

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Pavína Kalendová**

**Proč má většina druhů malé areály rozšíření?  
Příčiny variability velikostí areálů**

**Why are geographic ranges of species mostly small?  
Causes of range size variation**

Bakalářská práce

Školitel: prof. David Storch, Ph.D.

Praha, 2020

## **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 8.6. 2020

Podpis

## Abstrakt

Areál druhu, je soubor všech oblastí, kde se daný druh nachází. Každý druh má jinak velký areál, mezi nejvíce rozšířené patří oceánské druhy. Rozložení areálu je log-normální, což znamená, že většina druhů má malé areály, málo druhů má velké areály, a ještě méně má extrémně malé areály. Tohle rozložení může být výsledkem speciace a extinkce. Speciací vznikají nové druhy, které obývají část areálu původního druhu. Dochází tedy ke zmenšení původního areálu. Staré druhy, které se blíží k jejich zániku, také zmenšují svůj areál společně s úbytkem populace. Jednou ze zajímavých teorií je i stochastická teorie, jejím základem je stochastická diferenciální rovnice, která popisuje vývoj areálu až po dosažení ekvilibrria, což je hodnota, kdy je areál stálý. Dalším faktorem je abundance. Je známo, že druhy s většími populacemi obývají větší areály. Zajímavé je, že i abundance má log-normální rozložení. V této práci se budu snažit shrnout teorie, které se snaží vysvětlit proč většina druhů má malé areály a také jak se liší areály příbuzných druhů.

**Klíčová slova:** areál rozšíření, statistická distribuce, makroekologie

## Abstract

Species range size is collection of all regions which the specie occupies. Every specie has different range size, the most widespread are marine species. Range size distribution is log-normal, which means that the most of species have narrow ranges, some are widespread, and a few have extremely small ranges. This distribution can be a result of speciation and extinction. Speciation adds new species, which inhabits a part of original range. It causes a reduction of original range. Old species, which are getting closer to their extinction, are also declining their range together with abundance. One of the interesting theories is the stochastic theory, it is based on stochastic differential equation. This equation describes a changes of range size towards its equilibrium, which is the value when the range size is in steady state. The next factor is abundance. It is known that species with more individuals occupy larger ranges. Abundance distribution is also log-normal. In this thesis, I would try to summarize theories which explains why the most of species have small range sizes and how range vary among similar species.

**Key words:** geographic range, frequency distribution, macroecology

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Výsledek speciace a extinkce? .....	3
2.1. Speciace .....	3
2.2. Transformace .....	3
2.3. Extinkce .....	4
3. Abundance a velikost areálu .....	8
4. Stáří druhu.....	10
5. Stochastická teorie.....	12
6. Příklady rozdílů ve velikosti areálů mezi příbuznými druhy.....	14
7. Závěr.....	17
8. Reference .....	18

# 1. Úvod

Jako areál se označuje oblast, kde je rozšířený konkrétní taxon. Nemyslí se tím jedna ohraničená oblast ale souhrn všech míst, kde se taxon nachází. Areály se rozlišují například podle velikostí, největší mají druhy kosmopolitní, ty žijí v oblastech po celém světě, nejmenší jsou monotopní, tyto druhy jsou endemity ve velmi malé oblasti, dále podle historického vývoje, taxony rozšířeny z původního areálu vlivem člověka mají nyní nepůvodní areál, na druhou stranu jsou i druhy s menšími areály než původně, ty se označují jako reliktní areály. Velikosti areálů jsou ovlivňovány mnoha biotickými i abiotickými faktory. Mezi biotické faktory patří velikost těla, mobilita neboli rozšiřovací schopnost nebo velikosti populace. Abiotické faktory jsou například klima a dostupnost zdrojů.

Nejvíce rozšířené jsou mořské druhy, které obývají většinu oceánů a moří. Pravděpodobně je to spojeno s menší druhovou bohatostí, než je na souši (Gaston, 2003).

Areály jsou dynamické, v průběhu života druhu se mění. Při vzniku nového druhu je areál jinak velký, než při jeho největším rozmachu nebo u jeho konce.

Celkově jsou velikosti areálů rozloženy přibližně log-normálně. Většina druhů má malé nebo střední areály, pár druhů má velké areály, a ještě méně druhů má velmi malé areály. Malé areály jsou běžné například u ostrovních druhů, kterých je mnoho, i přes to, tyto druhy dlouhodobě přežívají a mají stálé populace. Existuje několik teorií, které vysvětlují log-normální distribuci areálů. V této práci se budu snažit tyto teorie shrnout a vysvětlit.

Pro určení velikosti areálu je nutné ho nějak změřit, to lze buď jako rozsah výskytu (extent of occurrence) nebo plochu obsazení (area of occupancy). Rozsah výskytu lze definovat jako areál, který obsahuje oblasti, kde jsou vhodné podmínky pro měřený druh, ale jedinci tohoto druhu se zde nenacházejí, tedy oblasti, které nemají úplně nejlepší podmínky nebo ještě nejsou obsazeny. Zatímco plocha obsazení zahrnuje jen oblasti, kde je potvrzený výskyt jedinců. Druhy, které mají širší rozsah výskytu mívají i větší plochu obsazení. (Gaston, 1991)

Tato dvě rozdílná měření se dají využít pro pozorování jak se mění rozdíl mezi vhodnými habitaty, pokud se použije rozsah výskytu, a obsazenými habitaty, u plochy obsazení, během stárnutí druhu (Gaston, 1991).

Plocha obsazení je více využívána při měření velikosti areálu, jelikož ji lze využít na větší množství problémů. Např. pokud chceme zjistit výskyt parazitů tak k tomu potřebuje zjistit kde se nachází jeho hostitelský druh, takže se využije plocha obsazení. (Gaston, 1991)

Obě tyto metody mají i své nevýhody. Například rozsah výskytu se špatně vysvětluje, pokud jedinci druhů žijí v několika úplně geograficky izolovaných populacích, a výsledek znamená trošku něco jiného než u druhů, které jsou více jednotné. Problémem je, že každá populace potřebuje stanovit vlastní limity, které musí vhodné oblasti splňovat a pak je nutné sečíst rozsah výskytu jednotlivých izolovaných populací. A na druhou stranu plocha obsazení se může zúžit jen na prosté měření abundance druhu, pokud se započítává jen překryv výskytu jednotlivců. (Gaston, 1991)

## 2. Výsledek speciace a extinkce?

### 2.1. Speciace

Speciáci vznikají nové druhy, které obsazují další areály. Předpokládá se, že speciace je hlavně alopatrická. Alopatrickou speciáci vznikají nové druhy po rozdělení populace původního druhu nějakou bariérou. Zde existují dva problémy. Prvním je nutnost zjistit jaký má taková speciace vliv na velikost a rozdělení původního areálu. Druhým problémem je zjištění, která velikost areálů generuje nejvíce nových druhů, tedy, u který druhů a u jaké velikosti areálů probíhá speciace nejčastěji.

Na jednu stranu existuje teorie, že u druhů s většími areály probíhá speciace častěji než u těch s menšími, protože je větší pravděpodobnost rozdělení populace bariérou, tato pravděpodobnost je ovlivněna hlavně velikostí bariéry (Gaston, 2003). Další možností je akumulace mutací, které jsou poté protříděny selekcí. Tyto mutace se více hromadí ve velkých populacích, které obvykle mají i větší areály. Výsledkem je, že velké areály i ty, které jsou jen dočasně velké, generují více subpopulací, které se mohou začít více odlišovat od původního druhu, hlavně pokud dojde ke změně v jejich habitatu (Wagner, 1995).

Speciace by mohla být důvodem k převaze malých areálů, jelikož u speciace druhu s malým areálem mohou být výsledkem jen dva malé areály, a pokud prochází speciací spíše druhy s velkými areály může být výsledkem jeden velký a jeden malý areál nebo dvě poloviny areálu původního druhu. Takže dochází k postupnému zmenšování areálů. (Gaston, 1998)

### 2.2. Transformace

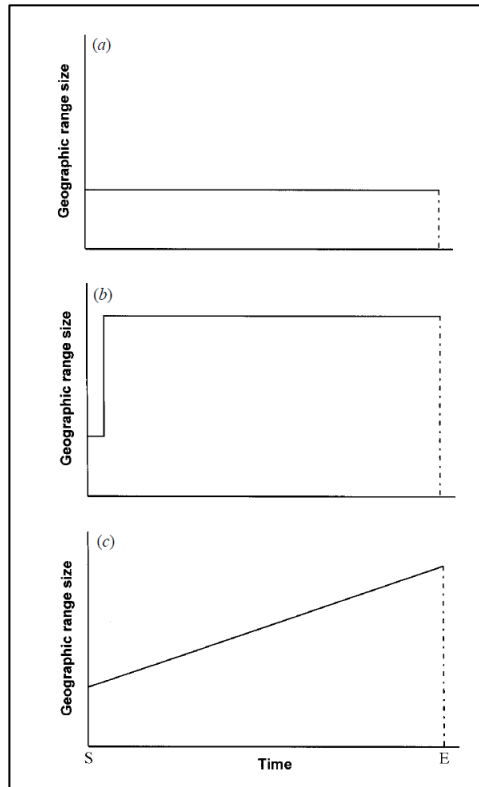
Transformace označuje vývoj ve velikosti nového areálu po speciaci druhu. Areály jsou dynamické v čase, a tak se jejich velikost mění se stářím druh. Například po speciáci, alespoň u afrických druhů velkých savců, vznikaly malé populace nové druhu, které se postupně rozšířily (Vrba a Degusta, 2004). Existuje několik modelů těchto změn, například stáze I, stáze II a věk a areál (age and area) viz Obr. 1.

Model Stáze I (Obr. 1, a) je nejméně komplikovaný. Velikost areálu se skoro vůbec nemění, nedochází ke změnám ve velikosti při blížícím se zániku druhu, což je velmi nerealistické. (Gaston, 1998)

Model Stáze II (Obr. 1, b) zobrazuje situaci, kdy po vzniku nového, dceřiného, druhu se areál tohoto druhu rychle zvětší. Tento model se odpovídá chování druhů, které se po speciaci velmi rychle rozšiřují (Gaston, 1998). Druhy zde dosahují úrovně stáze, což je

úroveň, kdy jejich areál už není dále ovlivňován transformací dokud nedojde k rapidnímu zmenšování a extinkci (Webb a Gaston, 2000).

Věk a areál (Willis a Newbiggin, 1922, podle Gaston 1998) (Obr. 1, c) tento model zobrazuje postupný růst velikosti areálu se stářím druhu.



Obr. 1

Převzato z Gaston, 1998

Cyklický model nebo také taxonové cykly, jak název vypovídá, označuje situaci, kdy se areál postupně zvětšuje a pak následně zmenšuje. Nový druh zvětší svůj areál a se stane rozšířeným (fáze I). Druh je celkově značně rozšířený a začínají se objevovat prázdná místa, kvůli vymizení lokální populace (fáze II). V další fázi, má druh již fragmentovaný areál a diferencované populace (poddruhy) (fáze III), nakonec fragmentace a speciace vede ke zmenšení areálu a endemismu (stáze IV) (Ricklefs a Cox, 1972).

Idiosyncratický model nemá žádná určitá pravidla pro změny ve velikosti areálu mezi speciací a extinkcí. Rozdílné druhy mají úplně jinou dynamiku areálů. Dynamika příbuzných druhů se přesto může podobat. (Gaston, 2003)

### 2.3. Extinkce

Extinkce odstraňuje druhy i jejich areály. Extinkce je pravděpodobně ovlivněna velikostí areálů, jelikož druhy s velkými areály mají tendenci přežít déle. Tento jev je



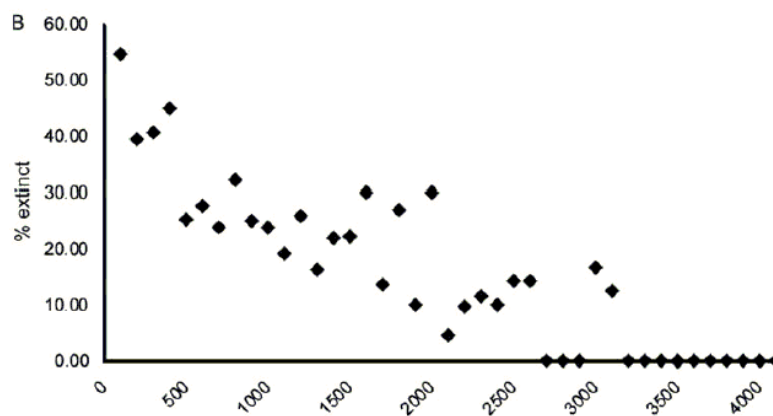
nejspíše ovlivněn tím, že druhy s většími areály mají i větší abundanci a druhy s větší abundancí mají menší náchylnost k extinkci. (Pimm et al., 1988)

To znamená, že abundance i velikost areálů jsou spjaty s životností druhu. Nejlepšími předpoklady pro odhad rizika extinkce jsou maximální hodnoty abundance nebo velikosti areálu. I přes to, že abundance i velikost areálu má pozitivní vztah k odolnosti a přežití druhu, tak samotná velikost areálu je více důležitá než abundance (KieSSLing a Aberhan, 2007).

Velikost areálu je důležitá, protože více rozšířené druhy mají menší riziko extinkce, jelikož je menší šance, že všichni jednotlivci zažijí náhodou změnu, která by zabila celou populaci, současně. Velikost areálů je jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících přežití nových mořských druhů, ty s většími areály spíše přežijí (Foote a Miller, 2013). Také u krytosemenných rostlin je to nejlepší předpoklad ovlivňující možnost extinkce. Jelikož výsledky ubývajících areálů v Amazonii, ukazují, že běžné druhy, které jsou velmi rozšířené, takovou ztrátu habitatu přežijí, ale je pravděpodobné, že velká část vzácných a endemických druhů vymizí (Hubbell et al., 2008). Na druhou stranu jiné důkazy ukazují, že by mohla být důležitější konkrétní oblast, bez ohledu na velikost areálu, kde se druh nachází, přesněji, je větší pravděpodobnost extinkce u specialistů, kteří obývají jen pár ekoregionů, pokud kácení, nebo jiné poškození, zasáhne ten jejich určitý ekoregion. (Feeley a Silman, 2009).

Abundance ovlivňuje riziko, například u druhů, jejichž populace má málo jedinců, jelikož zde je větší risk extinkce než u abundantních druhů, taktéž je pravděpodobnější extinkce druhů, jejichž abundance je velmi proměnná než těch druhů, které mají stálou hustotu jedinců. (Pimm et al., 1988)

I výsledky simulací, viz Obr. 2, ukazují silnou negativní korelaci mezi velikostí areálu a množstvím druhů, které vymřely. Většina druhů s velmi malými areály zmizela dříve, než simulace skončila. Druhy s malými areály, které přežily do konce simulace, věkem

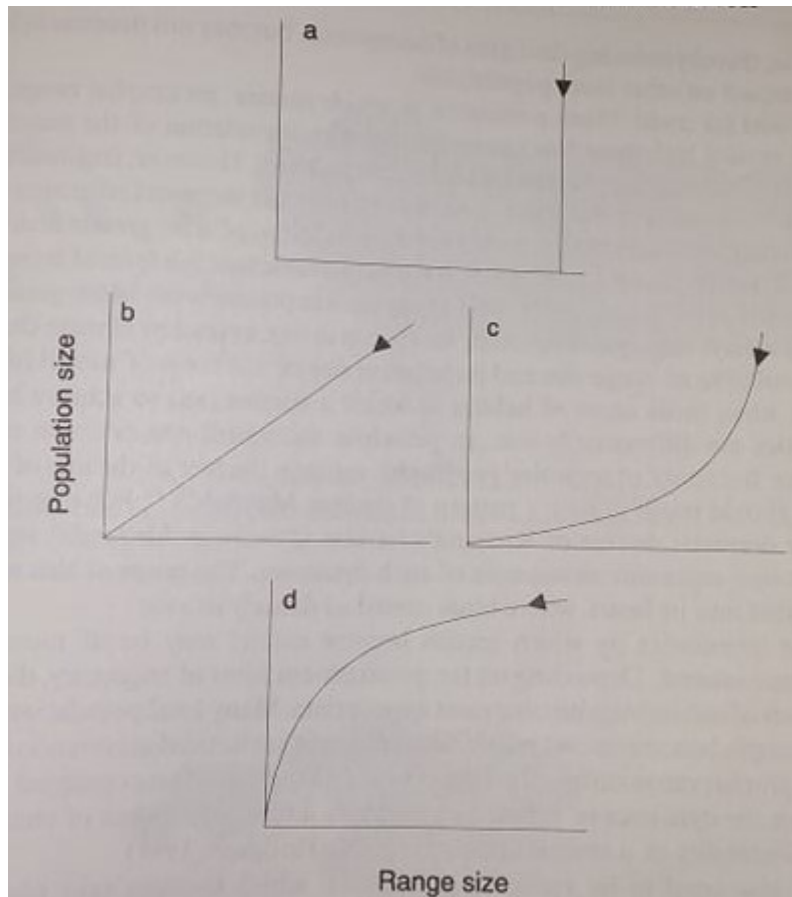


Obr. 2

Převzato z Birand, Vose a Gavrilets, 2011

odpovídaly druhům s velkými areály, to znamená, že i druhy s menšími areály jsou stále a nejen přechodné. (Birand et al., 2011).

Byly představeny i modely, které ukazují možné scénáře vztahu velikosti areálu a abundance během cesty druhu k extinkci (Schonewald-Cox a Buechner, 1991 podle Gaston, 1994) viz Obr. 3.



Obr. 3

Převzato z Gaston, 1994

První model (Obr. 3 a) zobrazuje situaci, kdy se snižuje abundance, ale velikost areálu je stále stejná.

U druhého modelu (Obr. 3 b) se zmenšuje areál i počet jedinců společně a hustota populace se nemění. Tento scénář může nastat v případě, že dochází k úbytku oblastí s vhodným habitatem beze změn v přetrvávajících habitatech (Gaston, 1994).

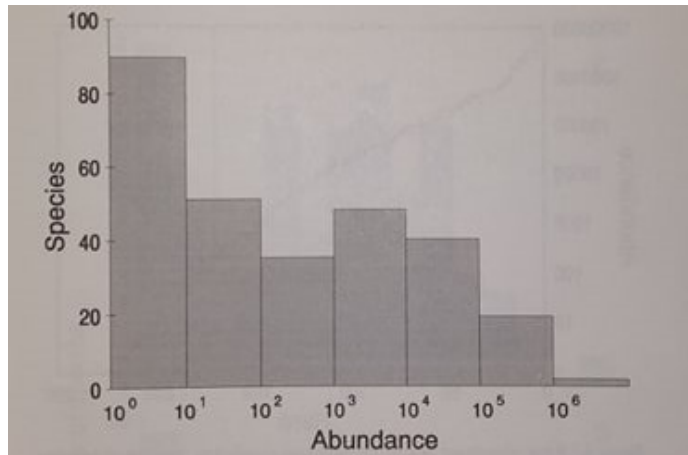
Třetí model (Obr. 3 c) ukazuje scénář, kdy se opět snižuje velikost areálu i abundance. Velikost populace se zmenšuje rychleji než velikost areálu. Výsledkem je snižující se hustota jedinců. U tohoto modelu by docházelo k ubytku a následnému znehodnocování zbývajících vhodných oblastí (Gaston, 1994).

Poslední model (Obr. 3 d) znázorňuje stav, kdy se znovu snižuje abundance a velikost areálu. Rozloha areálu se zmenšuje rychleji než počet jedinců, a tak postupně hustota populace narůstá.

Samotná extinkce není ovlivňována jídelníčkem druhu, velikostí niky nebo fragmentací krajiny. To znamená, že se druhy s podobně velkými areály, bez rozdílu mezi generalisty i specialisty nebo druhy žijícími v ucelené, nebo fragmentované krajině, mají stejnou šanci na zánik. (Birand et al., 2011)

### 3. Abundance a velikost areálu

Rozložení počtu jedinců mezi druhy, abundance, je také log-normální. Takže většina druhů nemá velké populace, velká část jedinců patří jen k pár velmi abundantním druhům (Gaston, 1994). Příkladem mohou být data 285 druhů ptáků z Lesotho od roku 1940 viz Obr. 4.



Obr. 4

Převzato z Gaston, 1994

Abundance většinou koreluje s velikostí areálů, ale existují i druhy, které jsou rozšířené všude ale také všude vzácné, málo abundantní, nebo ty, které žijí na omezeném prostoru a jsou zde běžné (Stanley, 1986). Tato korelace se objevuje mezi všemi taxony, až na pár výjimek. Například mlži nemají tak průkaznou souvztažnost mezi abundancí a velikostí areálu, alespoň co se týká druhů s nejvíce jedinci (Kiessling a Aberhan, 2007).

Jedním z důvodů, proč druhy s málo jedinci mají menší areály je, že méně početné druhy nemají kapacitu, na to, aby obsadily všechny dostupné habitaty, a tak měly více rozšířený areál (Lawton, 1994). To ale neplatí u některým mladých druhů. Tyto druhy mají rychlejší růst populací, lepší úspěšnost a jsou méně ohroženy lokální extinkcí. Také i přes menší počet jedinců v populaci mají větší šanci na obsazení více míst a tím i na zvětšení areálu. (Holt et al., 1997)

Na druhou stranu u velmi početných druhů, může dojít i k rozšíření do oblastí, kde by nedokázala žít udržitelná populace. Tyto populace žijící v nevyhovujících podmínkách přežívají díky imigrantům z lepších oblastí. (Borregaard et al., 2008)

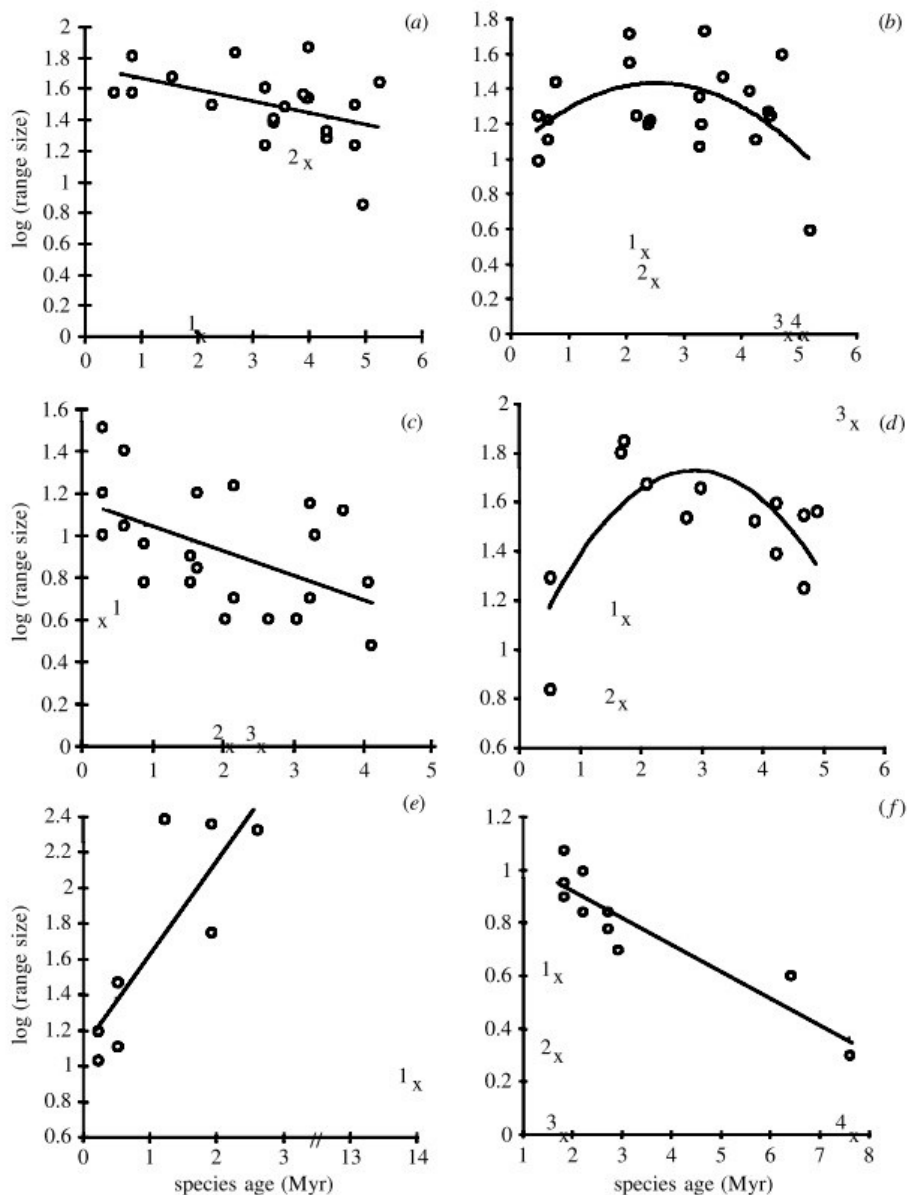
Vzhledem k tomu, že populace narůstá rychleji než velikost areálu, je pravděpodobné, že lokální hustota jedinců ovlivňuje velikost areálu více než celkový počet jedinců. (Gaston, 2003)

Abundance je proměnlivá a jedinci nejsou rovnoměrně rozloženi po areálu (Tellería a Santos, 1994). Směrem k okrajům areálu se hustota populace zmenšuje, na okrajích jsou

subpopulace více vzdáleny od sebe (Borregaard et al., 2008). Ale i při náhodném rozmístění jedinců je možné očekávat pozitivní korelaci mezi abundancí a velikostí areálu. (Hamilton, 1991)

## 4. Stáří druhu

Zjišťování, jaké areály měly druhy, které známe z fosilií je složité. Druhy, které měly omezené areály, se ve fosiliích objevují jen velmi málo, nebo vůbec v porovnání s více početnými druhy. (McKinney, 1997) I přes to, je známo, že druhy staré mají větší areály, větší abundanci a také menší riziko extinkce než druhy mladé, jelikož druhy, které přežily do přítomnosti mají prokazatelně větší areály, než druhy vyhynulé. Přeživší druhy taktéž zabíraly více zdrojů, úkrytů apod. než druhy vyhynulé. Vypadá to, že velikost areálu by mohla být dobrým předpokladem pro přežití druhu. (Saupe et al., 2015)



Obr. 5

Převzato z (Webb a Gaston, 2000)

Když se porovnávaly areály přítomné druhy s ohledem na jejich stáří, výsledkem bylo, že transformace areálu se stářím druhů není, alespoň u některých druhů ptáků, náhodná. U

druhů Starého světa patřící k rodům rákosník (*Acrocephalus*), a sedmihlásek (*Hippolais*) se prokázalo zmenšování areálu se stářím druhu (Obr. 5 a). Také rod trupiál (*Icterus*) prokazuje zmenšování areálu se stářím druhu (Obr. 5 c). Druhy Nového světa rodu *Setophaga*, dříve *Dendroica*, nejdříve svůj areál rozšiřují a následně zmenšují (Obr. 5 b). U čeledi čápoovití (*Ciconiidae*) bylo také pozorováno rozšíření areálu po vzniku a následně postupné zmenšování s věkem druhu (Obr. 5 d). U čeledi terejovití (*Sulidae*) neohrožené druhy značně rozšíří svůj areál (Obr. 5 e). Maximální velikosti areálu jsou schopni dosáhnout během 2 milionů let. V této čeledi je většina druhů velmi mladých, takže zde nelze odhadnout změna areálu u starších druhů. Pro porovnání čeledí albatrosovití (*Diomedidae*), u které se porovnávaly jen hnízdní areály, také vykazuje rychlé rozšíření, které je následováno pozvolným zmenšováním areálů velmi starých druhů (Obr. 5 f). (Webb a Gaston, 2000)

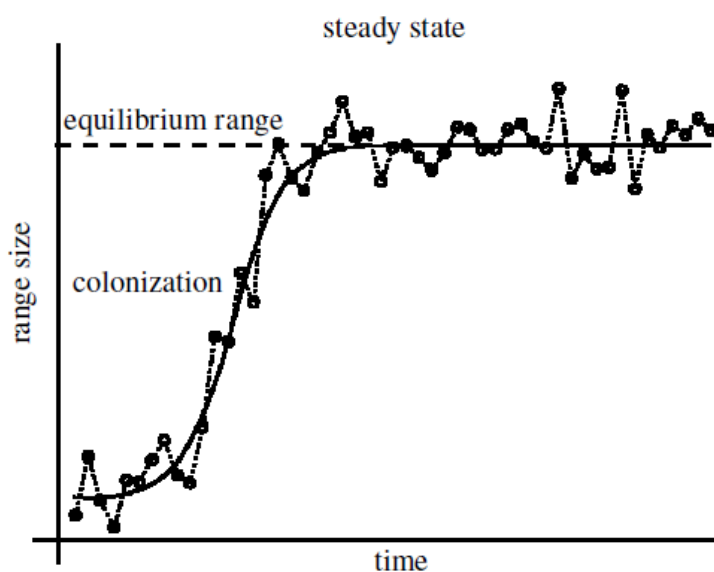
Další data z výzkumu, které provedli Webb a Gaston, 2000, ukázala, že maximální velikosti areálu dosáhly všechny skupiny ptáků po cca 2 milionech letech, dále je zde průkazný trend postupného zmenšování areálů s věkem druhu většiny pozorovaných skupin, tento trend podporuje model taxonových cyklů. Z těchto dat také vychází, že lze očekávat určitou vzácnost druhů na začátku a konci jejich života, což vysvětluje, alespoň u ptáků, log-normální rozložení areálů.

Na druhou stranu jsou endemické druhy, které mají miniaturní areály bez ohledu na jejich stáří. To může být zapříčiněno neschopností takových druhů se opětovně rozšířit do původních oblastí. Navíc většina těchto druhů je přibližně středně stará, což pravděpodobně znamená, že druhy, které jsou mladé, tzn. nově vzniklé po kolonizaci ostrova, se stále přiřazují k původnímu druhu. (Webb a Gaston, 2000).

Předpokladem tohoto výzkumu je, že genetické rozdíly jsou úměrné času, tedy tomu, jak moc budou mít odlišné molekulární znaky. Základem jsou molekulární hodiny, tedy míra mutací, změn, které se mění mitochondriální DNA za milion let, zde byly použity 2%, díky tomu, je možné určit stáří jednotlivých druhů. (Webb a Gaston, 2000)

## 5. Stochastická teorie

Jednou z teorií, vysvětlující log-normalní rozložení areálů, je stochastická teorie. Základem této teorie je stochastická diferenciální rovnice, která popisuje dynamiku jednotlivých areálů. Z této rovnice je odvozen limitní stacionární pravděpodobnostní model, který kvantifikuje stochastický charakter areálu v jeho neměnné fázi, tedy vyhodnocuje, s jakou pravděpodobností se změní hodnota velikosti areálu. Dále je tento model zobecněn pro areály celé skupiny, jelikož se předpokládá, že každý druh následuje podobný stochastický proces viz Obr. 6, jen se mění hodnota, kdy je dosaženo ekvilibrium. (Gaston a He, 2002)



Obr. 6

Převzato z Gaston a He, 2002

Ekvilibrium je hodnota, okolo které velikost areálu kolísá. Když areál dosáhne ekvilibria tak je ve své neměnné fázi a zde dosahuje přibližně limitního stacionárního pravděpodobnostního rozložení pro stochastickou diferenciální rovnici. V rovnici byl také zohledněn i rozdíl v růstu populací a populační ekvilibrium, které se mezi druhy také mění, pomocí nosné kapacity  $k$ . (Gaston a He, 2002)

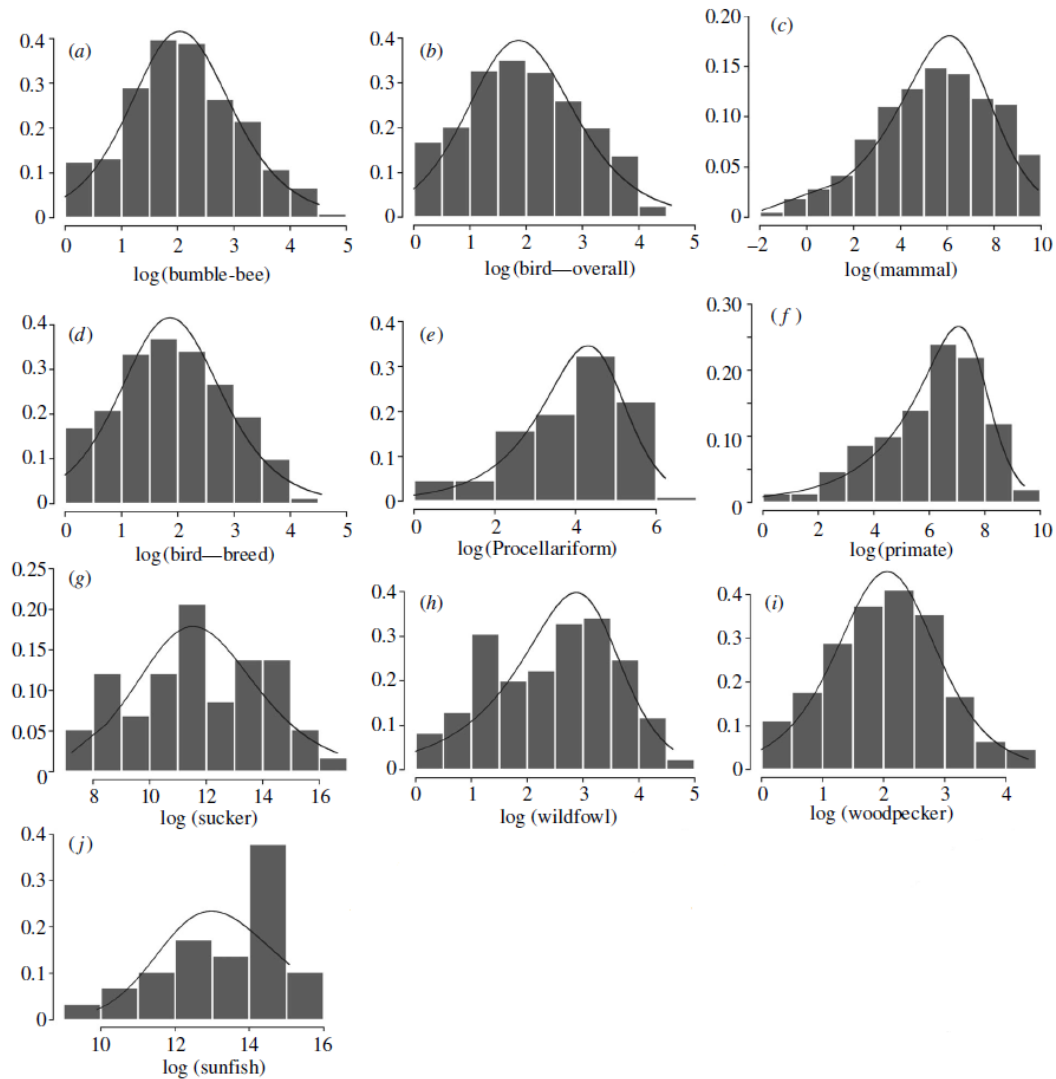
Celý model byl ověřen pomocí Kolmogorov-Smirnov testu a  $\chi^2$  testu. Nulovou hypotézou bylo, jestli se budou vypočítaná hypotetický data a jejich histogramy shodovat s reálným pozorováním. (Gaston a He, 2002)

Výsledky pro většinu datasetů byly vyhovující. I přesto, že některé datasety neprošly KS testem, nebo  $\chi^2$  testem. Dva datasety neprošly ani jedním testem z důvodu velkého množství druhů, kdy v takto velkém souboru i malý rozdíl skončil zamítnutím nulové hypotézy. Dva další datasety neprošly  $\chi^2$  testem z důvodu, velkého množství druhů v jedné



z kategorií velikostí areálu viz Obr. 7, skupiny (j) měšičníkovití (sunfish), a (h) vodní ptáci (wildfowl). (Gaston a He, 2002)

Stochastická teorie je dobře podpořena výsledky viz Obr. 7, rovnice dobře zachytila rozložení areálů v taxonomických skupinách. Stochastický model přinejmenším dobře popisuje současné procesy. (Gaston a He, 2002)



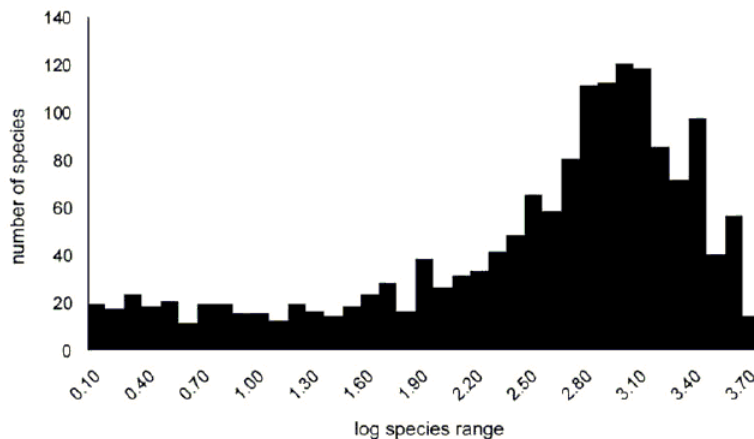
Obr. 7

Log-transformované pozorované (histogramy) a výsledné (linky) funkce hustoty pravděpodobnosti (PDF)  
Převzato z Gaston a He, 2002

## 6. Příklady rozdílů ve velikosti areálů mezi příbuznými druhy

Minimální velikost areálu by měla pravděpodobně odpovídat, ploše, na které přežije minimální udržitelná populace druhu. Ta je samozřejmě proměnlivá a konkrétní pro každý jeden druh. (Gaston et al., 1998). A maximální velikost areálu bude ovlivněna nosnou kapacitou prostředí, kdy je nutné, aby velikost areálu odpovídala množství jedinců, to znamená, aby nebyli jedinci moc široce rozprostřeni a stále se udržovaly populace, ale také, aby byl dostatek zdrojů.

Podle výsledků simulací pro 200 000 generací, viz Obr. 8, které prováděli Birand, Vose a Gavrilets, se nenašel ani žádný průkazný rozdíl mezi velikostí areálů generalistů a specialistů a výsledkem bylo log-normální rozložení velikostí areálů, což znamená, velké množství druhů s malými areály a jen pár s velkými areály (Birand et al., 2011).



Obr. 8

Převzato z Birard, Vose a Gavrilets, 2011

Rapoport objevil rozdíly ve velikostech areálů. Tento rozdíl, Rapoportovo pravidlo, popisuje rozložení, kdy druhy obývající oblasti větších zeměpisných šířek mají větší areály, než tropické druhy, tedy, že malé areály tropických druhů nejsou zapříčiněny menší množstvím vhodných habitatů (Rapoport, 1982 podle Stevens, 1989). To ale neznamená, že všechny druhy z nižších zeměpisných šířek mají malé areály, jen v porovnání všech druhů se areály směrem na sever zvětšují (Stevens, 1989).

Příkladem mohou být areály stěhovavých a přezimujících ptáků Severní Ameriky, které, alespoň v části kontinentu, vykazují Rapoportovo pravidlo a následují podobný vzor v distribuci areálů (Morales-Castilla et al., 2013). V případě, kdy se porovnávaly areály ptáků celosvětově zjistilo se, že i zde se projevuje zmenšování areálů, hlavně jejich mediánu, směrem na jih. Což znamená, že Rapoportovo pravidlo se zde projevuje jen u severní

polokoule. Dále se zjistilo, že úplně nejmenší areály u ptáků mají druhy žijící na hornatých ostrovech v nízkých zeměpisných šířkách. (Orme et al., 2006)

I u příbuzných druhů suchozemských savců Nearktické i Palearktické oblasti, se opět projevilo Rapoportovo pravidlo neboli zvětšování areálů směrem k severu. I zde jsou výjimky. Pouštní druhy mívají větší areály než druhy žijící v obdobných zeměpisných šířkách, nebo ostrovní druhy, které mají i na severu relativně malé areály. Další silná korelace byla nalezena mezi velikostí areálu a šířkou niky. Kdy generalisté jsou schopni obsadit širší výběr habitatů než specialisté, kteří potřebují více specifické podmínky. Nakonec se také projevilo, že větší areály mají druhy, které žijí v místech, kde byly největší Čtvrtohorní výkyvy teplot. Zde je nutné uvést, že i specialisté z těchto míst mají větší areály. (Davies et al., 2009)

Jednou, ze zajímavostí, jsou Australští savci, ti obývají procentuálně větší areály, než savci Severní Ameriky a Paleartické oblasti. A v rozporu s Rapoportovo pravidlem mají medián velikosti areálů větší, než je medián savců Severní Ameriky. Mezi druhy s největšími mediány areálů v Austrálii patří bandikuti a nejmenší mají hlodavci. (Smith et al., 1994)

Když se porovnávají mediány areálů druhů, žijících na menších oblastech, ne celosvětově, například ve Velké Británii, mají největší areály stěhovavý ptáci následováni savci, motýli, dále například cévnatými rostlinami až po nejmenší medián patřící jätrovkám. Největší možný areál mají hnízdící ptáci a savci, a nejmenší z maximálních areálů mají opět jätrovky. (Gaston et al., 1998) Při užším výběru, jen na ptáky hnízdící ve Velké Británii, bylo zjištěno, že druhy, které mají širší niku, zde nejsou více rozšířeny a ani nemají větší populace než druhy s užší nikou (Gregory a Gaston, 2000). Zde se opět opakuje, nerozdílnost mezi generalisty a specialisty.

To, co může způsobit rozdíl ve velikosti areálů mezi druhy Evropských pěvců, je počet mláďat, která jsou ročně vychována. Ty druhy, které jich vychovávají ročně více mají i větší areály. Nebo rozdíl v množství dostupné potravy, jelikož herbivorní pěvci obývají větší areály než insektivorní druhy, jelikož je také větší množství potravy dostupné pro herbivory a následně i větší nosná kapacita prostředí ve více oblastech. (Laube et al., 2013)

Areály vodních druhů, na rozdíl od suchozemských se řídí jinými pravidly. Velikost areálu vodních brouků ovlivňuje hlavně geografická pozice, tedy zeměpisná šířka a délka. Vzhledem k tomu, že vodní brouci mají tendenci se zdržovat spíše ve středu svých areálů a své areály moc nerozšiřují, lze u nich jen těžce pozorovat změny v areálu. Dále velikosti areálu u vodních brouků ovlivňuje habitat, přesněji zda obývají tekoucí nebo stojaté vody. Kdy výsledkem je, že druhy obývající tekoucí vody mají větší areály, druhy, které mohou

obsazovat oba typy vod mají střední areály a druhy stojatých vod obývají nejmenší areály. (Abellán a Ribera, 2011)

U mořských druhů je velikost areálu ovlivněna i hloubkou, ve které druhy žijí, ryby korálových útesů obsazují většinou větší areály, větší část druhů této kategorie obývá areály, které dosahují i více než 80% rozlohy oblasti. Naopak druhy ryb nepelagické úrovně oceánu, druhy žijící hlavně u dna, mají nejvíce malých areálů a jen velmi málo větších. Tento rozdíl je způsoben velkou mobilitou pelagických ryb a malou mobilitou ryb nepelagických. (Alzate et al., 2019)

## 7. Závěr

Zjistit, proč areály druhů jsou log-normálně rozloženy je velice složité, vzhledem ke složitosti zkoumání všech druhů obývajících všechna místa Země. Pro takovéto výzkumy by bylo nejvhodnější dlouhodobé pozorování vývoje v areálech, bohužel i přesto se změny mohou ukázat u některých hlavně dlouho-žijících druhů znatelné až po desítkách či stovkách let. Porovnávání přítomných druhů s jejich vyhynulými předky je problematické vzhledem k nutnosti přítomnosti fosilních záznamů. Málo četné druhy se ve fosiliích objevují velmi zřídka. Dalším způsobem je také použití molekulárních hodin, což lze použít jen u nyní žijících druhů.

Log-normální rozložení by mohlo být výsledkem speciace druhů, jelikož to vede k rozdělení areálu původního druhu, tedy neustálému zmenšování areálů ale také, protože je větší pravděpodobnost extinkce druhů s malými areály, takže nemají možnost získat větší areál. Druhy, které se blíží k extinkci taktéž zmenšují svůj areál. Je také možné, že velikost areálu je přímo spojena s abundancí a abundance je to, co ovlivňuje velikost areálů, jelikož je nutné pro velké areály mít i velké populace, a velký počet jedinců. abundance je to, co ovlivňuje velikost areálů. Vzhledem k tomu, že více abundantní druhy vytváří více subpopulací, které se mohou následně začít odlišovat může ovlivňovat i šanci na speciaci. Taktéž se abundance snižuje čím blíže, je druh k extinkci. Při porovnání areálu různě starých druhů, můžeme vypočítat vzor, kdy po speciaci dochází ke zvětšení areálu a poté k pozvolnému zmenšování spolu s věkem druhu. Proto lze očekávat malé areály po vzniku a během stáří druhu. Těchto druhů je pravděpodobně více než druhů, které dosahují svého největšího možného areálu. Velké areály mohou obývat hlavně druhy, které mají dobrou mobilitu, proto není zvláštní, že největší areály mají mořské druhy, u kterých je to pravděpodobně způsobeno homogenitou prostředí a ptáci, kteří mají jednu z nejlepších rozšiřovacích schopností.

## 8. Reference

*Nepřímé citace jsou označeny hvězdičkou \**

- Abellán, P. a Ribera, I. (2011), „Geographic location and phylogeny are the main determinants of the size of the geographical range in aquatic beetles", *BMC Evolutionary Biology*, BioMed Central Ltd, Vol. 11 No. 1, s. 344.
- Alzate, A., Janzen, T., Bonte, D., Rosindell, J. a Etienne, R.S. (2019), „A simple spatially explicit neutral model explains the range size distribution of reef fishes", *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 28 No. 7, s. 875–890.
- Birand, A., Vose, A. a Gavrillets, S. (2011), „Patterns of species ranges, speciation, and extinction", *American Naturalist*, Vol. 179 No. 1, s. 1–21.
- Borregaard, M.K., Hendrichsen, D.K. a Nachman, G. (2008), „Spatial distribution", *Encyclopedia of Ecology*
- Davies, T.J., Purvis, A. a Gittleman, J.L. (2009), „Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals", *American Naturalist*, Vol. 174 No. 3, s. 297–307.
- Feeley, K.J. a Silman, M.R. (2009), „Extinction risks of Amazonian plant species", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 106 No. 30, s. 12382–12387.
- Foote, M. a Miller, A.I. (2013), „Determinants of early survival in marine animal genera", *Paleobiology*, Vol. 39 No. 2, s. 171–192.
- Gaston, K.J. (1991), „How Large Is a Species ' Geographic Range?", *Oikos*, Vol. 61 No. 3, s. 434–438.
- Gaston, K.J. (1994), *Rarity, Rarity*
- Gaston, K.J. (1998), „Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation", *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 353, s. 219–230.
- Gaston, K.J. (2003), *The structure and dynamics of geographic ranges.*, Oxford University Press
- Gaston, K.J. a He, F. (2002), „The distribution of species range size: A stochastic process", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 269 No. 1495, s. 1079–1086.
- Gaston, K.J., Quinn, R.M., Blackburn, T.M. a Eversham, B.C. (1998), „Species-range size distributions in Britain", *Ecography*, Vol. 21 No. 4, s. 361–370.

- Gregory, R.D. a Gaston, K.J. (2000), „Explanations of commonness and rarity in british breeding birds: Separating resource use and resource availability", *Oikos*, Vol. 88 No. 3, s. 515–526.
- Hamilton, D. (1991), „Correlations Between Incidence and Abundance are Expected by Chance", Vol. 18 No. 4, s. 463–466.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Gaston, K.J. a Blackburn, T.M. (1997), „On the Relationship between Range Size and Local Abundance : Back to Basics", Vol. 78 No. 1, s. 183–190.
- Hubbell, S.P., He, F., Condit, R., Borda-de-Água, L., Kellner, J. a Ter Steege, H. (2008), „How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 105 No. SUPPL. 1, s. 11498–11504.
- Kiessling, W. a Aberhan, M. (2007), „Geographical distribution and extinction risk: Lessons from Triassic-Jurassic marine benthic organisms", *Journal of Biogeography*, Vol. 34 No. 9, s. 1473–1489.
- Laube, I., Korntheuer, H., Schwager, M., Trautmann, S., Rahbek, C. a Böhning-Gaese, K. (2013), „Towards a more mechanistic understanding of traits and range sizes", *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 22 No. 2, s. 233–241.
- Lawton, J.H. (1994), „Population abundances, geographic ranges and conservation", *Bird Study*, Vol. 43 No. 1, s. 3–19.
- McKinney, M.L. (1997), „How do rare species avoid extinction? A paleontological view", *The Biology of Rarity*
- Morales-Castilla, I., Rodríguez, M.Á., Kaur, R. a Hawkins, B.A. (2013), „Range size patterns of New World oscine passerines (Aves): Insights from differences among migratory and sedentary clades", *Journal of Biogeography*, Vol. 40 No. 12, s. 2261–2273.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., et al. (2006), „Global patterns of geographic range size in birds", *PLoS Biology*, Vol. 4 No. 7, s. 1276–1283.
- Pimm, S.L., Jones, H.L. a Diamond, J. (1988), „On the Risk of Extinction", *The American Naturalist*, Vol. 132 No. 6, s. 757–785.
- \*Rapoport, E.H. (1982), „Aerography: geographical strategies of species.", *Aerography: geographical strategies of species.*
- Ricklefs, R.E. a Cox, G.W. (1972), „Taxon Cycles in the West Indian Avifauna", *The American Naturalist*, Vol. 106 No. 948, s. 195–219.
- Saupe, E.E., Qiao, H., Hendricks, J.R., Portell, R.W., Hunter, S.J., Soberón, J. a Lieberman,

- B.S. (2015), „Niche breadth and geographic range size as determinants of species survival on geological time scales", *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 24 No. 10, s. 1159–1169.
- \*Schonewald-Cox, C. a Buechner, M. (1991), „Housing viable populations in protected habitats: the value of a coarse-grained geographic analysis of density patterns and available habitat", *Species conservation: a population-biological approach*
- Smith, F.D.M., May, R.M. a Harvey, P.H. (1994), „Geographical Ranges of Australian Mammals", *Journal of Animal Ecology*, Vol. 63 No. 2, s. 441–450.
- Stanley, S.M. (1986), „Population Size, Extinction, and Speciation: The Fission Effect in Neogene Bivalvia", Vol. 12 No. 1, s. 89–110.
- Stevens, G.C. (1989), „The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics", *The American Naturalist*, Vol. 133 No. 2, s. 240–256.
- Tellería, J.L. a Santos, T. (1994), „Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula", *Bird Study*, Vol. 41 No. 3, s. 161–169.
- Vrba, E.S. a Degusta, D. (2004), „Do species populations really start small? New perspectives from the Late Neogene fossil record of African mammals", No. January, s. 285–293.
- Wagner, P. (1995), „Phylogenetic Patterns as Tests of Speciation Models", No. July.
- Webb, T.J. a Gaston, K.J. (2000), „Geographic range size and evolutionary age in birds", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 267 No. 1455, s. 1843–1850.
- \*Willis, J.C. a Newbigin, M.I. (1922), „Age and Area: A Study in Geographical Distribution and Origin of Species", *The Geographical Journal*,