

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

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Tereza Srpová**

## **Výjimky z pozitivního vztahu mezi druhovou rozmanitostí a heterogenitou prostředí**

Exceptions to the positive relationship between species diversity  
and environmental heterogeneity

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha 2024

## 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, 23. 4. 2024

Tereza Srpová

## Poděkování

Předně bych chtěla poděkovat svému školiteli doc. RNDr. Davidovi Hořákovi, Ph.D. za trpělivost, přínosné rady a věnovaný čas. Dále bych ráda poděkovala i ostatním členům EcoSpace za podporu a vřelé přivítání do týmu. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině za podporu a umožnění studia a přátelům za trpělivé snášení mých nesčetných dotazů. Práce vznikla v rámci projektu TAČR SS06010142, Biologická rozmanitost zarůstajících okrajů rybníků v CHKO Třeboňsko: zhodnocení stavu a návrh řešení.

## Abstrakt

Pozitivní vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti byl dlouhá léta považován za všeobecně platné pravidlo. Recentní studie však odhalují různé alternativní podoby tohoto vztahu, jako například vztah negativní či vztah s unimodálním průběhem. Známe množství mechanismů, které by za těmito výjimkami z pozitivního vztahu mohly stát. Zvyšující se prostorová rozmanitost prostředí určité velikosti nutně musí vést ke zmenšení jeho dílčích částí a úbytku životního prostoru organismů, které ho obývají. Zároveň také může docházet k fragmentaci prostředí a izolaci jednotlivých částí biotopu, což také může mít negativní dopad na druhovou bohatost společenstva. Nevhodně zvolené metodické postupy a parametry výzkumu mohou být jedním z důvodů, proč jsou tyto alternativní vztahy objevovány až v posledních letech. Znalost vztahu mezi rozmanitostí prostředí a druhovou bohatostí je zásadní pro řešení otázek ochrany biodiverzity. Z tohoto důvodu je třeba jeho alternativní podoby odhalit v konkrétních ekosystémech, které máme zájem chránit, a jejich existenci nepodceňovat, přestože jsou méně časté než vztah pozitivní.

**Klíčová slova:** počet druhů, heterogenita, prostředí, area-heretogenity trade-off, microfragmentation concept, mechanismy

## Abstract

The positive relationship between environmental heterogeneity and species richness has been taken for granted for many years. However, recent studies have revealed possible alternatives to this positive relationship, such as negative or unimodal relationship. There are many possible explanations for these alternative relationships. Increasing spatial heterogeneity of a biotope of a given size inevitably leads to reduction in the effective area available to the organisms inhabiting it. At the same time, increased environmental heterogeneity can lead to fragmentation and isolation of biotope patches, which can have negative consequences for the species richness of the community. Inadequate methodology may be one of the reasons why these alternative relationships have only been discovered in the recent years. Correct information on the relationship between environmental heterogeneity and species richness is essential for decisions on biodiversity conservation. For this reason, it is necessary to discover such alternative relationships in specific ecosystems, which we aim to protect, and to always take them into account, even if they are less common.

**Keywords:** species richness, heterogeneity, environment, area-heterogeneity trade-off, microfragmentation concept, mechanisms

# Obsah

Úvod.....	1
1.Možné podoby vztahu heterogenity prostředí a druhové diverzity .....	2
2.Mechanismy zodpovědné za alternativní vztahy heterogenity prostředí a druhové diverzity.....	3
2.1. Intermediate heterogeneity hypothesis .....	3
2.2. Area heterogeneity trade-off.....	4
2.2.1. Ecological drift hypothesis .....	5
2.2.2. Kritika původního modelu.....	6
2.3. Microfragmentation concept .....	6
2.4. Vliv šířky niky organismů na vztah heterogenity prostředí a druhové diverzity.....	7
2.4.1. Endemismus a druhy původní a nepůvodní.....	9
2.5. Další možné faktory a procesy ovlivňující vztah .....	9
2.5.1. Efekt heterogenity na průměrnou hodnotu environmentálních faktorů.....	9
2.5.2. Adaptace organismu na heterogenitu prostředí samotnou .....	10
2.5.3. Pozice společenstva na gradientu podmínek prostředí .....	10
2.5.4. Okolní struktury .....	11
3.Vliv zvolené metodiky na zaznamenání nepozitivních vztahů heterogenity prostředí a druhové diverzity.....	11
3.1. Vliv prostorové škály .....	12
3.1.1. Keystone structures .....	13
3.2. Vliv zvolené proměnné vyjadřující heterogenitu prostředí .....	14
3.3. Vliv různých aspektů biodiverzity.....	17
3.4. Upřednostňování určitých systémů .....	18
4.Praktické implikace .....	19
4.1. Vliv lidského zásahu do krajiny .....	19
4.2. Ochrana biodiverzity .....	19
Závěr.....	21
Seznam použité literatury .....	22
Příloha .....	30

# Úvod

Množství druhů, které bude v biotopu žít, je určeno biotickými a abiotickými vlastnostmi prostředí. Takovou rozhodující vlastností může být například velikost plochy a prostorová různorodost daného biotopu (Triantis et al., 2003). Právě vliv heterogenity prostředí na druhovou bohatost je dle mnohých tím zásadním faktorem určujícím složení společenstev a početnost druhů, a to jak na úrovni konkrétního biotopu (Malanson et al., 2023), tak na úrovni globální (Udy et al., 2021). Po mnoho let byl tento vztah mezi heterogenitou prostředí a druhovou bohatostí považován za pozitivní a jeho platnost se stala v ekologii pravidlem (Hortal et al., 2009; MacArthur, 1984; Stein et al., 2014). V posledních letech je však toto pravidlo zpochybňováno (Allouche et al., 2012; Kadmon & Allouche, 2007; Seiferling et al., 2014; Tews et al., 2004). Stále se objevují důkazy pro unimodální (Chocron et al., 2015), negativní (Gazol et al., 2013) a nesignifikantní vztahy (Vasl et al., 2019), které mění náš pohled na přirozenou biodiverzitu.

Tato práce se bude zabývat právě četnými výjimkami z pozitivního vztahu heterogenity prostředí a druhové bohatosti. Většina zde zmíněných studií se zabývá konkrétně prostorovou heterogenitou prostředí, tedy různorodým rozmístěním podmínek prostředí v prostoru. Tato heterogenita je ve studiích vyjádřena různými termíny a měřítky, z nichž nejčastější jsou v rámci větších prostorových škál „heterogenita habitatu“, „diverzita habitatu“, „topografická heterogenita“. V rámci menších oblastí a biotopů se pak objevují termíny jako „komplexita habitatu“, „strukturní komplexita“ či „struktura habitatu“ (Stein & Kreft, 2015). Mohou se však objevit i měřítka relevantní pro konkrétní sledovaný systém, jako je například výšková rozmanitost vegetace využívaná ve studiích prováděných na ptačí diverzitě (např. Bar-Massada & Wood, 2014). Existuje i mnoho alternativních měřítek k druhové bohatosti, která vyjadřuje pouze počet druhů, jako je například druhová diverzita, jež zahrnuje i abundanci jednotlivých druhů. V této práci jsou termíny většinou používány v souladu se zdrojovou studií.

Kromě popisu alternativních podob vztahu zde bude také popis navrhovaných vysvětlení různého vlivu heterogenity prostředí. Tato vysvětlení budou zahrnovat zajímavé hypotézy jako je „intermediate heterogeneity hypothesis“ (Fahrig et al., 2011), „area heterogeneity trade-off“ (Allouche et al., 2012) či „microfragmentation concept“ (Tamme et al., 2010). Dalším důležitým aspektem jsou rozhodnutí na straně výzkumníků, jako je volba vhodného systému ke studiu či prostorové škály (Tews et al., 2004). Součástí práce bude také souhrn společenstev, která vykazují alternativní vztahy s heterogenitou prostředí, včetně informace o zkoumaném biotopu, použité prostorové škále a měřítku heterogenity.

Posledním, ale velmi zásadním tématem, jsou praktické implikace nepozitivního vlivu heterogenity prostředí, které budou popsány v poslední kapitole. Konkrétně změna vztahu mezi druhovou bohatostí a heterogenitou prostředí v závislosti na urbanizaci a intenzivním zemědělství a také nemalý dopad různorodých vztahů na ochranu biodiverzity.

# 1. Možné podoby vztahu heterogenity prostředí a druhové diverzity

Jak již bylo řečeno, vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti je ve většině případů považován za pozitivní (MacArthur, 1984; Stein et al., 2014; Tews et al., 2004). Tento fakt vychází z předpokladu, že nestejnorodé prostředí nabízí organismům větší rozmanitost zdrojů a více možností využití prostoru, což umožňuje koexistenci většího počtu druhů (Chase & Leibold, 2004). Ve výsledku by druhová bohatost či rozmanitost vzrůstala s rostoucí heterogenitou prostředí, což dokázali Robert H. MacArthur a John W. MacArthur v roce 1961 na vztahu druhové diverzity ptáků (*Aves*) a rozmanitosti olistění lesa. Od té doby byl pozitivní vztah prokázán mnohokrát, například na druhové diverzitě rostlin tropických oblastí (Ricklefs, 1977), na diverzitě stejnokřídlého hmyzu (*Homoptera*) ve vztahu k druhové a tvarové diverzitě rostlin (Murdoch et al., 1972), na druhové diverzitě pouštních ještěřů (Pianka, 1967) nebo na diverzitě pouštních hlodavců (Rosenzweig & Winakur, 1969) a na mnoha dalších společenstev.

V posledních několika desetiletích jsou stále častěji nalézány alternativní podoby této závislosti (Seiferling et al., 2014; Tews et al., 2004). Jednou alternativou je, že heterogenita prostředí nemá signifikantní vliv na druhovou bohatost (Vasl et al., 2019). Na výslednou druhovou kompozici ekosystému působí mnoho dalších faktorů, jako například velikost plochy, které mohou mít v některých systémech zásadnější roli (Elliott et al., 2020).

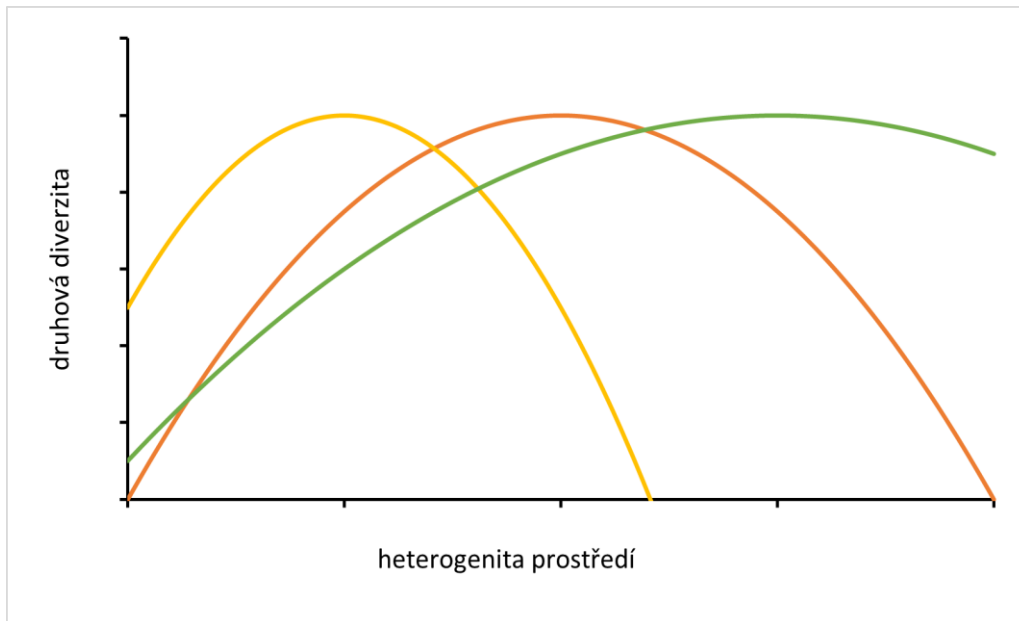
Další možnou podobou vztahu je závislost negativní, kdy při zvyšování heterogenity prostředí dochází ke snížení celkové druhové diverzity (Gazol et al., 2013). Za tímto jevem může stát několik různých mechanismů, které budou popsány v následujících kapitolách.

Složitější a zajímavější podoba vztahu může mít unimodální průběh, kdy při celkově nízkých hodnotách heterogenity má zvyšující se heterogenita na druhovou bohatost vliv pozitivní. Po dosažení určité hodnoty heterogenity se však vztah mění a druhová bohatost se začne snižovat. Ve výsledku je pak druhová bohatost nejvyšší ve středních hodnotách heterogenity (Kadmon & Allouche, 2007). Pozice bodu, kdy se vztah láme, pak může být v různých hodnotách heterogenity s ohledem na to, o jaký systém se jedná a jaké další environmentální podmínky zde na organismy působí (znázorněno na obrázku 1). Vliv také mají vlastnosti přítomných druhů, jako je například šířka niky (Allouche et al., 2012; Kadmon & Allouche, 2007).

Výše zmíněné vztahy se také mohou kombinovat. Například je možná situace, kdy má nízká heterogenita prostředí na zkoumané organismy pozitivní vliv a druhová diverzita stoupá, ale ve vyšších hodnotách heterogenity prostředí pozitivní vliv vymizí a počet druhů zůstává neměnný (Maskell et al., 2023). Častým problémem empirických studií je také fakt, že na určitých prostorových škálách či při určitém rozsahu podmínek prostředí je možné detekovat pouze část vztahu, a tak se např. unimodální



vztah může jevit jako vztah pozitivní (Allouche et al., 2012). Tomuto problému se budou věnovat pozdější kapitoly.



Obrázek 1: Tvar unimodální křivky může být mezi systémy, zde představovanými různými barvami, různého tvaru.

## 2. Mechanismy zodpovědné za alternativní vztahy heterogenity prostředí a druhové diverzity

### 2.1. Intermediate heterogeneity hypothesis

První hypotézou, kterou je třeba krátce popsat, je „intermediate heterogeneity hypothesis“ (dále jako IHH). Popisuje efekt heterogenity, kdy je biodiverzita systému ovlivněna pozitivně jen do určitého bodu. V momentě, kdy je prostředí prostorově velmi komplexní, jednotlivé plochy se v daném prostředí zmenšují a roste množství předělů mezi jednotlivými typy prostředí. To vše má negativní vliv na biodiverzitu a ta klesá. Obecně je tedy druhová diverzita společenstva nejvyšší ve středních hodnotách heterogenity (Fahrig et al., 2011). Tato optimální hodnota heterogenity, pro co nejvyšší druhovou bohatost, může však být v konkrétních případech posunuta i do vysokých hodnot heterogenity prostředí. Příkladem může být vztah lokální druhové diverzity rostlin a prostorové heterogenity lesa Francouzských Alp, kde i ve vysokých hodnotách heterogenity lesa byly jednotlivé části biotopu dostatečně velké pro udržení větší druhové diverzity (Redon et al., 2014).

Tato hypotéza byla také prokázána například na populacích motýlů v zemědělské krajině východní části Ontaria v Kanadě. Početnost motýlů klesla při vysokých hodnotách kompoziční heterogenity prostředí (tj. prostředí je tvořeno různými typy biotopů (Fahrig et al., 2011)), přestože se jednalo o druhy využívající více typů biotopu, což by teoreticky mělo vést k jejímu zvyšování. Jev autoři vysvětlují menší dostupností konkrétních zdrojů, způsobenou právě zmenšením dílčích typů biotopu (Flick et al., 2012). Popsanou hypotézou byla také vysvětlena druhová bohatost střevlíkovitých brouků (*Caraboidea*) ve studii biodiverzity zelených střech v městském prostředí. Sledovány byly i plochy zeleně na zemi, kde byla prokázána největší druhová bohatost střevlíkovitých právě na středně heterogenních plochách (Braaker et al., 2017). Dobrý teoretický základ pro tuto hypotézu poskytlo i modelování tzv. polymorfismu hraničních oblastí biotopu, kde byla využita limitovaná migrace a zrnitost na vyjádření střední heterogenity prostředí. I tento model prokázal nejvyšší druhovou diverzitu právě ve středních hodnotách heterogenity (Débarre & Lenormand, 2011).

### 2.2. Area heterogeneity trade-off

Hypotéza „area heterogeneity trade-off“ (dále jako AHTO) vychází ze dvou teorií: teorie ostrovní biogeografie MacArthura a Wilsona (1967) a teorie ekologické niky Hutchinsona (1957). Dle teorie ostrovní biogeografie je druhová bohatost ostrova dána jeho velikostí a izolovaností, které ovlivňují imigraci a extinkci druhů (MacArthur & Wilson, 2001). Teorie niky pak popisuje podmínky prostředí, které druh potřebuje k udržení životaschopné populace (Hutchinson, 1957). Na základě prvků z obou těchto teorií vytvářejí v roce 2007 Ronen Kadmon a Omri Allouche model, který prokazuje alternativní možnosti k monotónnímu pozitivnímu vztahu druhové bohatosti a heterogenity prostředí. Touto alternativou může být například vztah monotónně negativní nebo dokonce nemonotónní. Později autoři

navrhují AHTO, tedy trade-off mezi heterogenitou prostředí a velikostí životního prostoru pro jednotlivé populace, který by obecně vedl k unimodálnímu průběhu vztahu mezi druhovou bohatostí a heterogenitou prostředí (Allouche et al., 2012). Dle této hypotézy platí, že heterogenita prostředí má pozitivní vliv na druhovou bohatost, ale pouze při nižších hodnotách heterogenity. Na rozdíl od IHH postuluje proces, který za tímto vlivem heterogenity stojí. Čím je prostředí prostorově různorodější, musí se jednotlivé plochy s konkrétními podmínkami v biotopu dané velikosti zmenšovat, což vede i ke zmenšování populací jednotlivých druhů (Allouche et al., 2012). Menší populace jsou náchylnější ke stochastickým extinkcím, tedy vyhynutí vlivem náhodných procesů (McKinney, 1997), a celková druhová bohatost se snižuje.

Z existence tohoto trade-off lze vyvodit několik předpokladů. Za prvé, se zvyšující se heterogenitou se bude zmenšovat průměrná velikost populace jednotlivých druhů a bude se zvyšovat počet extinkcí v systému (Allouche et al., 2012). Se zmenšujícími se populacemi také dochází ke zmenšování velikosti celého společenstva (Ben-Hur & Kadmon, 2020). Za druhé, na průběh vztahu mají vliv také požadavky druhu, tedy šířka jejich niky. Druhy s užší nikou, neschopné se snadno přizpůsobit různorodým podmínkám, jsou více limitovány prostorem, a tedy jsou citlivější k tomuto fenoménu a jejich počty budou klesat při zvyšování heterogenity. Zároveň by se měly zvyšovat počty druhů se širokou nikou. Tyto předpoklady byly testovány a potvrzeny na datech o distribuci hnízdících ptáků Katalánska (Allouche et al., 2012). Předpoklady jsou však velmi obecné a v přírodních systémech je průběh vztahu velmi specifický danému společenství a jeho podmínkám. Působí zde další vlivy jako například prostorová škála, na které je vztah zaznamenáván, či reprodukční schopnost druhů (Allouche et al., 2012).

Působení trade-off mezi heterogenitou prostředí a životním prostorem je dáno také velikostí biotopu (Allouche et al., 2012). K prokázání vlivu velikosti biotopu byl sestaven experimentální vodní mesokosmos, kde byla sledována druhová diverzita zooplanktonu. Heterogenita sladkovodního prostředí byla vytvořena přítomností dravých ryb (*Gambusia affinis*) (Schuler et al., 2017). Dravé ryby vytvářejí heterogenitu mozaikovitého charakteru, jelikož mají tendence se zdržovat na určitém místě vodního biotopu (Batzer, 2013; Wellborn et al., 1996). Malé mesokosmy o objemu 300 l i velké o objemu 900 l byly rozděleny porézní bariérou, která umožňovala kontrolu nad výskytem dravých ryb, ale nijak nelimitovala disperzi zooplanktonu. Homogenní mesokosmy byly buď bez ryb nebo měly ryby přístup ke všem jeho částem. Výsledky prokázaly navýšení druhové diverzity se zvýšenou heterogenitou ve velkých mesokosmech. V malých meskosmech nemělo zvýšení heterogenity vliv na druhovou diverzitu, ale pravděpodobně došlo ke ztrátě vzácných druhů s úzkou nikou (Schuler et al., 2017). Závislost AHTO na velikosti biotopu prokázaly také simulace, kde se pokles diverzity projevil pouze na malých plochách. Další důležitou vlastností těchto ploch byla jejich izolovanost na gradientu podmínek prostředí, což lze také vnímat jako nevhodnost okolních biotopů ke kolonizaci. Právě malé, pro populace zásadní plochy znamenají větší pravděpodobnost stochastických extinkcí (Malanson et al., 2023). Co je považováno za

malý biotop, je dáno organismy, které ho obývají. Trade-off pravděpodobně působí i na mikroskopické úrovni. Ve studii půdních společenstev bakterií v okolí Alpských ledovců byla pozorována fluktuace diverzity v křemičité půdě, která byla považována za více heterogenní než zbylé sledované půdy (Meola et al., 2014). Za předpokladu, že druhová, a tedy genetická rozmanitost bakteriálního společenstva je vysoká, je společenstvo odolnější vůči invazi jiných druhů, jelikož obsazuje více nik (Jousset et al., 2011). V případě této studie však byla společenstva k invazi náchylnější, což by naznačovalo zmenšené populace oproti homogennějším půdám (Meola et al., 2014).

S úbytkem prostoru pro jednotlivé populace ještě navíc souvisí i úbytek specifických zdrojů. Tím lze vysvětlit například úbytek lesní alfa diverzity ve studii dělané v Karpatech. Byla sledována lesní heterogenita a vývoj alfa, beta a gama diverzity během 40 let. Kromě dalších změn zde prokázali úbytek alfa diverzity s nárůstem prostorové heterogenity lesa ke konci sledovaného období (Bugno-Pogoda et al., 2021).

### 2.2.1. Ecological drift hypothesis

V experimentálních podmínkách se ukázalo, že AHTO může mít i pozitivní efekt na druhovou bohatost ekosystému. Byla vytvořena metaspolečenstva jednoletých rostlin, složená z osmi společenstev pěstovaných v boxech o velikosti 0,5×0,5 m. Boxy měly různou hloubku půdy a různé ošetření jako jsou odlišné typy hnojení. Kombinací těchto boxů byl vytvořen různý stupeň heterogenity u pozorovaných metaspolečenstev. Pomocí přístupu, který umožnil odhalit efekt AHTO nezávisle na působení celkové heterogenity, bylo v tomto uměle vytvořeném systému odhaleno, že zmenšující se životní prostor organismů při zvyšující se heterogenitě prostoru může navyšovat druhovou bohatost, i při vysokých hodnotách heterogenity, a to působením ekologického driftu (Ben-Hur & Kadmon, 2020). Ekologický drift je proces, který vede ke změně druhové diverzity společenstva vlivem náhodných událostí (Hubbell, 2001). Byla navržena „ecological drift hypothesis“, která popisuje efekt zmenšené velikosti jednotlivých mikrobiotopů a zmenšených populací jednotlivých druhů, který vede k posílení ekologického driftu. Pozitivní působení ekologického driftu na druhovou bohatost může převážit negativní vliv jiných stochastických procesů (Ben-Hur & Kadmon, 2020). Navíc, ekologický drift v menších populacích potlačuje deterministické procesy jako je konkurenční vyloučení a umožňuje tak udržení druhů konkurenčně slabších (Orrock & Watling, 2010). V již popsáném experimentu na jednoletých rostlinách se efekt ekologického driftu projevil úbytkem konkurenčně nejsilnějšího druhu při nejvyšších hodnotách heterogenity. Tento fenomén také dokazuje, že nárůst druhové bohatosti s rostoucí prostorovou heterogenitou, nelze považovat za nepřítomnost působení AHTO. Zda bude vliv zmenšování životního prostoru negativní či pozitivní může být dáno například rozdílem v konkurenčních vlastnostech druhů tvořící společenstvo. Je však důležité podotknout, že se jedná o experimentální podmínky malé prostorové škály a je tedy obtížné zobecnit platnost pozitivního vlivu AHTO na druhovou bohatost přírodních systémů (Ben-Hur & Kadmon, 2020).

### 2.2.2. Kritika původního modelu

Navržený model AHTO se setkal s množstvím kritiky. Jedním z kritizovaných předpokladů modelu byl fakt, že druhy mohou obývat pouze jeden typ prostředí (Allouche a Kadmon 2007). Protiargumentem bylo, že takový předpoklad je pro reálné systémy nerealistický a po potřebné úpravě modelu je vztah druhové bohatosti vůči heterogenitě prostředí téměř vždy pozitivní. Autoři dokonce tvrdí, že vztah nikdy nemůže být negativní (Hortal et al., 2009, 2013). Množství kritiky se objevilo i k empirickým testům teorie (Allouche et al., 2012). Zvýšený počet extinkcí byl dle jiných autorů dán pouze rozdílem ve sběru dat mezi jednotlivými výzkumy. Dále také poukázali na rozdíly mezi typy biotopu, které nebral původní test v potaz (Carnicer et al., 2013). Diskuze o platnosti modelu pokračovala dohady o způsobu měření niky a reakci různých skupin organismů (Allouche et al., 2013). I přes zmíněnou kritiku byl unimodální průběh vztahu druhové bohatosti a heterogenity prostředí několikrát prokázán na různých systémech (např. Farwell et al., 2020; Chocron et al., 2015; Khan et al., 2023).

### 2.3. Microfragmentation concept

Na model, ze kterého vychází AHTO (Kadmon & Allouche, 2007), navazují v roce 2010 Tamme et al. s konceptem mikrofragmentace. Popisují negativní působení izolace na jednotlivé biotopy při zvyšující se heterogenitě prostředí, který by vedl k poklesu druhové diverzity (Tamme et al., 2010). Efekt fragmentace prostředí na malé prostorové škále je podobný jako její efekt na úrovni krajiny, kde dochází ke zmenšování obyvatelné plochy pro organismy, izolaci ploch a přibývání hraničních oblastí. Izolace fragmentů pak znesnadňuje jejich rekolonizaci (Haddad et al., 2015). Fragmentace má ale i určitý pozitivní efekt na druhovou diverzitu, jelikož prostorová izolace dílčích ploch stanoviště umožňuje soužití druhů i s velmi podobnou nikou (Shmida & Wilson, 1985).

Působení mikrofragmentace bylo dokázáno v simulovaných systémech, kde vedla k unimodálním či negativním vztahům druhové diverzity a prostorové různorodosti podle velikosti niky druhů tvořících simulované společenstvo (Laanisto et al., 2013). Konceptem mikrofragmentace lze také vysvětlit velmi slabý pozitivní vztah mezi druhovou diverzitou rostlin a heterogenitou abiotických podmínek, zaznamenaný ve studii prováděné na lesních mokřadech České republiky. Byl zkoumán vztah druhové diverzity různých druhů bylin a mechorostů a heterogenity pH, vyvýšení a světelných podmínek v prostoru. Přestože celková druhová diverzita rostlin zkoumaného společenstva odpovídala na různorodé podmínky prostředí pozitivně ve většině případů, vliv byl nečekaně slabý. Především vzhledem k tomu, že autoři prokázali různá optima environmentálních podmínek pro jednotlivé sledované druhy, což by značilo odlišnost jejich nik (Douda et al., 2012).

V reálném experimentu, kde byl koncept mikrofragmentace přímo testován, však jeho působení nedokázali. Byly vytvořeny mesokosmy pro společenstva lučních rostlin v boxech o velikosti 25×25 cm, odlišné heterogenity zprostředkované různou neuspořádaností a úrodností půdy. Tyto boxy byly

porovnávány s homogenními společenstvy se třemi typy půdy dle úrodnosti. Za předpokladu působení mikrofragmentace měla být druhová diverzita nižší než v homogenních společenstvech, což prokázáno nebylo (Gazol et al., 2013).

Způsob, jakým bude ovlivněna druhová bohatost fragmentací, je dán také schopností disperze druhů. Jeden teoretický model ukázal stálý negativní efekt zvýšené disperze na druhovou bohatost. Na základě tohoto modelu autoři dokonce považují schopnost disperze druhů za důležitější faktor, než jakým je konfigurační heterogenita prostředí (tj. vzájemné uspořádání různých typů biotopu v prostoru). Efekt disperze byl obzvláště výrazný ve velmi heterogenním prostředí, kde její navyšování vedlo ke změně vztahu druhové bohatosti a heterogenity prostředí z pozitivního na unimodální (Ben-Hur & Kadmon, 2020). Při větší disperzi propagulí mimo původní území druhu se zvyšuje pravděpodobnost, že se druhy dostávají do nevhodných podmínek (Laanisto et al., 2013; citováno dle Ben-Hur & Kadmon, 2020). Je zde samozřejmě i pravděpodobnost rozšíření na nová vhodná stanoviště, ale obecně tato výhoda nepřevažuje negativní následky ztráty propagulí na nevhodných stanovištích. Toto samozřejmě platí pouze v případě, kdy sledujeme disperzi náhodnou. Efekt disperze bude jiný v případě, že si druhy mohou vybírat preferovaný habitat (Ben-Hur & Kadmon, 2020). Vysoká schopnost disperze druhů také tlumí již zmíněný pozitivní efekt fragmentace na soužití druhů podobné niky (Fahrig et al., 2011). To bylo dokázáno i tím, že v teoretických modelech měnila snížená schopnost disperze působení fragmentace z negativního na pozitivní (Ben-Hur & Kadmon, 2020).

## 2.4. Vliv šířky niky organismů na vztah heterogenity prostředí a druhové diverzity

Jak již bylo zmíněno, šířka niky sledovaných druhů výrazně ovlivňuje průběh vztahu mezi heterogenitou prostředí a druhovou diverzitou. Obecným předpokladem je, že zvětšující se šířka niky posouvá hodnotu maximální druhové diverzity do vyšších hodnot heterogenity (Allouche et al., 2012). Široká nika umožňuje druhům prosperovat v širší škále podmínek, a tak je efekt heterogenity prostředí na jednotlivé druhy slabší (Ben-Hur & Kadmon, 2020).

Vliv niky je však pravděpodobně složitější a různé empirické studie a modely se ve svých výsledcích neshodují. Ve studii zaměřené na druhovou bohatost rostlin zemědělských oblastí mírného pásu bylo zjištěno, že šířka niky negativně koreluje s heterogenitou prostředí. Pro celkový vztah heterogenity prostředí a druhové diverzity byly pak rozhodující druhy se širokou nikou. Druhy s úzkou nikou byly vzácné a ubývaly s intenzitou využití zemědělských ploch, což by v budoucnu mohlo ovlivnit rozhodování ohledně ochrany biodiverzity (Maskell et al., 2023). Šířka niky také zpomaluje zmenšování populací jednotlivých druhů při zvyšující se heterogenitě (Ben-Hur & Kadmon, 2020). V simulovaných systémech se pak ukazují možné reakce druhové diverzity celého společenstva na zvyšující se heterogenitu v závislosti na jeho druhovém složení, tedy poměru specialistů, druhů s úzkou nikou, a generalistů, druhů se širokou nikou. Laanisto et al. (2013) vygenerovali šachovnicové prostředí

s jednotvárnými oblastmi o různých velikostech a následně modelovali reakce společenstev různého složení. Společenstvo tvořené z většiny specialisty vykazovalo unimodální vztah, zatímco společenstva s převahou generalistů na heterogenitu nereagovala. Smíšená společenstva tvořená poměrem generalistů a specialistů pak vykazovala negativní vztah druhové diverzity a prostorové heterogenity. V této simulaci také často došlo k vymření specialistů ve vysokých hodnotách heterogenity (Laanisto et al., 2013).

Dalším faktorem, který zde může hrát roli, je míra imigrace. Ta může přímo interagovat se šířkou niky, což bylo ukázáno na simulovaných metaspolečenstvech. Avi Bar-Massada (2015) navrhl model, pomocí kterého simuloval dynamiku metaspolečenstev v nesourodé krajině, kde kombinace různé míry imigrace a šířky niky metapopulací vykazovaly různé odpovědi na heterogenitu prostředí vyjádřenou velikostí, počtem a typem biotopu jednotlivých oblastí. Obecně metaspolečenstva s vysokou mírou imigrace měla mnohem nižší druhovou bohatost než metaspolečenstva s nízkou mírou imigrace. Metaspolečenstva složená z druhů s úzkou nikou reagovala na zvyšující se heterogenitu prostředí pozitivně bez ohledu na míru imigrace, ale při rozšíření niky pozitivní vztah ustoupil unimodálnímu průběhu v případě, že míra imigrace byla nízká až střední. Vysoká míra imigrace vedla k pozitivnímu vztahu i v případě metaspolečenstva složeného z generalistů, ale celková druhová bohatost byla nižší než u společenstev s nižší mírou imigrace (Bar-Massada, 2015). Je tedy možné, že velká míra imigrace zmírňuje negativní působení heterogenity.

Šířka niky interaguje i s mírou náhodné disperze propagulí sesilných druhů. Při nízké a střední disperzi nemá rozšiřování niky v teoretických modelech vliv na druhovou bohatost. Když je však míra disperze vysoká, rozšiřování niky vede ke změně vztahu druhové diverzity a heterogenity prostředí na pozitivní (Ben-Hur & Kadmon, 2020).

#### 2.4.1. Endemismus a druhy původní a nepůvodní

Výzkum funkční diverzity semenných rostlin Kanárských ostrovů odhalil odlišné reakce druhů na různé faktory prostředí v závislosti na jejich původu. Druhy byly rozděleny na endemity, druhy původní neendemické a druhy nepůvodní. U každé z těchto skupin byla sledována závislost jejich funkční diverzity na podmínkách prostředí jako je například izolace ostrova, geologické stáří podkladu a zde relevantní topografická heterogenita. Výsledky prokázaly negativní vztah mezi funkční diverzitou endemických druhů a topografickou heterogenitou, zatímco vztah u neendemických a nepůvodních druhů byl nesignifikantní. Navíc, i přes nesignifikantní výsledek, je zajímavé, že průběh vztahu topografické rozmanitosti a diverzity nepůvodních druhů měl podobu konvexní křivky. Signifikantní negativní vztah endemitů naznačuje jejich větší citlivost k trade-off mezi velikostí plochy a heterogenitou prostředí, což by mohlo být dáno užší nikou než u druhů neendemických, a tedy vázaností na specifický biotop. Se zmenšující se plochou tohoto specifického biotopu pak ubývají i endemické druhy, které ho obývají. Je však nutné podotknout, že byl sledován pouze jeden typ

diverzity, a to diverzita funkční. Vlivem izolace vyvolané heterogenitou prostředí by mohlo docházet ke speciaci a nárůstu druhové diverzity v čase (Hanz et al., 2022). Odlišná reakce endemických a neendemických druhů na různé faktory prostředí byla prokázána i na ptácích z čeledi mravenčíkovitých (*Formicariidae*). Zatímco druhová bohatost druhů endemických vykazovala pozitivní vztah se všemi sledovanými aspekty heterogenity prostředí, u druhů neendemických byl prokázán i negativní vztah s variací nadmořské výšky na několika prostorových škálách. Dalším zajímavým zjištěním bylo také to, že celková druhová bohatost sledovaných druhů neměla vztah s heterogenitou biotopu žádný (Durães & Bette, 2004).

## 2.5. Další možné faktory a procesy ovlivňující vztah

### 2.5.1. Efekt heterogenity na průměrnou hodnotu environmentálních faktorů

Již zmíněné mechanismy, jako trade-off mezi velikostí plochy a heterogenitou prostředí či mikrofragmentace, fungují v situaci, kdy jednotlivé heterogenní oblasti jsou větší než organismy ve společenstvu. Může se však stát, že prostředí je heterogenní na menší prostorové úrovni než organismy v něm žijící. Dobrým příkladem je různorodé rozmístění živin v půdě, kdy rostliny s dostatečně velkým kořenovým systémem mohou využívat hned několik míst s potřebnými zdroji najednou. V tomto případě heterogenita prostředí působí na druhovou bohatost odlišným způsobem, a to nepřímo změnou průměrných hodnot jednotlivých faktorů daného stanoviště. Například i malé oblasti půdy s nižším pH vedou k celkovému snížení průměrného pH půdy celého stanoviště, což může vést ke změně druhového složení a bohatosti společenstva (Tamme et al., 2010).

Ve studii druhové bohatosti rostlinných společenstev alpínského prostředí nebyl prokázán pozitivní vztah s heterogenitou prostředí na malé prostorové škále. Autoři využili mikrotopografii čtverců o velikosti 1 m<sup>2</sup> jako měřítko heterogenity, čímž i nepřímo zahrnuli heterogenitu v rozmístění zdrojů v půdě. Popsaný vliv heterogenity na celkové abiotické podmínky stanoviště by zde mohl vytvářet limitující faktory, které znemožňují nárůst druhové bohatosti rostlin i přes velkou heterogenitu prostředí (Rose & Malanson, 2012).

### 2.5.2. Adaptace organismu na heterogenitu prostředí samotnou

Adaptace organismu na heterogenitu jako vlastnost prostředí by mohla být dalším faktorem ovlivňujícím vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti. Pokud by některý z druhů byl lépe přizpůsoben různorodým podmínkám, mohlo by dojít ke konkurenčnímu vyloučení hůře adaptovaných druhů, a tedy snižování druhové bohatosti (Tamme et al., 2010).

Příkladem takového přizpůsobení je velikost kořenového systému rostlin. Rostliny, které musí zdroje vyhledávat v heterogenním prostředí mají větší kořenové systémy (Hutchings et al., 2000). V rostlinných společenstvech dochází ke kompetici o zdroje pod povrchem, což i nepřímo ovlivňuje kompetici o sluneční záření, jelikož rostliny úspěšnější v získávání živin mohou investovat více do nadzemních částí (Stevens & Carson, 2002). Toto bylo dokázáno v již zmíněném experimentu na umělé



vytvořených společenstvech lučních rostlin v boxech 25×25 cm. Byly vytvořeny dva typy heterogenních společenstev pomocí patchů s různě úrodnou půdou. Jeden typ byl rozdělen na čtverce větší než pěstované organismy, druhý typ měl tyto čtverce menší. V boxech s heterogenitou na prostorové úrovni menší, než byly zkoumané rostliny, byla druhová diverzita menší než v homogenním společenstvu se stejnou celkovou úrodností půdy. Co víc, rostliny v neúrodných částech heterogenního ošetření měly větší biomasu nadzemních i podzemních částí než rostliny v neúrodné půdě homogenního ošetření. Mezi úseky s úrodnou půdou nebyl mezi ošetřeními rozdíl (Gazol et al., 2013).

### 2.5.3. Pozice společenstva na gradientu podmínek prostředí

Prostorově heterogenní prostředí poskytuje škálu různorodých podmínek, které však nemusí nutně navyšovat druhovou bohatost, jelikož zde hrají roli i celkové podmínky prostředí na krajinné úrovni. Kolik druhů se na daném heterogenním stanovišti udrží, je částečně určeno vztahem drsnosti prostředí (environmental severity) a druhové bohatosti, což znamená, že podoba vztahu heterogenity prostředí a druhové bohatosti by se měla měnit podle pozice společenstva na environmentálním gradientu. Byl vytvořen model, kde vztah drsnosti prostředí a druhové bohatosti byl unimodální v prostorově homogenním prostředí. Environmentální gradient byl zde vytvořen jako gradient dostupnosti zdrojů, který má negativní vztah k environmentální drsnosti. Následně byl simulován vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti v různých hodnotách průměrné drsnosti prostředí. Výsledky prokázaly slabý pozitivní trend mezi druhovou bohatostí a heterogenitou prostředí na obou koncích gradientu podmínek prostředí, zatímco ve středních hodnotách byl vztah unimodální. Možným vysvětlením zjištění je fakt, že heterogenní prostředí vytváří různorodé oblasti s odlišnými hodnotami drsnosti prostředí. Tyto odlišné oblasti biotopu mohou přinášet vhodnější nebo naopak drsnější podmínky, které mohou celkovou druhovou bohatost zvyšovat či snižovat. Finální podoba vztahu pak záleží na celkových podmínkách prostředí, tedy pozici společenstva na gradientu podmínek, a na hodnotách environmentální drsnosti jednotlivých částí biotopu (Yang et al., 2015).

Náročností podmínek prostředí na přežití druhů by mohly být vysvětleny nalezené unimodální vztahy v analýze druhové bohatosti v závislosti na jednotlivé aspekty heterogenity lesa mírného pásu. Sledována byla druhová bohatost několika skupin rostlin, hub a živočichů a bylo zaznamenáno množství unimodálních vztahů, které, kromě dvou, nelze vysvětlit pomocí AHTO, jelikož velikosti populací druhů zůstaly neměnné i při snižující se druhové bohatosti. Tyto unimodální vztahy by mohly být dány právě mírnými podmínkami lesa mírného pásu, kde heterogenita může způsobovat vychýlení podmínek pro organismy pozitivním i negativním směrem (Heidrich et al., 2020). Pozice společenstva na gradientu podmínek prostředí byla také uvedena jako jeden z faktorů ovlivňující negativní působení AHTO (Ben-Hur & Kadmon, 2020).

#### 2.5.4. Okolní struktury

Jedna ze studií vlivu rozmanitosti polních plodin na druhovou diverzitu testovala i vliv okolní vegetace. Dle hypotézy, kterou navrhly Khan et al. (2023) mělo množství polopřirozené vegetace sdílející hranice se zkoumanými poli určovat, zda převáží efekt nových nik díky heterogenitě polí nebo efekt zmenšené plochy každé z pěstovaných plodin. V případě, že v okolí chybí rozmanitá přirozená vegetace, obživa a rozmnožování druhů závisí pouze na typech přítomné plodiny. Tehdy by větší roli měla hrát plocha každého pole s určitou plodinou. Autorky zaznamenaly signifikantní unimodální průběh vztahu druhové bohatosti a diverzity prostředí a také silnou interakci s množstvím sousedící polopřirozené vegetace. Při nedostatku přirozeného habitatu v okolí byl efekt polní heterogenity na druhovou bohatost negativní, zatímco při jeho dostatku měla polní heterogenita pozitivní efekt na druhovou bohatost (Khan et al., 2023). Podobným případem, kde kontext celé krajiny měnil vztah heterogenity a druhové bohatosti, byla studie druhové bohatosti ptáků Austrálie. Heterogenita křovin měla pozitivní efekt na druhovou bohatost pouze v případě, že se v okolí vyskytovaly vysoké stromy. Pokud byl porost celkově nízký, byl vliv heterogenity křovin negativní (Stirnemann et al., 2015).

### 3. Vliv zvolené metodiky na zaznamenání nepozitivních vztahů heterogenity prostředí a druhové diverzity

Důkazy pro nepozitivní vztahy druhové bohatosti a prostorové různorodosti prostředí se v signifikantní míře objevují až v posledních letech. Možných důvodů pro tento dlouhodobý nedostatek důkazů je hned několik. Jednou z možností je, že podmínky přírodních společenstev často nedosahují takových úrovní, aby se projevil negativní efekt již dříve popsanych procesů, jako je například postupné zmenšování životního prostoru (Kadmon & Allouche, 2007). Na zjištěný vztah heterogenity prostředí mají také velký vliv například zvolené parametry studie či experimentálních podmínek, jako je definice heterogenity nebo prostorová škála (Tews et al., 2004).

Dalším odůvodněním, které u některých autorů vyvolalo negativní reakci, je zaujatost vůči alternativním výsledkům vztahu. Touto preferencí k publikování pozitivních vztahů odůvodňují jejich převahu například Tews et al. (2004). Allouche a Kadmon (2007) pak uvádějí několik studií, kde byl unimodální vztah mezi druhovou diverzitou a heterogenitou prostředí z různých důvodů ignorován či prohlášen za chybu. Příkladem takto kritizované studie bylo sledování rozložení a druhové diverzity několika skupin živočichů v závislosti na druhové diverzitě stromů Severní Ameriky. Ve výsledku bylo prokázáno několik pozitivních vztahů, ale také dva vztahy, které mají spíše unimodální tvar, konkrétně u savců (*Mammalia*) a ptáků. Tyto vztahy však byly autorem označeny za irelevantní, z důvodu, že druhová diverzita těchto skupin nesouvisí s druhovou bohatostí stromů (Currie, 1991). Tento názor ohledně zaujatého publikování se však setkal s nesouhlasem. Hortal et al. (2009) argumentuje, že analýza, kterou provedl Currie na druhové diverzitě stromů, není studií heterogenity prostředí. Navíc považují upřednostňování pozitivních vztahů za nepravděpodobné (Hortal et al., 2009).

#### 3.1. Vliv prostorové škály

Studie prováděná na jediném systému, může přinést odlišné výsledky na různých prostorových škálách snímání heterogenity prostředí a druhové bohatosti (např. Khan et al., 2023). Ze skutečnosti, že tento jev je velmi častý, lze vyvodit, že prostorová škála má na zaznamenaný vztah vliv. Výběr adekvátní prostorové škály je zásadní z několika důvodů (Tews et al., 2004). Prostorová škála musí odpovídat zvolené proměnné, určující prostorovou heterogenitu prostředí (Grimm & Wissel, 1997). Dále je důležité brát v potaz, že konkrétní taxonomické skupiny mají určitý rozsah pohybu a využívají specifické prostorové struktury (Tews et al., 2004). I v případě sesilných organismů je heterogenita vnímána na různé prostorové škále. Pokud je zvolena příliš velká prostorová škála, pozorovaná oblast může zahrnovat více typů společenstev, která by ve skutečnosti měla být studována zvlášť (Tamme et al., 2010). Odlišná reakce různých skupin živočichů na heterogenitu prostředí vzhledem k prostorové škále byla dokázána například na obojživelnících (*Amphibia*), plazech (*Reptilia*) a pěvcích (*Passeriformes*) Pyrenejského poloostrova. Celá studie byla prováděna na velkých prostorových škálách

a to 10×10 km a 50×50 km. Na škále 10×10 km byl vztah druhové bohatosti všech skupin a heterogenity prostředí pozitivní, zatímco na škále 50×50 km se s heterogenitou zvyšovala pouze druhová bohatost pěvců (Martins et al., 2014). Samozřejmě jsou i jiné názory o důležitosti prostorové škály. Z analýzy, kterou prováděli Seiferling et al. (2014) vyplývá, že prostorová škála nemá vliv na směr a tvar vztahu, ale pouze na jeho sílu.

Obecně se předpokládá, že na větších prostorových škálách je větší pravděpodobnost zaznamenání pozitivního vztahu (Stein et al., 2014; Tamme et al., 2010). Během metaanalýzy experimentů i výzkumů přírodních systémů, kterou prováděli Tamme et al. (2010), nebyly odhaleny žádné pozitivní vztahy při použití malé prostorové škály. Jeremy T. Lundholm (2009) dokonce ve své práci označil za hraniční škálu 600 m<sup>2</sup>, nad kterou je většina vztahů druhové bohatosti rostlin a heterogenity prostředí pozitivních. Vliv měření z různých vzdáleností byl testován také v již zmíněné studii, kterou dělaly Khan et al. (2023) na diverzitě polních plodin. Při jednom typu měření byla druhová diverzita zaznamenávána na stejném místě, jako heterogenita prostředí. Studované prostředí pak bylo rozděleno do koncentrických kruhů po 250 m. Další měření heterogenity byla prováděna v různých vzdálenostech až do 6,5 km od bodu zaznamenání druhové diverzity. Díky tomuto velkému rozsahu byl zahrnut i kontext okolní krajiny. Bylo zjištěno, že v malých a středních prostorových škálách byl vliv diverzity plodin na druhovou diverzitu negativní, zatímco na velké škále byl vztah unimodální. Navíc se zvětšující se vzdáleností od měření druhové diverzity se inflexní bod posunul do vyšších hodnot heterogenity. Tyto různorodé výsledky za využití odlišných prostorových škál by mohly být vysvětlením nesrovnalostí mezi výzkumy polní diverzity (Khan et al., 2023). Předpoklad také potvrdili na diverzitě stromů Evropy a jejím vztahu k rozsahu nadmořské výšky. Pokud byla heterogenita krajiny snímána na krajinné úrovni, vztah byl pozitivní. Ve chvíli, kdy však využili jemnější snímání o poloměru 500 m, byl zjištěný vztah negativní (Graham et al., 2023).

Typ stanoviště má také zásadní vliv na vztah druhové bohatosti a prostorové heterogenity. Pokud tedy budeme vztah sledovat na dvou úrovních, uvnitř jednoho biotopu a na krajinné úrovni, dostaneme rozdílné výsledky. Studie druhové bohatosti ptačích populací v závislosti na dvou typech heterogenity prostředí ukázala odlišný průběh vztahu v různých biotopech za využití dvou prostorových škál. Sledovanými biotopy byly pastviny, savany a lesy. Na krajinné úrovni byl prokázán unimodální vztah druhové bohatosti a výškové rozmanitosti olistění, ale na úrovni jednotlivých biotopů byl tento vztah prokazatelný pouze na savaně. Možným vysvětlením je fakt, že ve zbylých biotopech heterogenita, zde výšková rozmanitost olistění, nedosahovala takových hodnot, aby se projevilo její negativní působení. Podobná situace nastala u zjištěného pozitivního vztahu s rozmanitostí vegetace na krajinné úrovni. Tento pozitivní vliv setrval na úrovni habitatu pouze na pastvinách a v lese, zatímco na savaně nebyl prokázán žádný vliv diverzity vegetace (Bar-Massada & Wood, 2014).

Studie prováděná na diverzitě a prostorové heterogenitě lesa Francouzských Alp ukázala, kromě podpory pro IHH, možnost souvislosti prostorové škály a níky druhu, která by pak následně ovlivnila vztah heterogenity prostředí a druhové diverzity (Redon et al., 2014). Zda se druh chová jako specialista či generalista závisí na prostorové škále, jelikož druh může prosperovat v široké škále podmínek uvnitř určitého biotopu, ale zároveň být striktně vázaný na tento konkrétní biotop jako celek (Devictor et al., 2010).

### 3.1.1. Keystone structures

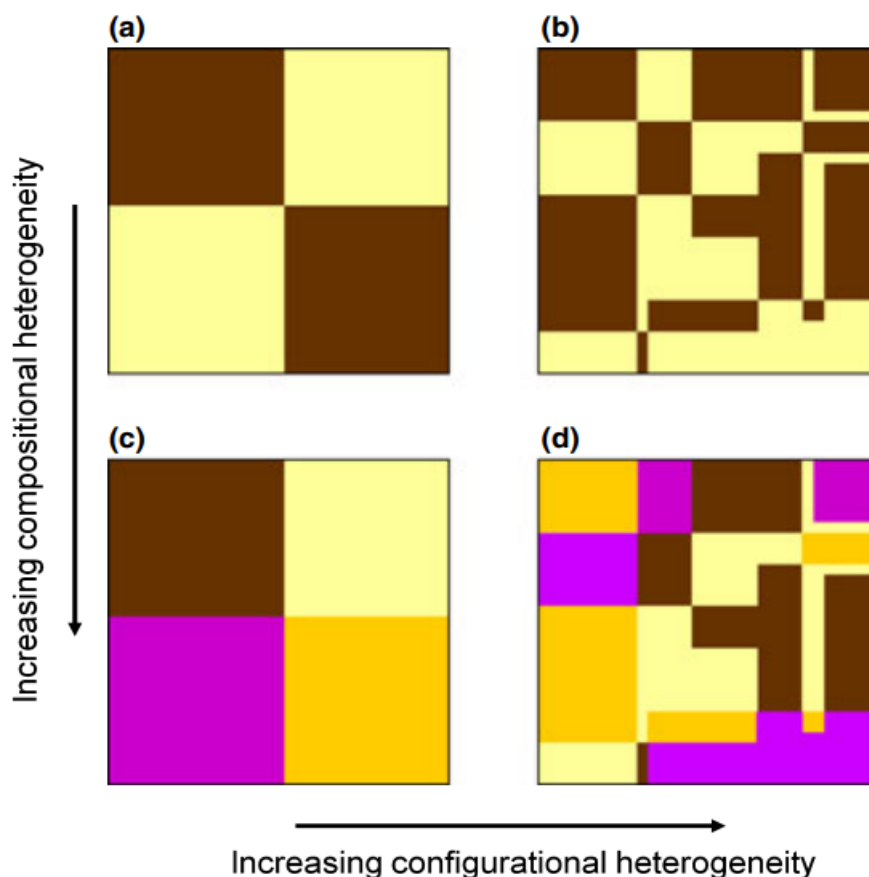
Při přezkoumání dostupných výsledků výzkumů vztahu heterogenity prostředí a druhové diverzity do roku 2003 se ukázalo, že pro určitá společenstva existuje konkrétní prostorová škála, na které lze detekovat nejsilnější vliv heterogenity prostředí na druhovou diverzitu. Na základě tohoto zjištění byl navržen koncept „keystone structure“, tedy klíčové struktury, která by mohla za tímto jevem stát. Jedná se o nějaký zásadní prvek prostředí, který určuje druhovou diverzitu daného ekosystému. V případě jeho vymizení dochází ke snížení druhové diverzity a v extrémních případech ke zhroucení celého systému. Dobrým příkladem takové struktury jsou solitérní stromy afrických savan, které svou přítomností výrazně navyšují druhovou diverzitu travnatých ploch. Právě tyto klíčové struktury by mohly ovlivňovat detekované vztahy druhové diverzity a heterogenity prostředí, aniž by jejich vliv byl odhalen na použité prostorové škále (Tews et al., 2004).

## 3.2. Vliv zvolené proměnné vyjadřující heterogenitu prostředí

Kromě pečlivého výběru správné prostorové škály je také nutné zvolit vhodnou proměnnou, která bude vyjadřovat prostorovou heterogenitu prostředí. Zvolená proměnná heterogenity musí být relevantní pro zkoumané organismy. Například, co jeden druh může považovat za heterogenitu, druhý může vnímat jako fragmentaci prostředí (Tews et al., 2004). Zajímavým příkladem různorodého působení jednotlivých prvků prostředí je studie, prováděná na vztahu heterogenity lesa a druhové diverzity několika skupin živočichů a rostlin. Bylo prokázáno, že každý aspekt heterogenity prostředí ovlivňuje pouze některé skupiny a výsledné vztahy mohou být různé. Nejvíce skupin reagovalo na horizontální heterogenitu prostředí, kterou bylo ovlivněno 9 z 12 skupin. Na druhém místě byla vertikální heterogenita a druhová diverzita rostlin, které ovlivnily 8 ze sledovaných skupin (Heidrich et al., 2020). Dalším problémem může být také její měření, které se mezi studiemi různí a je specifické každé proměnné (Tews et al., 2004).

Během let byla snaha sjednotit přístup k měření heterogenity pro lepší porovnávání výsledků jednotlivých studií. V roce 1997 navrhl Peter Duelli dvě charakteristiky krajiny pro mozaikovitě zemědělské oblasti: variabilitu habitatu a heterogenitu habitatu. Jako variabilitu habitatu označil počet biotopů na jednotku plochy a heterogenitu habitatu jako počet stanovišť a délku ekotonu (přechodné zóny) na jednotku plochy (Duelli, 1997). Později Fahrig et al. (2011) popisují koncept rozdělení rozmanitosti prostředí na strukturní a funkční (Fahrig & Nuttle, 2005; citováno dle Fahrig et al., 2011).

*Strukturní heterogenita* prostředí je dána tvarem a velikostí měřené proměnné, například výškou porostu. *Heterogenita funkční* pak dělí prostor na jednotky podle jejich významu pro sledované organismy. V kontextu měření heterogenity zemědělských oblastí navrhuji mapování vegetačního pokryvu dle jeho funkce, ne dle typu biotopu. Výsledná mapa pokryvu bude v tom případě odlišná od toho, co vnímá člověk jako pozorovatel. Dva různé biotopy mohou být pro jednu skupinu organismů ekvivalentním habitatem např. pro hnízdění, a tudíž nejsou sledovanou skupinou vnímány jako heterogenní prostředí. Toto rozdělení nepředpokládá, že všechny skupiny využívají stejné zdroje, ale pouze stejný biotop. Ve své studii autoři dále dělili jednotlivé úseky biotopu na nebezpečné, neutrální a výhodné podle čistých nákladů či zisků. Po rozdělení biotopu na jednotlivé části dle jejich benefitu navrhuji Fahrig et al. (2011) dvě měřítka heterogenity: *heterogenitu kompoziční* a *konfigurační* (znázorněno na obrázku 2), která jsou analogická variabilitě a heterogenitě habitatu, kterou navrhl Duelli. Kompoziční heterogenitu lze snadno měřit jako počet biotopů, zatímco konfigurační heterogenita může být vyjádřena jako průměrná velikost jednotlivých oblastí, průměrná variabilita oblastí nebo například denzita hranic biotopů (edge density) (Fahrig et al., 2011).



Obrázek 2: Grafické znázornění kompoziční a konfigurační heterogenity. Na svislé ose je změna kompoziční heterogenity, na vodorovné ose je změna heterogenity konfigurační (Fahrig et al., 2011).

Měření kompoziční a konfigurační heterogenity bylo využito ve studii druhové bohatosti a početnosti motýlů (*Lepidoptera*) zemědělských oblastí Kanady, která již byla zmíněna v souvislosti s IHH. Kompoziční heterogenita byla měřena jako bohatost stanovišť, tedy počet jednotlivých stanovišť, a konfigurační heterogenita jako hustota stanovišť. Místa sběru byla zvolena tak, aby byla mezi dvěma měřítky heterogenity co nejmenší korelace. Výsledky ukázaly negativní efekt bohatosti stanovišť a pozitivní efekt hustoty stanovišť (Flick et al., 2012).

Další komplikací může být tzv. *skrytá heterogenita*, která také byla popsána v kontextu polního prostředí. Jedná se o heterogenitu, kterou pozorovatel či snímací zařízení nevnímá, ale je vnímána společenstvem daného biotopu. V zemědělské krajině se může jednat o heterogenitu, vznikající různorodým hospodařením zemědělců (Vasseur et al., 2013).

Kromě skutečnosti, že některé prostorové struktury nemají pro konkrétní skupiny organismů význam žádný, mohou také odlišné prostorové prvky ovlivňovat druhovou bohatost různě. Toto ukázala například již zmíněná studie ptačí druhové bohatosti v závislosti na rozmanitosti výšky olistění a diverzitě vegetačního pokryvu habitatu. V případě rozmanitosti výšky olistění vegetace byl vztah s druhovou bohatostí unimodální na více prostorových škálách. Navíc zde byl zaznamenán i slabý negativní vztah s průměrnou populační abundancí, což je v souladu s AHTO. Diverzita vegetačního pokryvu však měla na druhovou bohatost pozitivní vliv, zatímco populační abundance neovlivnila vůbec. Autoři nemohli vyvrátit jiné chování tohoto vztahu na větší prostorové škále, vzhledem k interakci prostorové škály a diverzity vegetačního pokryvu, přesto je ale zřejmé, že vliv obou proměnných je na druhovou bohatost různý (Bar-Massada & Wood, 2014).

Výběr vhodné struktury reprezentující prostředí nemusí být limitován pouze na jeden faktor prostředí. Při testování relativního významu velikosti plochy a heterogenity na druhovou bohatost bylo zjištěno, že po přidání nepřímých indikátorů heterogenity byl její celkový efekt větší než efekt velikosti plochy. V tomto případě se konkrétně jednalo o kumulativní efekt klimatické, topografické a půdní heterogenity, který silně koreloval s druhovou bohatostí cévnatých rostlin (Malanson et al., 2023). Nehledě na zvolený systém, porovnávání vztahu více typů heterogenity a druhové bohatosti z jednoho zdroje dat poskytuje detailnější představu o vztahu obecně (Stein & Kreft, 2015). Také u jednoho z prvních testů AHTO, který prováděli Allouche et al. (2012), byla kritizována volba pouze jednoho měřítka heterogenity, konkrétně výškového rozsahu. Navíc někteří autoři označili výškový rozsah jako nevhodnou volbu, jelikož ovlivňuje výsledný vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti (Hortal et al., 2013). Někteří autoři zastávají využití kompozitních měřítek heterogenity, která vyjadřují celkovou komplexitu prostředí lépe oproti jedné proměnné. Rozdíl ve výsledcích vztahu druhové diverzity a kompozitního měřítka heterogenity a vztahu druhové diverzity a diverzity habitatu byl prokázán i ve studii, kterou prováděli Maskell et al. (2023). Další nevýhodou běžnějšího postupu

zkoumání diverzity na gradientu heterogenity je fakt, že většinou chybí konkrétní referenční bod, který by umožnil porovnávání studií (Seiferling et al., 2014).

Někteří autoři řeší problém heterogenity tvorbou vlastního měřítka. Příkladem takové studie byl výzkum druhové bohatosti sladkovodních vodních řas, kde zavedli měřítka „environmental range per unit space“ (dále jako ERUS), tedy rozsah environmentálních podmínek na jednotku plochy. ERUS svou hodnotou odráží míru heterogenity prostředí. Výsledky simulace aplikující ERUS jako heterogenitu ukázaly nejvyšší druhovou bohatost v jeho středních hodnotách, tedy ve střední heterogenitě prostředí, a nejnižší v homogenním prostředí. Podobné zjištění přineslo i pozorování přírodního systému, kde ve vysokých hodnotách ERUS byla druhová bohatost o 10% nižší a v nejnižších hodnotách o 31% nižší. ERUS navíc funguje v interakci s environmentálním stresem, který snižuje celkovou druhovou bohatost. Při zvyšování heterogenity prostředí, poměr nevhodných biotopů roste a populace jsou náchylnější k vyhynutí (Zhou et al., 2021).

Za zmínku také stojí využití satelitních snímků o rozlišení 30 m, ze kterých byla vyčtena textura prostředí jako měřítka heterogenity. Spolehlivost tohoto měření byla testována na distribuci ptáků Severní Ameriky. Pomocí tohoto měřítka bylo možné vysvětlit až 21 % variability v datech. Model využívající také satelitem snímané měřítka „enhanced vegetation index“ (EVI), které charakterizuje vegetaci a reprezentuje produktivitu prostředí, vysvětlil 31 % variability. Nejlepšího výsledku bylo dosaženo kombinací obou měřítka. Modely kombinující EVI s texturou prostředí vysvětlovaly 39-41 % variability v celkové druhové bohatosti. Po zahrnutí běžnějších měřítka heterogenity vyjadřujících topografickou heterogenitu a typ vegetačního pokryvu bylo vysvětleno 51 % variability. Měřítka popisující topografickou heterogenitu samostatně vysvětlovala méně variability. Tato studie dokazuje, že k přesnější predikci druhové bohatosti ptactva je možné využít i snímky o menším rozlišení (Farwell et al., 2020). Oproti běžnějšímu měření heterogenity pomocí topografické rozmanitosti, mohou satelitní snímky zaznamenat aktuální změny v prostředí. S jejich pomocí je možné odhalit i jemnější rozdíly prostoru, které mohou být pro sledované druhy zásadní (Kerr et al., 2001). Studie, testující různá měřítka heterogenity vytvořená na základě satelitních snímků, s jejich pomocí odhalila heterogenitu v prostředí, které bylo na základě jiných měřítka považováno za homogenní. Bylo prokázáno, že lze použít satelitní snímky k detekci jemné heterogenity v rámci jednotného vegetačního pokryvu (Tuanmu & Jetz, 2015). S technologickým vývojem se objevují i další možnosti dálkového měření heterogenity ze vzduchu. Technika LiDAR poskytuje data o trojrozměrné (3-D) struktuře povrchu pomocí skenování laserem (Lefsky et al., 2002). Informace získaná o 3-D struktuře lesa, konkrétně o hustotě korun stromů a jejich vertikální variabilitě, byla například využita ke studiu různých typů diverzity ptačích společenstev Asie, Evropy a Severní Ameriky (Bae et al., 2018). Tato studie bude blíže popsána v následující kapitole.



### 3.3. Vliv různých aspektů biodiverzity

Častým měřítkem biologické rozmanitosti je druhová bohatost (např. Allouche et al., 2012; Bar-Massada & Wood, 2014; Flick et al., 2012) nebo druhová diverzita (např. Douda et al., 2012; Gazol et al., 2013; Maskell et al., 2023; Schuler et al., 2017). Existují ale i další možnosti, jak vyjádřit strukturu lokálního společenstva. Například Bae et al. (2018) studovali vztah mezi heterogenitou prostředí a třemi typy diverzity: taxonomickou, funkční a fylogenetickou. Zajímavým výstupem studie bylo, že výsledné vztahy byly různé. Taxonomická diverzita s vertikální variabilitou lesa klesala, zatímco diverzita funkční a fylogenetická stoupala (Bae et al., 2018). Funkční diverzita může být definována jako rozsah vlastností organismů, které ovlivňují fungování ekosystému (Tilman, 2001). To znamená, že vyšší heterogenita prostředí vedla ke sníženému počtu druhů, ale k větší diverzifikaci vlastností přítomných organismů. Nárůst fylogenetické diverzity značí větší rozdíl mezi přítomnými liniemi. Z toho vyplývá, že v homogennější krajině lze najít více druhů z taxonomického hlediska, které si jsou podobnější vlastnostmi (Bae et al., 2018). Aplikovatelnost těchto výsledků na přírodní systémy obecně by však mohla být problematická vzhledem k opačnému výsledku již zmíněné studie Kanárských ostrovů. Autoři zaznamenali snižující se funkční diverzitu v závislosti na zvyšující se topografické komplexitě biotopu (Hanz et al., 2022). Další studií, která se s první zmíněnou také neshoduje, byla studie fylogenetické a funkční diverzity ptačích společenstev Jihoafrické republiky. Sledován byl vztah diverzity a fragmentace prostředí, kvality biotopů a vertikální heterogenity lesa. Právě s touto vertikální heterogenitou byl zaznamenán negativní vztah u fylogenetické i funkční diverzity (Ngcobo et al., 2022).

Dalším měřítkem biodiverzity může být „multidiverzita“, kterou použili například Khan et al. (2023). Multidiverzita je měřítko složené ze středních hodnot počtu druhů sledovaných taxonů a funguje tak jako měřítko napříč taxony a její vztah s heterogenitou prostředí reprezentuje vztah celého společenstva. Jelikož v této studii byla vypočtena pomocí standardizovaných průměrných hodnot druhové bohatosti osmi taxonů, výsledný vztah s rozmanitostí plodin může být jiný než vztahy jednotlivých taxonů (Khan et al., 2023).

Druhovou diverzitu můžeme dělit do dvou komponent. Na diverzitu společenstva, či stanoviště, tedy  $\alpha$ -diverzitu a na rozdíl mezi druhovým složením společenstev environmentálního gradientu, tedy  $\beta$ -diverzitu (Whittaker, 1972). Měření obou těchto komponent v souvislosti s heterogenitou prostředí může přinést další informaci o jejím vlivu. V předešlých kapitolách popsaná studie změn lesní diverzity během 40 let různorodého lesního hospodaření sledovala všechny komponenty druhové diverzity.  $\alpha$ -diverzita i  $\beta$ -diverzita byly ke změnám heterogenity citlivé, přičemž se  $\alpha$ -diverzita nejprve zvýšila s nárůstem lesní heterogenity, později však došlo k jejímu poklesu.  $\beta$ -diverzita reagovala opačným způsobem, tedy nejdříve klesala a pak vzrostla se zvyšující se heterogenitou, což značí, že se ve sledovaném prostředí vyskytovalo méně druhů, ale byl zde větší rozdíl diverzity jednotlivých stanovišť. Také se ukázalo, že  $\beta$ -diverzita byla na tyto změny prostředí citlivější než  $\alpha$ -diverzita. V souvislosti

s poklesem  $\alpha$ -diverzity byl zaznamenán i mírný pokles  $\gamma$ -diverzity, která vyjadřuje celkovou diverzitu celé oblasti (Bugno-Pogoda et al., 2021). Pokles  $\gamma$ -diverzity byl zaznamenán ale i v případě, že  $\alpha$ -diverzita s heterogenitou prostředí vzrostla (Maskell et al., 2023). Studie, zabývající se pouze  $\beta$ -diverzitou zooplanktonu tropických mělkých jezer, však nezaznamenala žádný nárůst diverzity v biotopech o větší heterogenitě (Diniz et al., 2021).

### 3.4. Upřednostňování určitých systémů

Jak již bylo mnohokrát zdůrazněno, výsledný vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti závisí na podmínkách konkrétního ekosystému (Allouche et al., 2012). Pokud je tedy kladen důraz na určité typy systému, některé typy vztahu se budou objevovat častěji. Průzkum výsledků studií vztahu druhové diverzity různých skupin a prostorové heterogenity vegetace, publikovaných v letech 1960 až 2003, prokázal preference některých systémů a skupin. Konkrétně bylo zjištěno, že více než třetina výzkumů se věnovala ptačí diverzitě a dalších 22 % zkoumalo skupiny savců (Tews et al., 2004). Tyto skupiny tvoří pouze malé procento celosvětové druhové diverzity (Mora et al., 2011). 39 % výzkumů zkoumalo členovce, v rámci kterých převažovaly také pouze některé skupiny. Co se zkoumaných prostředí týče, téměř polovina výzkumu byla prováděna na lesních ekosystémech a byla odhalena celková tendence zkoumat prostředí pod antropogenním vlivem (Tews et al., 2004). Určité preference konkrétních systémů, jak z hlediska geografického, tak i taxonomického, byly zaznamenány i v dalších průzkumech (Stein et al., 2014).

## 4. Praktické implikace

Fakt, že pozitivní vztah druhové bohatosti a heterogenity prostředí neplatí univerzálně ve všech systémech, by mohl mít velký dopad na rozhodování ohledně ochrany biodiverzity či plánování krajinné správy (Allouche et al., 2012).

### 4.1. Vliv lidského zásahu do krajiny

Po přezkoumání dosavadních výsledků studií vztahu mezi heterogenitou prostředí a druhovou bohatostí navrhli Seferling et al. (2014) další vysvětlení, jak rozdílné vztahy vznikají. Popisují gradient lidského působení, které mění heterogenitu prostředí. Přírozené prostředí označují za středně heterogenní, přičemž postupný lidský zásah začne heterogenitu zvyšovat. Jako příklad takového zásahu uvádějí mírnou urbanizaci, stavbu silnic nebo menší farmy. S rozšiřující se urbanizací či většími zásahy, jakým je například intenzivní zemědělství, naopak dochází k homogenizaci prostředí a ztrátě habitatů. Tento gradient heterogenity prostředí, vznikající vlivem lidského působení, byl pojmenován „anthropocline“. Po přiřazení sledovaných prostředí na tento gradient zjistili, že člověkem silně homogenizované prostředí vykazuje z většiny pozitivní a téměř žádné negativní vztahy heterogenity prostředí a druhové bohatosti. V polopřírozeném prostředí byla situace opačná a v přírozeném prostředí se objevovaly pozitivní i negativní vztahy. Nelineární vztahy se objevovaly příliš vzácně na to, aby jejich poměr mohl být analyzován. Autoři navrhují využití gradientu „anthropocline“ k predikování změn druhové diverzity v závislosti na heterogenitě prostředí (Seiferling et al., 2014). Ve studii, prováděné v zemědělské oblasti přímo v okolí velkého města, bylo zaznamenáno negativní působení heterogenity prostředí na diverzitu několika taxonů. Dalším faktorem snižujícím biodiverzitu byla přítomnost oblastí s umělými strukturami, jako jsou například silnice a zástavba (Chiatante et al., 2021). Dle jiných autorů je však druhová bohatost v člověkem osídlených oblastech ovlivněna spíše unimodálním vztahem mezi množstvím vegetačního pokryvu a variancí přírodního prostředí (Martin et al., 2021).

### 4.2. Ochrana biodiverzity

Při výběru vhodných oblastí k ochraně se používají různé metody. Jednou z nich je výběr prostředí dle jeho heterogenity, s cílem vybrat to nejroznorodější (Montigny & MacLean, 2005). Existence alternativních vztahů mezi biodiverzitou a heterogenitou prostředí však naznačuje, že tento způsob výběru nemusí být vždy správný (Allouche et al., 2012). Ideálním postupem by mohlo být testování konkrétního vztahu diverzity organismů, které chceme chránit, a heterogenity jejich přírodního prostředí. Taková studie byla provedena například na populační hustotě okouníků (*Sebastes* spp.) při plánování ochrany mořských útesů na jihozápadě Kanady. Testován byl přímo předpoklad působení AHTO. V tomto případě autoři zaznamenali pozitivní vztahy s většinou zvolených měřítek heterogenity. Pouze rozmezí hloubky vykazovalo unimodální vztah s populační hustotou, ale podpora pro tento vztah byla velmi slabá (Frid et al., 2018). To, že tyto pozitivní vztahy však nemusí být na

mořských útesech vždy, dokazuje podobná studie přirozených a umělých útesů Severní Karolíny. Tentokrát byla sledována druhová diverzita několika rybích taxonů v několika typech biotopů, jak s přirozeným dnem, tak s člověkem vytvořenými strukturami, jako jsou např. vraky lodí. Abundance ryb se chovala v souladu s AHTO, tedy byla maximální v topograficky středně heterogenních umělých i přirozených biotopech. Tento unimodální vztah byl nejsilnější na umělých útesech a největší vliv zde měla hloubka, což je podobný výsledek, jaký zaznamenali Frid et al. (2018). Druhová bohatost pak vykazovala unimodální vztah s topografickou komplexitou přírodních útesů v případě, že zde neměla hloubka a teplota vody pozitivní působení. Pozitivní vliv teploty a hloubky vedl k nesignifikantnímu vztahu druhové bohatosti a komplexity útesu. Autoři tedy na závěr argumentují, že ochrana biodiverzity by měla zahrnovat jak velmi komplexní prostředí, tak i homogenní biotopy (Paxton et al., 2017). Velikost plochy také hraje roli v této problematice. Dříve popsaná studie cévnatých rostlin alpského prostředí zdůrazňuje fakt, že udržovaná refugia musí být dostatečné velikosti pro udržení životaschopných populací. Heterogenita působením AHTO může ještě více zmenšovat životní prostor druhů chráněných oblastí (Malanson et al., 2023).

Předběžné testování vztahu druhové bohatosti a heterogenity prostředí může přinést i další detailnější informaci o poklesu biodiverzity. V dříve zmíněné studii působení jednotlivých prvků krajiny na druhovou bohatost ptáků autoři zjistili také negativní dopad úbytku jasanu v krajině. Dalším zajímavým odhalením byla minimální délka řad stromů (700 m), která nejvíce podpořila ptačí druhovou bohatost. Tímto způsobem lze odhalit konkrétní parametry prostředí, které vyžadují druhy, na jejichž ochranu se zaměřujeme (Carrasco et al., 2018).

Také snaha podpořit biodiverzitu zemědělských oblastí navýšením heterogenity pomocí větší rozmanitosti pěstovaných plodin nemusí být vždy vhodná. Pokles diverzity zjištěný v polním prostředí s velkou diverzitou plodin a nedostatkem polopřirozeného okolí naznačuje, že biodiverzita může přidanou heterogenitou v určitých podmínkách naopak utrpět větší ztráty (Khan et al., 2023). Rozhodování ohledně ochrany prostředí by také mělo brát v potaz vlastnosti druhů, které chceme chránit. Jak již bylo řečeno, šířka niky druhu ovlivňuje jeho reakci na heterogenitu prostředí (Allouche et al., 2012). Tvorba heterogenního prostředí v zemědělských oblastech by sice mohla navýšit diverzitu druhů se širokou nikou, ale druhy vzácné a s užší nikou by tímto způsobem mohly být znevýhodněny (Maskell et al., 2023; Smart et al., 2010; citováno dle Maskell et al., 2023). Ztráta vzácných druhů při velké heterogenitě malého biotopu byla dokázána i na zooplanktonu (Schuler et al., 2017). Dalším faktorem by mohl být endemismus druhu (Hanz et al., 2022). Při cíleném navyšování heterogenity prostředí je také nutné vzít v potaz, že aplikace stejného postupu na všechny oblasti by mohla vést k vytvoření homogenního prostředí na úrovni celé krajiny. Je tedy nutné navrhnout postup úpravy prostředí konkrétním systémům na míru (Fahrig et al., 2011).

## Závěr

Z mé práce vyplývá, že dobře známý pozitivní vztah mezi druhovou diverzitou a heterogenitou prostředí není univerzální, a neexistuje univerzální pravidlo, které by se dalo aplikovat na tento vztah pro všechny organismy či ve všech prostředích. Stále častěji jsou nalézány vztahy negativní, unimodální a nesignifikantní (Seiferling et al., 2014; Tews et al., 2004). Přestože se tyto alternativní podoby vztahu týkají specifických systémů a jsou méně časté než vztah pozitivní, je nutné mít jejich existenci na paměti. Studie, které vztah heterogenity prostředí a druhové bohatosti testují, přinášejí detailnější informaci umožňující lepší rozhodování v ochraně přírody.

Druhová bohatost nemusí nutně být negativně ovlivněna celkovou různorodostí prostředí, ale pouze některými jejími aspekty. Znalost působení těchto konkrétních aspektů umožňuje výběr těch nejvýhodnějších biotopů k ochraně a zvýšení druhové diverzity krajiny. Příkladem může být systém, kde kompoziční heterogenita druhovou bohatost snižuje, ale heterogenita konfigurační ji zvyšuje. V takovém případě máme možnost se zaměřit právě na oblasti s vysokou konfigurační heterogenitou. Neméně důležitý je i výzkum mechanismů, které k těmto alternativním vztahům mezi druhovou bohatostí a heterogenitou prostředí vedou. Z trade-off mezi heterogenitou prostředí a velikostí životního prostoru například vyplývá nutnost ochrany oblastí o dostatečné velikosti. Žádoucí je také zabránit přílišné fragmentaci biotopu.

U některých skupin organismů jsou nepozitivní vztahy mezi heterogenitou prostředí a druhovou bohatostí pozorovány častěji. Konkrétním, často opakovaným systémem, jsou například cévnaté rostliny a jejich druhová bohatost v závislosti na heterogenitě půdy, což lze vidět v souhrnné tabulce (Tabulka 1). Z živočišné říše jsou pak velmi často studováni ptáci různých lesních biotopů. Samozřejmě větší množství studií nemusí nutně znamenat, že právě tyto skupiny vykazují negativní a unimodální vztahy častěji než jiné, vzhledem k prokázaným preferencím badatelů vůči některým systémům (Tews et al., 2004). V každém případě je vhodné volit biotopy k ochraně těchto skupin obzvlášť pečlivě. Zároveň je důležité volit vhodnou prostorovou škálu a měřítko heterogenity relevantní zkoumanému ekosystému, aby případné nepozitivní vztahy byly odhaleny.

## Seznam použité literatury

- Ahumada-Hernández, R. I., Delfín-Alfonso, C. A., Del Real-Monroy, M., Huesca-Domínguez, I., & Rosas-Valdez, R. (2022). Evaluation of fine-scale environmental heterogeneity and its effect on terrestrial mammal diversity in a grassland in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 205, 104815. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104815>
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., & Kadmon, R. (2012). Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(43), 17495–17500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., & Kadmon, R. (2013). Reply to Carnicer et al.: Environmental heterogeneity reduces breeding bird richness in Catalonia by increasing extinction rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(31). <https://doi.org/10.1073/pnas.1306997110>
- August, P. V. (1983). The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities. *Ecology*, 64(6), 1495–1507. <https://doi.org/10.2307/1937504>
- Bae, S., Müller, J., Lee, D., Vierling, K. T., Vogeler, J. C., Vierling, L. A., Hudak, A. T., Latifi, H., & Thorn, S. (2018). Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bird assemblages are oppositely associated to productivity and heterogeneity in temperate forests. *Remote Sensing of Environment*, 215, 145–156. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.05.031>
- Bar-Massada, A. (2015). Immigration rates and species niche characteristics affect the relationship between species richness and habitat heterogeneity in modeled meta-communities. *PeerJ*, 3, e832. <https://doi.org/10.7717/peerj.832>
- Bar-Massada, A., & Wood, E. M. (2014). The richness–heterogeneity relationship differs between heterogeneity measures within and among habitats. *Ecography*, 37(6), 528–535. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00590.x>
- Batzer, D. P. (2013). The Seemingly Intractable Ecological Responses of Invertebrates in North American Wetlands: A Review. *Wetlands*, 33(1), 1–15. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0360-2>
- Ben-Hur, E., & Kadmon, R. (2020). An experimental test of the area–heterogeneity tradeoff. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(9), 4815–4822. <https://doi.org/10.1073/pnas.1911540117>
- Ben-Hur, E., & Kadmon, R. (2020). Heterogeneity–diversity relationships in sessile organisms: A unified framework. *Ecology Letters*, 23(1), 193–207. <https://doi.org/10.1111/ele.13418>
- Braaker, S., Obrist, M. K., Ghazoul, J., & Moretti, M. (2017). Habitat connectivity and local conditions shape taxonomic and functional diversity of arthropods on green roofs. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 521–531. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12648>
- Brose, U. (2003). Regional diversity of temporary wetland carabid beetle communities: A matter of landscape features or cultivation intensity? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98(1), 163–167. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00078-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00078-1)
- Bugno-Pogoda, A., Durak, R., & Durak, T. (2021). Impact of Forest Management on the Temporal Dynamics of Herbaceous Plant Diversity in the Carpathian Beech Forests over 40 Years. *Biology*, 10(5), 406. <https://doi.org/10.3390/biology10050406>

- Carnicer, J., Brotons, L., Herrando, S., & Sol, D. (2013). Improved empirical tests of area-heterogeneity tradeoffs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(31). <https://doi.org/10.1073/pnas.1222681110>
- Carrasco, L., Norton, L., Henrys, P., Siriwardena, G. M., Rhodes, C. J., Rowland, C., & Morton, D. (2018). Habitat diversity and structure regulate British bird richness: Implications of non-linear relationships for conservation. *Biological Conservation*, *226*, 256–263. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.010>
- Cousin, J. A., & Phillips, R. D. (2008). Habitat complexity explains species-specific occupancy but not species richness in a Western Australian woodland. *Australian Journal of Zoology*, *56*(2), 95–102. <https://doi.org/10.1071/ZO07065>
- Cramer, M. J., & Willig, M. R. (2005). Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos*, *108*(2), 209–218. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.12944.x>
- Currie, D. J. (1991). Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*, *137*(1), 27–49. <https://doi.org/10.1086/285144>
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, *47*(1), 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>
- Débarre, F., & Lenormand, T. (2011). Distance-limited dispersal promotes coexistence at habitat boundaries: Reconsidering the competitive exclusion principle. *Ecology Letters*, *14*(3), 260–266. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01580.x>
- Diniz, L. P., Braghin, L. D. S. M., Pinheiro, T. S. A., Melo, P. A. M. D. C., Bonecker, C. C., & Melo Júnior, M. D. (2021). Environmental filter drives the taxonomic and functional  $\beta$ -diversity of zooplankton in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia*, *848*(8), 1881–1895. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04562-5>
- Douda, J., Doudová-Kochánková, J., Boublík, K., & Drašnarová, A. (2012). Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: Test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, *169*(2), 523–534. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2211-x>
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *62*(2–3), 81–91. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01143-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01143-7)
- Durães, R. & Bette, A. L. (2004). Inter-scale relationship between species richness and environmental heterogeneity: A study case with antbirds in the Brazilian Atlantic forest. *ORNITOLOGIA NEOTROPICAL*, *15*, 127 - 135.
- Dvořáková, L., Hernová, J., Bušek, O., & Reif, J. (2023). Relationships between bird species richness and different facets of landscape heterogeneity – insights from a military area. *Journal of Vertebrate Biology*, *72*(23012). <https://doi.org/10.25225/jvb.23012>
- Elliott, L. H., Igl, L. D., & Johnson, D. H. (2020). The relative importance of wetland area versus habitat heterogeneity for promoting species richness and abundance of wetland birds in the Prairie Pothole Region, USA. *The Condor*, *122*(1), duz060. <https://doi.org/10.1093/condor/duz060>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M., & Martin, J. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in

- agricultural landscapes. *Ecology Letters*, *14*(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K. F., Mitchell, S., & Tischendorf, L. (2015). Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *200*, 219–234. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.018>
- Fahrig, L., & Nettle, W. K. (2005). Population Ecology in Spatially Heterogeneous Environments. In G. M. Lovett, M. G. Turner, C. G. Jones, & K. C. Weathers (Ed.), *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes* (s. 95–118). Springer. [https://doi.org/10.1007/0-387-24091-8\\_6](https://doi.org/10.1007/0-387-24091-8_6)
- Farwell, L. S., Elsen, P. R., Razenkova, E., Pidgeon, A. M., & Radeloff, V. C. (2020). Habitat heterogeneity captured by 30-m resolution satellite image texture predicts bird richness across the United States. *Ecological Applications*, *30*(8), e02157. <https://doi.org/10.1002/eap.2157>
- Feller, I. C., & Mathis, W. N. (1997). Primary Herbivory by Wood-Boring Insects along an Architectural Gradient of *Rhizophora mangle*. *Biotropica*, *29*(4), 440–451. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00038.x>
- Flick, T., Feagan, S., & Fahrig, L. (2012). Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *156*, 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.05.006>
- Frid, A., McGreer, M., Gale, K. S., Rubidge, E., Blaine, T., Reid, M., Olson, A., Hankewich, S., Mason, E., Rolston, D., & Tallio, E. (2018). The area–heterogeneity tradeoff applied to spatial protection of rockfish (*Sebastes* spp.) species richness. *Conservation Letters*, *11*(6), e12589. <https://doi.org/10.1111/conl.12589>
- Gazol, A., Tamme, R., Price, J. N., Hiiesalu, I., Laanisto, L., & Pärtel, M. (2013). A negative heterogeneity–diversity relationship found in experimental grassland communities. *Oecologia*, *173*(2), 545–555. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2623-x>
- Gazol, A., Tamme, R., Takkis, K., Kasari, L., Saar, L., Helm, A., & Pärtel, M. (2012). Landscape- and small-scale determinants of grassland species diversity: Direct and indirect influences. *Ecography*, *35*(10), 944–951. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07627.x>
- Graham, L. J., Watts, K., & Eigenbrod, F. (2023). Teasing apart fine- and coarse-scale effects of environmental heterogeneity on tree species richness in Europe. *Basic and Applied Ecology*, *66*, 78–84. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.12.002>
- Grimm, V., & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, *109*(3), 323–334. <https://doi.org/10.1007/s004420050090>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Science Advances*, *1*(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hamer, K. C., Hill, J. K., Benedick, S., Mustaffa, N., Sherratt, T. N., Maryati, M., & K., C. V. (2003). Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: The



- importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 150–162. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00783.x>
- Hanz, D. M., Cutts, V., Barajas-Barbosa, M. P., Algar, A. C., Beierkuhnlein, C., Fernández-Palacios, J., Field, R., Kreft, H., Steinbauer, M. J., Weigelt, P., & Irl, S. D. H. (2022). Climatic and biogeographical drivers of functional diversity in the flora of the Canary Islands. *Global Ecology and Biogeography*, 31(7), 1313–1331. <https://doi.org/10.1111/geb.13507>
- Heidrich, L., Bae, S., Levick, S., Seibold, S., Weisser, W., Krzystek, P., Magdon, P., Nauss, T., Schall, P., Serebryanyk, A., Wöllauer, S., Ammer, C., Bässler, C., Doerfler, I., Fischer, M., Gossner, M. M., Heurich, M., Hothorn, T., Jung, K., ... Müller, J. (2020). Heterogeneity–diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. *Nature Ecology & Evolution*, 4(9), 1204–1212. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1245-z>
- Hortal, J., Carrascal, L. M., Triantis, K. A., Thébault, E., Meiri, S., & Sfenthourakis, S. (2013). Species richness can decrease with altitude but not with habitat diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(24). <https://doi.org/10.1073/pnas.1301663110>
- Hortal, J., Triantis, K. A., Meiri, S., Thébault, E., & Sfenthourakis, S. (2009). Island Species Richness Increases with Habitat Diversity. *The American Naturalist*, 174(6), E205–E217. <https://doi.org/10.1086/645085>
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. University Press.
- Hutchings, M. J., Wijesinghe, D. K., & John, E. A. (2000). The effects of heterogeneous nutrient supply on plant performance: a survey of responses, with special reference to clonal herbs (Version 1). University of Sussex. <https://hdl.handle.net/10779/uos.23372366.v1>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22,415–427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Chiatante, G., Pellitteri-Rosa, D., Torretta, E., Nonnis Marzano, F., & Meriggi, A. (2021). Indicators of biodiversity in an intensively cultivated and heavily human modified landscape. *Ecological Indicators*, 130, 108060. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108060>
- Chocron, R., Flather, C. H., & Kadmon, R. (2015). Bird diversity and environmental heterogeneity in North America: A test of the area–heterogeneity trade-off. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1225–1235. <https://doi.org/10.1111/geb.12353>
- Johnsingh, A. J. T., & Joshua, J. (1994). Avifauna in Three Vegetation Types on Mundanthurai Plateau, South India. *Journal of Tropical Ecology*, 10(3), 323–335.
- Jousset, A., Schulz, W., Scheu, S., & Eisenhauer, N. (2011). Intraspecific genotypic richness and relatedness predict the invasibility of microbial communities. *The ISME Journal*, 5(7), 1108–1114. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.9>
- Kadmon, R., & Allouche, O. (2007). Integrating the Effects of Area, Isolation, and Habitat Heterogeneity on Species Diversity: A Unification of Island Biogeography and Niche Theory. *The American Naturalist*, 170(3), 443–454. <https://doi.org/10.1086/519853>
- Kasari, L., Gazol, A., Kalwij, J. M., & Helm, A. (2018). *Low shrub cover in alvar grasslands increases small-scale diversity by promoting the occurrence of generalist species*. 31.
- Kerr, J. T., Southwood, T. R. E., & Cihlar, J. (2001). Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20), 11365–11370. <https://doi.org/10.1073/pnas.201398398>

- Khan, S., Fahrig, L., & Martin, A. E. (2023). Support for an area–heterogeneity tradeoff for biodiversity in croplands. *Ecological Applications*, 33(3), e2820. <https://doi.org/10.1002/eap.2820>
- Laanisto, L., Tamme, R., Hiiesalu, I., Szava-Kovats, R., Gazol, A., & Pärtel, M. (2013). Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity–diversity relationships. *Oecologia*, 171(1), 217–226. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2398-5>
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Parker, G. G., & Harding, D. J. (2002). Lidar Remote Sensing for Ecosystem Studies: Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience*, 52(1), 19–30. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0019:LRSFES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0019:LRSFES]2.0.CO;2)
- Liu, Y., De Boeck, H. J., Li, Z., & Nijs, I. (2019). Unimodal relationship between three-dimensional soil heterogeneity and plant species diversity in experimental mesocosms. *Plant and Soil*, 436(1–2), 397–411. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03938-w>
- Loneragan, W. A., & Del Moral, R. (1984). The Influence of Microrelief on Community Structure of Subalpine Meadows. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 111(2), 209. <https://doi.org/10.2307/2996021>
- Lundholm, J. T. (2009). Plant species diversity and environmental heterogeneity: Spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 377–391. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05577.x>
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (2001). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400881376>
- Malanson, G. P., Testolin, R., Pansing, E. R., & Jiménez-Alfaro, B. (2023). Area, environmental heterogeneity, scale and the conservation of alpine diversity. *Journal of Biogeography*, 50(4), 743–754. <https://doi.org/10.1111/jbi.14573>
- Martin, C. A., Proulx, R., Vellend, M., & Fahrig, L. (2021). How the relationship between vegetation cover and land-cover variance constrains biodiversity in a human dominated world. *Landscape Ecology*, 36(11), 3097–3104. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01312-9>
- Martins, I. S., Proença, V., & Pereira, H. M. (2014). The unusual suspect: Land use is a key predictor of biodiversity patterns in the Iberian Peninsula. *Acta Oecologica*, 61, 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.10.005>
- Maskell, L., Alison, J., Forbes, N., Jarvis, S., Robinson, D., Siriwardena, G., Wood, C., & Smart, S. (2023). Inconsistent relationships between area, heterogeneity and plant species richness in temperate farmed landscapes. *Oikos*, 2023(5), e09720. <https://doi.org/10.1111/oik.09720>
- McKinney, M. L. (1997). Extinction Vulnerability and Selectivity: Combining Ecological and Paleontological Views. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 495–516. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.495>
- Meola, M., Lazzaro, A., & Zeyer, J. (2014). Diversity, resistance and resilience of the bacterial communities at two alpine glacier forefields after a reciprocal soil transplantation. *Environmental Microbiology*, 16(6), 1918–1934. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12435>

- Montigny, M. K., & MacLean, D. A. (2005). Using heterogeneity and representation of ecosite criteria to select forest reserves in an intensively managed industrial forest. *Biological Conservation*, *125*(2), 237–248. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.03.028>
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., & Worm, B. (2011). How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, *9*(8), e1001127. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Moreno-Rueda, G., & Pizarro, M. (2007). The relative influence of climate, environmental heterogeneity, and human population on the distribution of vertebrate species richness in south-eastern Spain. *Acta Oecologica*, *32*(1), 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.03.006>
- Murdoch, W. W., Evans, F. C., & Peterson, C. H. (1972). Diversity and Pattern in Plants and Insects. *Ecology*, *53*(5), 819–829. <https://doi.org/10.2307/1934297>
- Ngcobo, S. P., Ehlers Smith, D. A., Gumede, S. T., Sosibo, M., Ehlers Smith, Y. C., & Downs, C. T. (2022). Using a multifaceted approach to reveal avian community responses to natural and anthropogenic effects in a fragmented Southern Mistbelt Forest system, South Africa. *Landscape Ecology*, *37*(7), 1885–1903. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01450-8>
- Nielsen, U. N., Osler, G. H. R., Campbell, C. D., Neilson, R., Burslem, D. F. R. P., & van der Wal, R. (2010). The enigma of soil animal species diversity revisited: The role of small-scale heterogeneity. *PloS One*, *5*(7), e11567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011567>
- Orrock, J. L., & Watling, J. I. (2010). Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1691), 2185–2191. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2344>
- Paxton, A. B., Pickering, E. A., Adler, A. M., Taylor, J. C., & Peterson, C. H. (2017). Flat and complex temperate reefs provide similar support for fish: Evidence for a unimodal species-habitat relationship. *PLOS ONE*, *12*(9), e0183906. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183906>
- Pereira, J. A. A., Oliveira-Filho, A. T., & Lemos-Filho, J. P. (2007). Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil. *Biodiversity and Conservation*, *16*(6), 1761–1784. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9063-4>
- Ralph, C. J. (1985). Habitat Association Patterns of Forest and Steppe Birds of Northern Patagonia, Argentina. *The Condor*, *87*(4), 471–483. <https://doi.org/10.2307/1367943>
- Redon, M., Bergès, L., Cordonnier, T., & Luque, S. (2014). Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: How much is enough? *Landscape Ecology*, *29*(5), 773–787. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0027-x>
- Reynolds, H. L., Mittelbach, G. G., Darcy-Hall, T. L., Houseman, G. R., & Gross, K. L. (2007). No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *Journal of Ecology*, *95*(4), 723–733. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01252.x>
- Ricklefs, R. E. (1977). Environmental Heterogeneity and Plant Species Diversity: A Hypothesis. *The American Naturalist*, *111*(978), 376–381. <https://doi.org/10.1086/283169>
- Richard, M., Bernhardt, T., & Bell, G. (2000). Environmental Heterogeneity and the Spatial Structure of Fern Species Diversity in One Hectare of Old-Growth Forest. *Ecography*, *23*(2), 231–245.

- Rose, J. P., & Malanson, G. P. (2012). Microtopographic heterogeneity constrains alpine plant diversity, Glacier National Park, MT. *Plant Ecology*, *213*(6), 955–965. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0056-y>
- Rosenzweig, M. L., & Winakur, J. (1969). Population Ecology of Desert Rodent Communities: Habitats and Environmental Complexity. *Ecology*, *50*(4), 558–572. <https://doi.org/10.2307/1936246>
- Seiferling, I., Proulx, R., & Wirth, C. (2014). Disentangling the environmental-heterogeneity–species-diversity relationship along a gradient of human footprint. *Ecology*, *95*(8), 2084–2095. <https://doi.org/10.1890/13-1344.1>
- Shmida, A., & Wilson, M. V. (1985). Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography*, *12*(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2845026>
- Schneider, K. N., & Winemiller, K. O. (2008). Structural complexity of woody debris patches influences fish and macroinvertebrate species richness in a temperate floodplain-river system. *Hydrobiologia*, *610*(1), 235–244. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9438-5>
- Schuler, M. S., Chase, J. M., & Knight, T. M. (2017). Habitat size modulates the influence of heterogeneity on species richness patterns in a model zooplankton community. *Ecology*, *98*(6), 1651–1659. <https://doi.org/10.1002/ecy.1833>
- Smart, S. M., Scott, W. A., Whitaker, J., Hill, M. O., Roy, D. B., Critchley, C. N., Marini, L., Evans, C., Emmett, B. A., Rowe, E. C., Crowe, A., Le Duc, M., & Marrs, R. H. (2010). Empirical realised niche models for British higher and lower plants – development and preliminary testing. *Journal of Vegetation Science*, *21*(4), 643–656.
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, *17*(7), 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stein, A., & Kreft, H. (2015). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, *90*(3), 815–836. <https://doi.org/10.1111/brv.12135>
- Stevens, M. H. H., & Carson, W. P. (2002). Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters*, *5*(3), 420–426. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00333.x>
- Stirnemann, I. A., Ikin, K., Gibbons, P., Blanchard, W., & Lindenmayer, D. B. (2015). Measuring habitat heterogeneity reveals new insights into bird community composition. *Oecologia*, *177*(3), 733–746. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3134-0>
- Tales, E., & Berrebi, R. (2007). Controls of local young-of-the-year fish species richness in flood plain water bodies: Potential effects of habitat heterogeneity, productivity and colonisation–extinction events. *Ecology of Freshwater Fish*, *16*(2), 144–154. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00206.x>
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x>
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, *31*(1), 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>

- Tilman, D. (2001). Functional Diversity. In S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (s. 109–120). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00132-2>
- Triantis, K. A., Mylonas, M., Lika, K., & Vardinoyannis, K. (2003). A model for the species–area–habitat relationship. *Journal of Biogeography*, *30*(1), 19–27. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00805.x>
- Tuanmu, M.-N., & Jetz, W. (2015). A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(11), 1329–1339. <https://doi.org/10.1111/geb.12365>
- Udy, K., Fritsch, M., Meyer, K. M., Grass, I., Hanß, S., Hartig, F., Kneib, T., Kreft, H., Kukunda, C. B., Pe'er, G., Reininghaus, H., Tietjen, B., Tschardtke, T., van Waveren, C.-S., & Wiegand, K. (2021). Environmental heterogeneity predicts global species richness patterns better than area. *Global Ecology and Biogeography*, *30*(4), 842–851. <https://doi.org/10.1111/geb.13261>
- Vasl, A., Schindler, B. Y., Kadas, G. J., & Blaustein, L. (2019). Fine-scale substrate heterogeneity in green roof plant communities: The constraint of size. *Ecology and Evolution*, *9*(20), 11557–11568. <https://doi.org/10.1002/ece3.5517>
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., & Baudry, J. (2013). The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *166*, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.08.013>
- Wellborn, G., Skelly, D., & Werner, E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *27*, 337–363. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *TAXON*, *21*(2–3), 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Yang, Z., Liu, X., Zhou, M., Ai, D., Wang, G., Wang, Y., Chu, C., & Lundholm, J. T. (2015). The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports*, *5*(1), 15723. <https://doi.org/10.1038/srep15723>
- Zelený, D., Li, C., & Chytrý, M. (2010). Pattern of local plant species richness along a gradient of landscape topographical heterogeneity: Result of spatial mass effect or environmental shift? *Ecography*, *33*(3), 578–589. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05762.x>
- Zhou, Q. S., Gao, Y., Ma, Z. C., & Tang, L. (2021). Environmental range per unit space determines a unimodal pattern of species richness along a heterogeneity gradient. *Ecography*, *44*(8), 1218–1227. <https://doi.org/10.1111/ecog.05580>

## Příloha

Tabulka 1: Souhrn prací o výskytu nepozitivních vztahů druhové bohatosti a heterogenity prostředí. Vztahy jsou popsány symboly: 0 - nesignifikantní,  $\cap$  - unimodální a  $\searrow$  - negativní. Prostorová škála [m] značí poloměr vzdálenosti měření. Prostorové škály jsou dále rozděleny do pěti kategorií: ■ půdní škála < 1 m<sup>2</sup>, ■ škála jedinců a populací 1 – 100 m<sup>2</sup>, ■ škála biotopů 10 m<sup>2</sup> – 10 000 m<sup>2</sup>, ■ krajinná škála 10 000 m<sup>2</sup> – 1 km<sup>2</sup> a ■ „makro-“, škála > 1 km<sup>2</sup>. Tabulka pokračuje na další straně.

Skupina	Typ stanoviště	Vztah	Prostorová škála	Měřítko heterogenity	Autoři	
cévnaté rostliny	lesní biotop	0	1 - 10 000 m <sup>2</sup>	■	variabilita půdních podmínek, topografie	Richard et al., 2000
		$\searrow$	200-50 000 m <sup>2</sup>	■	prostorová struktura vegetace, konfigurační heterogenita	Bugno-Pogoda et al., 2021; Pereira et al., 2007
			250 - 500 m	■	prostorová struktura vegetace, topografie	Redon et al., 2014; Zelený et al., 2010; Graham et al., 2023
	travnatý biotop	0	9-16 m <sup>2</sup>	■	variabilita půdních podmínek, dostupnost světla	Reynolds et al., 2007; Stevens & Carson, 2002
		$\searrow$	1 m <sup>2</sup>	■	variabilita půdních podmínek, topografie	Kasari et al., 2018; Gazol et al., 2012; Rose & Malanson, 2012
	experimentální mesokosmos	0	2×2×0,2 m	■	variabilita půdních podmínek	Vasl et al., 2019
		$\cap$	0,48×0,48×0,48 m	■		Liu et al., 2019
		$\searrow$	0,25×0,25×0,25 m	■		Gazol et al., 2013
	pole a zemědělské oblasti	$\cap$	100 m	■	kompozitní měřítko	Maskell et al., 2023
	horský biotop	$\searrow$	10-20 m	■	mikrotopografie	Loneragan & Del Moral, 1984
ptáci	lesní biotop	0	2 500 - 30 000 m <sup>2</sup>	■	prostorová struktura vegetace, kompozitní měřítko	Johnsingh & Joshua, 1994; Cousin & Phillips, 2008
		$\cap$	10 000 m <sup>2</sup>	■	kompoziční heterogenita	Heidrich et al., 2020
		$\searrow$	4-75 m	■	prostorová struktura vegetace	Stirnemann et al., 2015; Bae et al., 2018
	napříč biotopy	$\cap$	400 m - kontinentální	■	rozsah nadmořské výšky, kompoziční heterogenita, prostorová struktura vegetace	Allouche et al., 2012; Chocron et al., 2015; Carrasco et al., 2018; Bar-Massada & Wood, 2014; Farwell et al., 2019
	mozaika lesního a travnatého biotopu	$\cap$	100 m	■	kompoziční heterogenita	Dvořáková et al., 2023
		$\searrow$	> 25 000 m <sup>2</sup>	■	prostorová struktura vegetace	Ralph, 1985
	travnatý biotop	$\cap$	20-80 m	■	prostorová struktura vegetace	Bar-Massada & Wood, 2014
	mokřad	$\cap$	0-400 m	■	kompoziční heterogenita	Elliot et al., 2020

Tabulka 1 - pokračování

hmyz	lesní biotop	0	1-13 m		prostorová struktura vegetace	Feller & Mathis, 1997;
			?	?	prostorová struktura vegetace	Hamer et al., 2003
		∩	10 000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita a topografie	Heidrich et al., 2020
		∖				
	pole a zemědělské oblasti	∖	1 km <sup>2</sup>		konfigurační heterogenita	Fahrig et al., 2015
	oblasti zeleně městského prostředí	∩	?	?	kompoziční heterogenita, variabilita půdních podmínek	Braaker et al., 2017
napříč biotopy	0	10 km <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita	Brose, 2003	
ryby	říční biotop	∖	<1 m		prostorová komplexita naplaveného dřeva	Schneider & Winemiller, 2008
		0	?	?	kompozitní měřítko	Tales & Berrebi, 2007
	mořský útes	∖	100-3000 m <sup>2</sup>		rozsah hloubky, prostorová struktura biotopu	Frid et al., 2018; Paxton et al., 2017
mutidiverzita	pole a zemědělské oblasti	∩	0,25-6,50 km		kompoziční heterogenita	Khan et al., 2023
		∖	250 000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita	Chiatante et al., 2021
	lesní biotop	∩	10 000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita a topografie	Heidrich et al., 2020
malí savci	mozaika lesního a travnatého biotopu	0	?	?	kompoziční heterogenita	Cramer & Willig, 2005
	lesní biotop	0	8 km <sup>2</sup>		prostorová struktura biotopu	August, 1983
	pouštní biotop	∖	1000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita	Ahumada-Hernández et al., 2023
velcí savci	pouštní biotop	0	1000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita	Ahumada-Hernández et al., 2023
plazi	napříč biotopy	0	2 500 km <sup>2</sup> - 15800 km <sup>2</sup>		abiotické podmínky, topografie, kompoziční heterogenita	Moreno-Rueda & Pizarro, 2007; Martins et al., 2014
obojživelníci	napříč biotopy	0	2 500 km <sup>2</sup> - 15800 km <sup>2</sup>		abiotické podmínky, topografie, kompoziční heterogenita	Moreno-Rueda & Pizarro, 2007; Martins et al., 2014
zooplankton	jezerní biotop	0	?	?	abiotické podmínky	Diniz et al., 2021
	sladkovodní mesokosmy	0	0,3 m <sup>2</sup>		přítomnost dravých ryb	Schuler et al., 2017
houby	experimentální mesokosmos	0	70×70×7,5 cm		variabilita půdních podmínek	Nielsen et al., 2010
	lesní biotop	∖	10 000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita	Heidrich et al., 2020
fytoplankton	sladkovodní biotopy	∩	0,5-20 m hloubky		environmental range per unit space (ERUS)	Zhou et al., 2021
mechorosty	lesní biotop	∩	10 000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita a topografie	Heidrich et al., 2020
lišejníky	lesní biotop	∖	10 000 m <sup>2</sup>		kompoziční heterogenita a topografie	Heidrich et al., 2020