sta let a do svých osmdesáti let vychová šest slůňat, populace potomků jedné slonice by za pouhých 750 let dosáhla osmnácti milionů jedinců. V tomto ohledu se spletl, přesnější výpočet ukáže, že i za těchto ne zcela realistických předpokladů (mortalita slonů je určitě výrazně vyšší) by výsledná populace měla asi milion jedinců obojího pohlaví. Přesto je zřejmé, že takto sloní populace růst nemohou a musí existovat nějaká mez, která růst brzdí. V Krugerově národním parku v Jihoafrické republice populace slonů od té doby, co se v devadesátých letech přestala regulovat odstřelem, setrvale roste (na rostoucí populaci lze usuzovat mimo jiné z hojného zastoupení slůňat ve všech stádech). Nyní dosahuje kolem 20 tisíc jedinců a nikdo neví, co a kdy tento růst zabrzdí – existuje obava, že k nasycení dojde až po vyčerpání zdrojů, spočívajícím ve zničení značné části vegetace parku.

Zapeklitosti logistické rovnice

OKOLO logistické rovnice panují zmatky. Už jen její název – občas se říkalo, že odkazuje k logistice, oboru týkajícímu se zásobování, ale sám P.-F. Verhulst tento termín použil údajně proto, aby výsledný tvar populačního růstu odlišil od logaritmické křivky. Další problém je, že jako logistická rovnice se často označuje funkce, která popisuje v textu zmíněnou esovitou křivku růstu populace v čase. Jenže to je něco jiného. Logistická diferenciální rovnice představuje závislost růstu na velikosti populace, zatímco funkce charakterizující onu sigmoidální křivku je konkrétním řešením logistické

rovnice, které ukazuje závislost velikosti populace na čase, pokud začneme na nějakých hodnotách o hodně menších, než je nosná kapacita prostředí. Užitečnou vlastností této funkce je, že charakterizuje plynulé přesmyknutí od jedné hodnoty ke druhé. Proto se používá ve statistice (jako logistická regrese), když chceme zjistit, jaký vliv má nějaká kontinuální proměnná na kvalitativní proměnnou, která dosahuje jen dvou různých hodnot. Má i řadu dalších aplikací, souvisejících právě s transformací kvantitativního (kontinuálního) vstupu na kvalitativní výstup (třeba v neuronových sítích).

Na první upozornil Richard Levins, slavný, byť trochu pozapomenutý teoretický biolog. Všiml si zvláštní věci. Kdybychom měli populaci, která má negativní r (*per capita* reprodukční kapacitu, znamenalo by to, že jedinec spíš zemře, než se rozmnoží), a přitom by překročila K , takže celý člen v závorce by byl také negativní, celkový populační růst by byl podle rovnice pozitivní a populace by rostla donekonečna, zcela proti očekávání a proti tomu, co jsme si od logistické rovnice slibovali. Na druhý paradox upozornil enfant terrible populační biologie Lev Ginzburg a jde skoro o trivialitu: Když

Logistická rovnice, předpokládající lineární závislost populačního růstu na velikosti populace, není jediným možným modelem hustotní závislosti. Existuje například zobecnění logistické rovnice dovolující různě zakřivené závislosti, nebo můžeme předpokládat, že populační růst neklesá lineárně s velikostí populace, ale s jejím logaritmem (což by znamenalo, že pokles populačního růstu je vždy tentýž při znásobení velikosti populace nějakou konstantou). Lineární vztah předpokládaný logistickou rovnicí ale představuje docela dobré první přiblížení, jakkoli modelování konkrétní populační dynamiky vyžaduje složitější přístupy.

Životní strategie

DRUHY se obrovsky liší ve vlastnostech, jako jsou produkce potomstva, délka života, věk dospívání nebo počet reprodukčních pokusů během života (tzv. charakteristiky life-history). Biologové se odedávna pokoušejí podle nich organismy klasifikovat. Nejznámější je rozdělení druhů na tzv. *r*-strategie a *K*-strategie [právě podle dvou parametrů klasické logistické rovnice (2)]. Podle této koncepce *r*-strategové žijí v proměnlivém prostředí, takže musí maximalizovat rychlost množení (tedy parametr *r*) a investovat spíš do kvantity než do kvality – jen tak zajistí, že aspoň nějaký potomek v nepředvídatelném prostředí přežije. Naproti tomu *K*-strategové žijí ve stabilním prostředí, kde se vyplatí žít déle a mít méně potomků, do

máme populaci, která má dané *K*, a navíc předpokládáme, že je tam nějaká dodatečná vnější mortalita [takže vznikne rovnice $\frac{dN}{dt} = rN(1 - N/K) - qN$, kde *q* je dáno pravděpodobností úmrtí každého jedince], populace se ustálí na jiné hladině, než je *K*. To samo překvapivé není, jde pak koneckonců o jinou rovnici, ale otázkou je, co potom znamená ono *K*, když to není hladina, na níž se populační početnost ustálí.

Třetí paradox nazývám paradoxem *r*-*K* strategií (rámeček 2). Není založen na teoretické úvaze, ale na empirických výsledcích. Pokusy ukázaly, že parametry *r* a *K* nejsou nezávislé, a když experimentálně zvyšujeme *r*, typicky roste i *K*. Jako by nosná kapacita prostředí sama závisela na dalších parametrech populační dynamiky.

VZNIK NOSNÉ KAPACITY PROSTŘEDÍ
Existuje i jiný způsob odvození logistické rovnice, který nejenže řeší zmíněné tři paradoxy, ale také nám lépe umožňuje pochopit, kde se vůbec něco takového jako nosná kapacita prostředí bere. Základem je opět elementární rovnice populačního růstu (1), kterou ale přepíšeme tak, že na levé straně není celkový růst populace, ale růst *per capita*, tedy relativní přírůstek na jedince:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r. \tag{3}$$

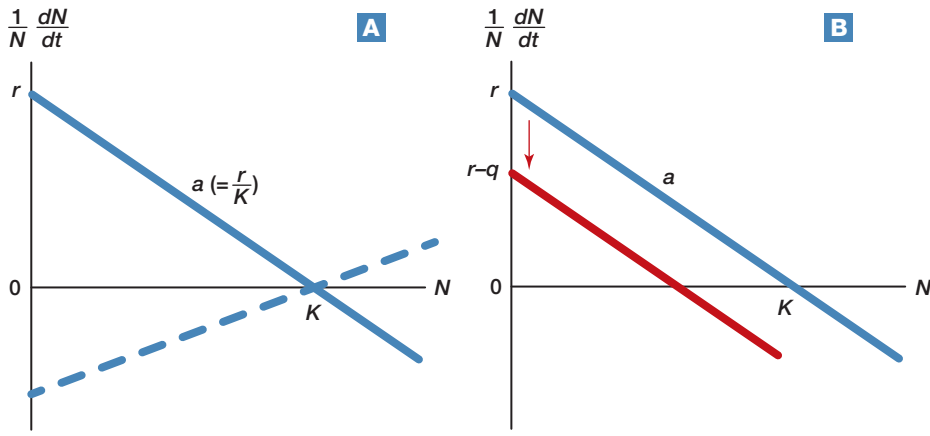
Každý jedinec má tedy nějaký potenciál množení, který vede k exponenciálnímu růstu (nebo exponenciálnímu poklesu, pokud *r* < 1). Je ale rozumné předpokládat, že reálný potenciál k množení se ve skutečnosti snižuje v závislosti na množství jedinců v okolí, takže *per capita* růst populace lineárně klesá s jejích počtem:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r - aN. \tag{4}$$

jejichž kvality ovšem *K*-strategové více investují, takže ti mají větší šanci uspět v konkurenci. Podle teorie tyto organismy maximalizují parametr *K*, čímž zvyšují konkurenceschopnost – vyšší *K* znamená, zjednodušeně řečeno, že daný organismus využívá zdroje efektivněji, takže jeho populace dokáže růst i při takové hladině zdrojů, kdy populace ostatních organismů už nerostou.

Potíž je v tom, že pokusy i pozorování ukázaly, že neexistuje rozpor (anglicky trade-off) mezi vlastnostmi zvyšujícími *r* a *K* – když selektujeme organismy na maximalizaci *r*, typicky roste i jejich rovnovážná velikost populace. Teorie strategií *r*-*K* byla proto postupně opuštěna a nahrazena mnohem komplexnější teorií životních strategií, která zohledňuje vícero rozporů

(hlavně mezi počtem a velikostí mláďat, mezi růstem a rozmnožováním, mezi současnou a budoucí reprodukcí). Za základ rozdílů mezi druhy se dnes bere věkově závislá mortalita, což vede k novému rozdělení strategií na „pomalé“ a „rychlé“. První mají relativně velkou naději dlouhého dožití v dospělém věku, takže neinvestují tolik do momentální reprodukce a raději si počkají, zatímco ti druzí nemají jistotu, že se dožijí další rozmnožovací sezony, a tak investují maximum do momentální produkce mláďat. Je zjevné, že tato klasifikace strategií je docela podobná rozdělení na *K* a *r* strategie, a že tedy přinejmenším empiricky něco na představě *K* a *r* strategiů bylo. Je tak dost možné, že opuštění tohoto konceptu bylo trochu zbrklé a že celý koncept *r* a *K* strategií by bylo možné lépe rozpracovat, kdyby nebyl tak úzce vázán právě na tradiční formulaci logistické rovnice.



2. VZTAH per capita populačního růstu (na svislé ose) a velikosti populace (na vodorovné ose).

A. Nejjednodušším modelem *negativní hustotní závislosti*, což je mechanismus, jímž je velikost populace obecně regulována, je prostý lineární pokles *per capita* populačního růstu s populační hustotou (respektive početností – viz rámeček 3). Ten je značen modrou čarou. Čím větší populace, tím méně roste, přičemž v jednom okamžiku, když tato čára protne vodorovnou osu, je růst nulový. Při dalším zvětšení pak populace roste negativně – klesá. Tento bod je proto rovnovážným bodem, ekvilibriem, a to stabilním – každá odchylka od něj vede k tendenci vrátit se zpět do rovnovážného bodu. *Nosná kapacita prostředí*, *K*, je tedy stabilním ekvilibriem. Přerušovaná čára vyjadřuje situaci, na níž Richard Levins ilustroval svůj paradox. Kdyby *r* bylo negativní a *K* pozitivní, růst populace by byl tím větší, čím by byla větší populace, přerušovaná čára proto představuje *pozitivní hustotní závislost*. V takovém případě by ale *K* bylo nestabilním ekvilibriem, poněvadž jakákoli odchylka od něj vede buď k dalšímu růstu (když je populace větší než *K*), nebo naopak poklesu k nule. Pak jej ale nelze považovat za nosnou kapacitu prostředí. Všimněme si, že hodnota *r*, kterou považujeme za reprodukční konstantu (natalita minus mortalita), je přesně řečeno *per capita* růst populace za nepřítomnosti ostatních jedinců. Ten může být skutečně negativní, předpokládáme-li, že jedinci nejsou schopni se efektivně rozmnožovat (nebo se třeba ubránit predátorům) bez přítomnosti ostatních. **B.** Zvýší-li se v populaci mortalita (například vlivem predátora) o nějaký faktor *q* [na pravé straně rovnice (4) přibude člen $-q$, respektive u rovnice (5) člen $-Nq$], znamená to vlastně, že *r* se zmenší o *q*, tedy místo *r* vznikne *r'* = *r* – *q*, a tím se celá čára vyjadřující hustotní závislost posune dolů – ovšem za předpokladu, že směrnice *a*, vyjadřující sílu hustotní závislosti, zůstává zachována (červená čára). Tím se také posune rovnovážná hodnota *K*. Jinými slovy, pokud nepředpokládáme nějakou systematickou změnu v síle hustotní závislosti *a*, nosná kapacita prostředí *K* závisí na reprodukční konstantě *r*.



3. BUVOL AFRICKÝ (Syncerus caffer) žije v obrovských stádech, která se kolektivně dokážou ubránit i útokům lvů. Buvolí populace kolísají v souvislosti s nabídkou potravy (ovlivněnou rozložením srážek). Za toto kolísání je bezprostředně odpovědná zejména úmrtnost mláďat, zjevně v souvislosti se zhoršenou kvalitou mléka v sušších letech. Ukázalo se ale, že za regulaci populační početnosti buvolů je odpovědná naopak mortalita dospělců, která roste – na rozdíl od mortality mláďat – s velikostí populace. Faktory zodpovědné za kolísání velikosti populací jsou často jiné než ty, které zprostředkují regulaci velikosti populace prostřednictvím negativní hustotní závislosti.

Parametr *a* je pak sklon této lineární závislosti růstu na velikosti populace (obr. 2). V jednom okamžiku tato klesající přímka, která charakterizuje *negativní hustotní závislost*, protne vodorovnou osu. V tomto bodě je růst populace nulový, jde tedy o *ekvilibrium*, a to stabilní – populace menší než toto ekvilibrium má pozitivní růst, takže má tendenci se k rovnováze vracet, a naopak větší populace klesá. A tomuto stabilnímu ekvilibriu klidně můžeme říkat nosná kapacita prostředí a označovat

jej *K*. Na rozdíl od předchozího odvození ale toto *K* vzniklo následkem negativní hustotní závislosti, nikoli proto, že jsme si předsevzali, že nějaký strop prostě musí existovat.

Tento přístup řeší – a ruší – všechny tři zmíněné paradoxy. Levinskův paradox žádným paradoxem není – pokud je, jak požadoval Levins, *r* negativní, a přitom *K* je pozitivní, vztah mezi velikostí populace a jejím růstem musí být pozitivní (obr. 2A, přerušovaná čára) – jenže potom vůbec

nemůžeme mluvit o regulaci populace a populační růst by vskutku byl tím vyšší, čím vyšší by byla velikost populace. V takovém případě mluvíme o *pozitivní hustotní závislosti* a i s ní se v přírodě občas setkáme, když se jedinci ve své reprodukci nějak podporují, takže čím je jich víc, tím více se množí – třeba při populačních explozích nebo naopak u vymírání velmi malých populací (tzv. Alleeho efekt). Ale jde zkrátka o jiný příběh a *K* by mělo v takovém případě úplně jiný význam, poněvadž by šlo o nestabilní ekvilibrium. Ginsburgův paradox také přestává být paradoxem. Přidáme-li vnější mortalitu, na pravé straně rovnice se nám objeví *r* – *aN* – *q*, a tedy (*r* – *q*) – *aN*, což můžeme číst tak, že původní parametr *r* se nám změnil na *r* – *q* čili se prostě zmenšil (obr. 2B). Změna *r* při zachování parametru *a* (sklonu negativní hustotní závislosti) samozřejmě znamená posunutí stabilního ekvilibria *K*. A stejně vysvětlíme paradox *r*-*K* strategií – vlastně není divu,

že změna r vede ke změně K , poněvadž v této formalizaci r a K nejsou dva nezávislé parametry logistické rovnice, ale K plyne z kombinace parametrů r a a .

Jisté paradoxy tu pořád zůstávají, ale úplně jiného typu. Za prvé, takto odvozená logistická rovnice, kterou lze napsat (abychom na levé straně měli celkový růst populace, nikoli *per capita* růst populace)

$$\frac{dN}{dt} = rN - aN^2, \quad (5)$$

je matematicky zcela ekvivalentní rovnici (2), když si uvědomíme, že směrnice přímkou charakterizující hustotní závislost a je rovna r/K (obr. 2); když r/K dosadíme místo a do rovnice (5), vyjde nám rovnice (2), jak si laskavý čtenář jistě sám přepočítá. Rozdíl tedy nespočívá v samotném formalismu, ale spíš v interpretaci, specificky v tom, co považujeme za primární a co za odvozené. Další paradox spočívá v tom, že toto druhé odvození logistické rovnice je ve skutečnosti původní – Pierre-François Verhulst navrhl logistickou rovnici v tomto tvaru (5) už v roce 1838 a zavedl i její název. Ano, tak stará je populační biologie.

ŽIVÉ ROVNOVÁHY

K čemu vlastně bylo předchozí matematické cvičení, když jsme dvěma různými způsoby nakonec odvodili matematicky stejnou logistickou rovnici? Podstatné je uvědomění, že ji lze přirozeně odvodit tak, že nosná kapacita prostředí není nějaký limit, který jsme si předem stanovili, ale zkrátka stabilní ekvilibrium populační dynamiky, jež není dáno jen vlastnostmi prostředí, ale určují jej vlastnosti samotné populace.

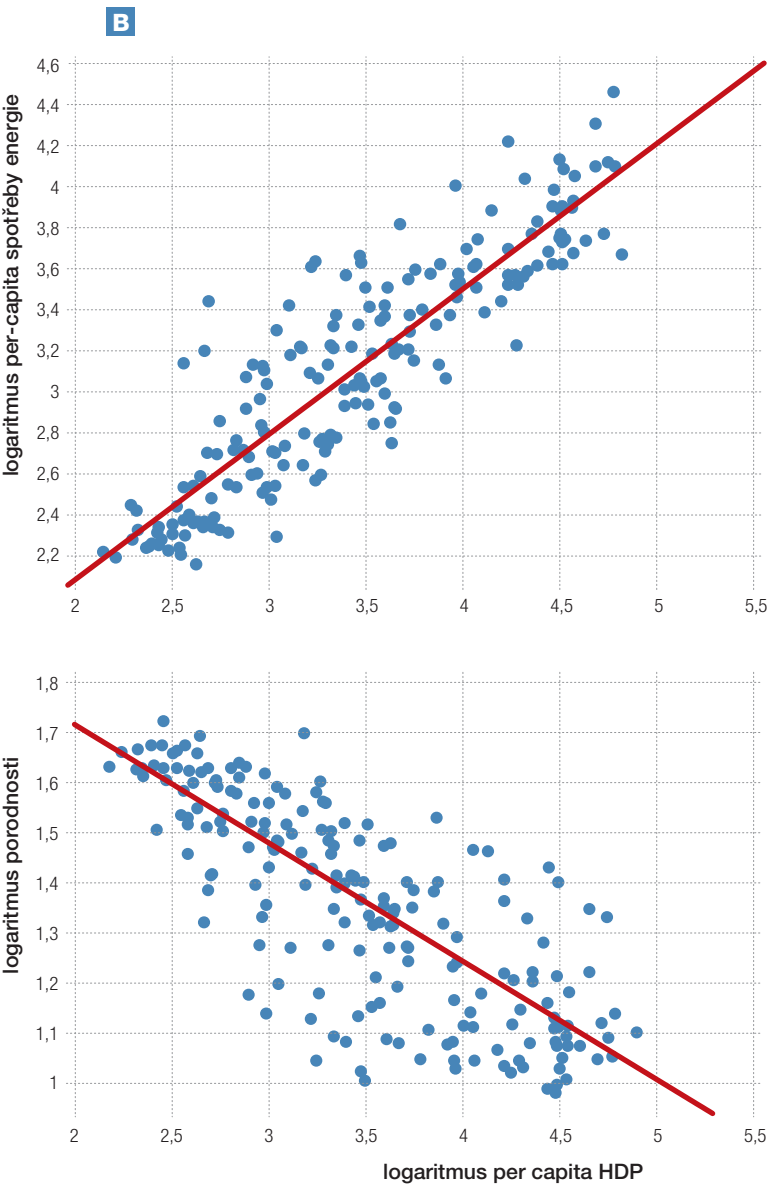
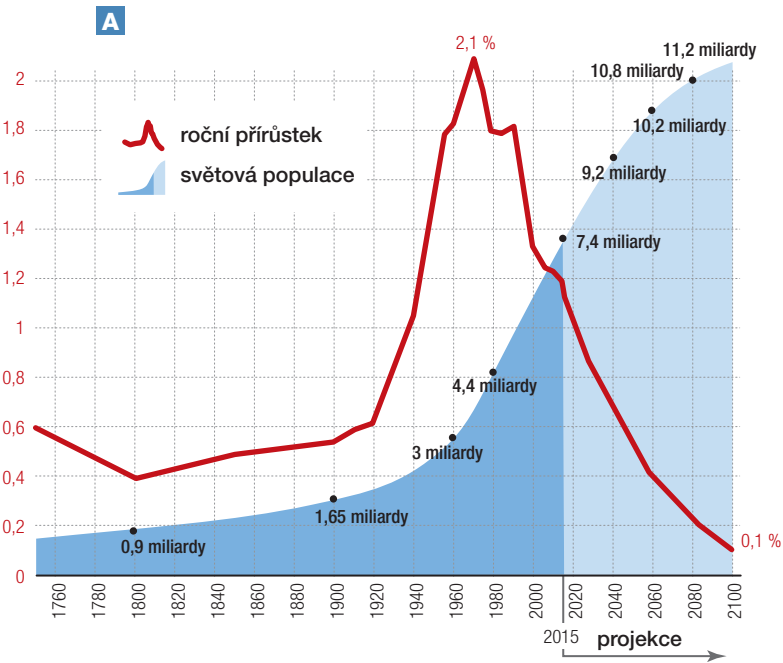
Někdo by teď mohl namítat, že v přírodě přece jen jde často o to, kolik jedinců se někam „vejde“, a parametr K tedy odráží tento ekologický prostor, zatímco hustotní závislost je druhotná a vzniká právě omezením ekologického prostoru. To je relevantní pohled, negativní hustotní závislost se taky někde bere a souvisí s omezením zdrojů (obr. 3). Jenže na druhou stranu toto omezení nelze chápat čistě geometricky, jako nějaké místo k životu. Nejde totiž přímo o to, kolik se kam vejde jedinců, ale jaký jejich počet vede k udržitelné sebeobměně – populace ve své dynamice není prostá množina jedinců, ale spíš jejich tok z minulosti do budoucnosti. A podobně jako výška hladiny v řece jistě závisí na tvaru a objemu koryta, ale taky na tom, kolik vody tam přiteče, závisí rovnovážná hladina populace na vlastnostech prostředí, ale i na reprodukční schopnosti a mortalitě jedinců, což jsou vlastnosti schované v parametru r . A když se změní r , změní se i tato rovnovážná hladina, tedy K .

Další námitka by mohla být, že přece parametr r nelze libovolně měnit, vždyť

4. RŮST LIDSKÉ POPULACE.

A. Modrá plocha vyjadřuje velikost populace, červená čára rychlost jejího růstu. Ta dosáhla maxima v šedesátých letech a od té doby klesá (zakřivování směrem k rovnovážné hodnotě je ovšem pouze projekce na základě demografických dat).

B. Problém je, že růst lidské populace souvisí podle celkem přímočaré škálovací zákonitosti s bohatstvím společnosti (dole), a s HDP zároveň podobně přímočaře roste spotřeba zdrojů (nahore). Takže z hlediska tlaku na planetární zdroje si zpomalením růstu moc nepomůžeme.



Zdroje a co s nimi

SNAŽÍME-LI SE odvodit nosnou kapacitu prostředí od potenciálně limitujících zdrojů, je třeba si uvědomit, že klíčovou vlastností zdrojů je sebeobnova – zdroj, který se neobnovuje, populace prostě spotřebuje a pak sama zanikne, takže o nějaké její rovnovážné velikosti nemůže být řeč. Zároveň musíme předpokládat, že zdroj je postupně nějak degradován, tedy že se v populaci nemůže jen kumulovat. Kdyby tomu totiž tak bylo, tak by i minimální trvalý přísun zdroje nutně vedl k trvalému zvyšování velikosti populace. Jenže energie se postupně mění na teplo (disipuje) a živiny z populace postupně odcházejí, ať už ve formě výkalů, nebo mortality. Růst populace (parametr r) tedy závisí nejen na rychlosti obnovy zdroje, ale taky na tom, jaká proporce zdroje je využita k produkci biomasy vůči tomu, co je využito na sebeudržení a co se postupně ztrácí. Čili i rychlost růstu populace se může při stejném přísunu zdroje měnit, když daný organismus dokáže ovlivnit tuto proporcí (včetně například své mortality) – samozřejmě v jistých mezích, daných například velikostí těla, jak o tom svědčí uniformní škálování mezi velikostí těla a produkcí biomasy napříč eukaryotními organismy (viz Vesmír 99, 490, 2020/9). Různé modely vztahu dynamiky zdroje a dynamiky velikosti populace se mírně liší ve svých předpokladech, ale všechny docházejí k tomu, že rovnovážná velikost populace (K) závisí na poměru přísunu zdroje a rychlosti, s jakou zdroj z populace odchází, což je něco, co závisí na vlastnostech daného organismu.

Negativní hustotní závislost spočívá v tom, že s růstem populační hustoty připadá čím dál menší část zdrojů na jedince, takže nemohou tolik investovat do růstu biomasy – a rovnovážná hladina K se ustálí, když se celkový nárůst biomasy vyrovná s jejím úbytkem. S růstem velikosti populace ale nemusí nutně růst přímo lokální populační hustota. Mnohé populace jsou regulovány tím, že s růstem počtu jedinců roste proporce těch, kteří jsou vytlačeni z optimálního prostředí, a musejí tak osídlovat prostředí, v němž jejich natalita nestačí vyrovnávat mortalitu. V optimálním prostředí může přitom být udržována pořád stejná hustota díky teritorialitě, tedy schopnosti uhájít si svůj prostor. Proto v textu mluvíme raději o počtu jedinců nebo o velikosti populace, nikoli o jejich hustotě. V posledku jde o celkový počet jedinců na dané ploše, což sice z definice je hustota, ale nemusí se odrážet třeba v průměrné vzdálenosti nejbližších jedinců.

rychlost reprodukce a mortalita taky závisí na zdrojích. To je naprostá pravda a správná teorie nosné kapacity prostředí musí vycházet z dostupného množství zdrojů. Jenomže to neznamená, že dynamiku populací můžeme nějak přímo odvodit ze zdrojů – záleží totiž na tom, co daný organismus se zdrojem dělá a jaký je jeho další osud (rámeček 3). Jinými slovy, pro porozumění tomu, kde se populace eventuálně ustálí, potřebujeme rozumět spřažené dynamice zdroje a daného organismu. Což se může ještě dost komplikovat třeba tím, že pro spoustu organismů (například pro všechny živočichy) jsou zdrojem jiné organismy, které mají taky svou populační dynamiku.

Porozumění nosné kapacitě prostředí jakožto následku hustotně závislé populační dynamiky otevírá možnosti mnohem obecnějšího uplatnění tohoto konceptu. V poslední době se například hovoří o tom, že počet druhů na daném území je nějak omezen, že tedy existuje nosná kapacita pro počet druhů. Taková teorie moc nedává smysl, pokud si představujeme nějaký pevný strop, daný třeba množstvím dostupných ekologických nik (už proto, že ekologické

niky jsou vlastnosti samotných druhů, nikoli přímo prostředí). Ale pokud si uvědomíme, že nosná kapacita je zkrátka stabilní ekvilibrium, v němž se vyrovnají procesy, které ovlivňují danou veličinu pozitivně a negativně (natalita a mortalita v případě populací a speciace a extinkce v případě druhové diversity), můžeme na tomto základě vybudovat rovnovážnou teorii dynamiky biologické rozmanitosti [2].

VEJDEME SE NA PLANETU? Lidská populace stále roste a přelidnění je považováno za primární zdroj všech environmentálních problémů. Otázka, jaká je nosná kapacita naší planety pro lidskou populaci, se tedy sama nabízí. Dala by se na základě znalosti produktivity pozemských ekosystémů tato hodnota vypočíst? Z výše uvedeného plyne, že nikoli. Nosná kapacita prostředí nepředstavuje tvrdý strop daný výhradně vlastnostmi prostředí, ale stabilní ekvilibrium populační dynamiky, ovlivněné zdroji, ale také tím, jak s nimi daná populace nakládá. V tomto ohledu je *Homo sapiens* velmi efektivní a vypadá to, že dokáže svou nosnou kapacitu pořád posouvat nahoru, mimo jiné proto, že dokáže

zvyšovat přímo produkci zdrojů. Problém je cena, kterou za to platí jak lidská populace, tak celá biosféra. V každém případě nosná kapacita planety pro lidskou populaci není pevně dána, a nemůžeme se tedy spoléhat, že se vlivem omezených zdrojů biosféry populační růst ustálí.

Na druhou stranu empiricky se zdá, že i růst lidské populace opisuje esovitou křivku predikovanou logistickou rovnicí (obr. 4A). Zpočátku rostla exponenciálně, ale maximálního růstu dosahovala v šedesátých letech minulého století. Teď se růst zpomaluje v souvislosti s tzv. demografickým přechodem, přičemž se odhaduje, že lidská populace se ustálí na nějakých 11 miliardách (což je stejně dost nepředstavitelné). Není ale úplně přímočaré, jak přesně to dát do souvislosti s negativní hustotní závislostí, na níž je založena logistická rovnice, a tedy i s představou nosné kapacity prostředí. Lidé investují svoje reprodukční úsilí do menšího množství potomků, dochází tudíž k jakémusi přechodu od r-strategie ke K-strategii, možná skutečně v souvislosti s tím, jak roste konkurenční boj o zdroje. Jenže oproti předpokladům logistické rovnice spotřeba zdrojů (energie) přepočítaná na jedince neklesá, ale naopak roste, a to dokonce podle charakteristických škálovacích zákonitostí (obr. 4B). Z hlediska vztahu mezi populací a zdroji je tedy růst lidské populace složitější a ustálení počtu lidí na planetě není z hlediska tlaku na zdroje žádná výhra.

Co se týče predikce dalšího vývoje lidské populace a jejího vztahu k prostředí, moc toho k dispozici nemáme. Pokud z výše nastíněných úvah plyne nějaké poučení, pak nejspíš to, že neplatí jednosměrné vztahy typu příčina–následek. Populace mají tendenci se ustálit na nějaké hodnotě nebo kolem této hodnoty kolísat, ale tato rovnovážná hodnota, které řízením osudu říkáme nosná kapacita prostředí, neplyne přímo z vlastností prostředí, ale z interakce mezi prostředím a vlastnostmi organismu, přičemž obojí se může měnit, někdy i docela rychle. Není to něco, co by dynamiku řídilo, ale právě naopak – je to následek dynamiky, ustaluje se v odpovědi na několik různých protichůdných vlivů. Porozumět rovnováhám znamená porozumět dynamice tohoto ustalování. ●

K dalšímu čtení...

- 1) Gabriel J. P., Saucy F. & Bersier L. F.: Paradoxes in the logistic equation? Ecological Modelling 185, 147–151, 2005.
- 2) Storch D. & Okie J.: The carrying capacity for species richness. Global Ecology and Biogeography 28, 1519–1532, 2019.