

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Hana Dlouhá**

Souvislost mezi jevy týkajícími se diverzity a celkovou abundancí společenstev

The relationships between diversity patterns and community abundance

Bakalářská práce

školitel: Doc. David Storch, Ph.D.

Praha 2011

**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, 6. 5. 2011

**Poděkování:**

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli Davidovi Storchovi za poskytnuté rady a připomínky, které mi při psaní této práce poskytl. Zároveň děkuji za podporu své rodině a přítelovi, kteří mi byli po celou dobu studia oporou.

**Abstrakt:** Nárůst druhové bohatosti s plochou patří mezi nejstudovanější ekologické závislosti a je mu věnováno značné množství literatury. Empirické studie ukazují, že rychlost přibývání druhů s plochou není na všech prostorových měřítkách stejná. Na nejjemnějších a největších měřítkách je tento nárůst značně rychlejší než na středních (regionálních) škálách. Tyto rozdíly byly přičítány nejrůznějším charakteristikám prostředí, taxonů atd. Existuje možnost, že variabilita nárůstu druhové bohatosti s narůstající plochou je vysvětlitelná pomocí průměrné druhové abundance společenstev. Tato práce shrnuje souvislosti mezi rychlostí nárůstu druhové bohatosti, faktory, které ji ovlivňují a průměrnou druhovou abundancí.

**Klíčová slova:** abundance, biodiverzita, makroekologie, společenstvo, vztah mezi počtem druhů a sámkovanou plochou (SAR)

**Abstract:** Increase in the number of species with area is one of the most studied ecological patterns. There is a considerable amount of literature devoted to this question. The rate of increase in the species diversity with area isn't equal at all the spatial scales, as shown by empirical studies. On the finest and coarsest scales, there is distinctively higher rate of increase than on the middle (regional) scales. These distinctions were attributed to many characteristics of environment, taxon etc. There is a possibility to explain the variability of this particular rate by mean species abundance. This work focuses on summarizing the relationships between the rate of increase in biodiversity with area, factors that influence it and mean species abundance.

**Key words:** abundance, biodiversity, macroecology, community, species-area relationship (SAR)

## OBSAH

1. ÚVOD .....	1
2. SPECIES-AREA RELATIONSHIP (SAR) .....	2
2.1. SAR obecně .....	2
2.2. Historický přehled poznatků .....	4
3. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ TVAR A SKLON SAR .....	6
4. ABUNDANCE A SAR .....	11
4.1. Vliv agregace na SAR a průměrná druhová abundance .....	11
4.2. Průměrná druhová abundance a SAR .....	15
5. ZÁVĚR.....	17
6. SEZNAM LITERATURY .....	18

# 1. ÚVOD

Rozličná diverzita rostlinných i živočišných společenstev je nepopíratelným jevem, kterého jsme každodenními svědky. Pozorování rozdílů v druhové bohatosti se objevuje již v dávné minulosti a spolu s ním se později objevuje snaha kvantifikovat a podrobněji popisovat tento jev. Jednou z možností, jak vyjádřit změny druhové bohatosti, je sledovat její přibývání se vzrůstající plochou. Tento vztah se v odborné literatuře nejčastěji nazývá *species-area relationship* (SAR). Jedná se o intenzivně a dlouhodobě studovanou závislost, které jsou věnovány jak teoretické, tak i empirické práce. Proto je také vhodné pracovat s touto závislostí dále a dávat ji do kontextu s dalšími studii.

*Species-area relationship* patří mezi hlavní ekologické závislosti, nicméně mechanismy, které přispívají k jeho konkrétnímu průběhu, zůstávají předmětem studia. V minulosti bylo navrženo velké množství přístupů a náhledů, které se zamýšlely nad vztahem mezi počtem druhů a plochou. Některé se zabývaly čistě matematickými artefakty vznikajícími jako vedlejší produkt použité metodiky, jiné uvažovaly konkrétní biologické procesy a jejich dynamiku. Historickému vývoji poznatků se více věnuji v příslušné kapitole.

Souvislost mezi *species-area relationship* a abundancí společenstev (celkovým počtem jedinců ve společenstvu) patří mezi nové a málo studované přístupy. Proto bylo cílem této práce shrnout základní představy o vlivu dílčích faktorů na průběh křivky SAR a dát je do souvislosti s průměrnou abundancí společenstev. Právě tento přístup přináší nový pohled na průběh SAR, když svými výstupy poukazuje na to, že veškeré SAR sledují stejný průběh a jen jsou vertikálně či horizontálně posunuta. Snažím se shrnout jedinečnost tohoto náhledu na problematiku, ale i upozornit na potenciální nevýhody.

## 2. SPECIES-AREA RELATIONSHIP (SAR)

### 2.1. SAR obecně

Jednou z nejvíce studovaných patrností<sup>1</sup> v makroekologii je bezpochyby vztah mezi nárůstem počtu druhů a vzrůstající plochou, *species-area relationship*, který je běžně označován zkratkou SAR.

SAR vypovídá o rozdílech v počtu druhů mezi různými prostorovými měřítky, ale i o změně druhové skladby mezi plochami. Díky tomu tedy SAR vypovídá i o beta diverzitě stanovišť. SAR je vyjádřením triviální představy, že druhové bohatství ( $S$  – počet druhů) narůstá se vzrůstající sámkovací plochou ( $A$ ).

Zřejmým faktem je, že počet druhů s plochou vzrůstá, ale přesná forma SAR a jeho tvar a sklon zůstávají doposud předmětem diskusí<sup>2</sup>.

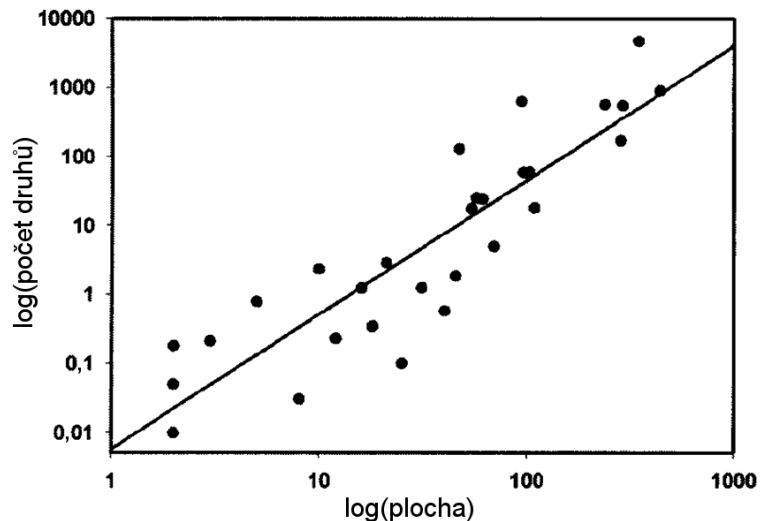
Nejčastěji se setkáme se SAR jako lineární funkcí v log – log prostoru. Tento tvar vychází z mocninného tvaru  $S = cA^z$ , kde  $S$  představuje počet druhů,  $c$  taxonově specifickou konstantu a  $A$  plochu. (Arrhenius 1921) (Obr. 1).

Velkou pozornost zasluhuje zejména exponent  $z$ , který v log – log prostoru určuje sklon regresní přímky, kdežto sklon SAR při netransformovaných osách je určován oběma parametry  $z$  a  $c$  (Connor & McCoy 2001). Rosenzweig (1995) ukázal, že  $z$  závisí na habitatu, měřítku i taxonu.

---

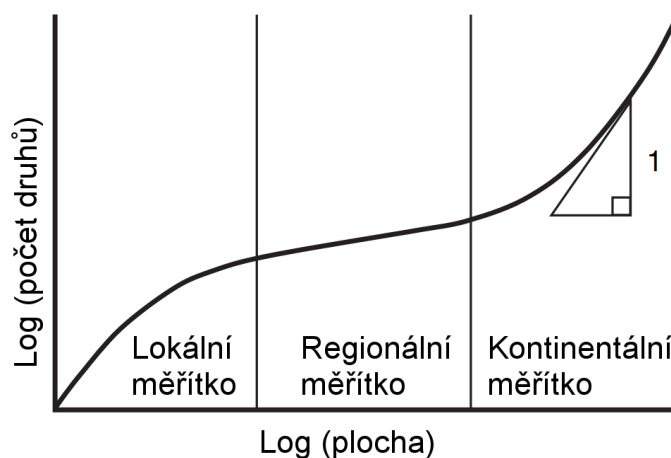
<sup>1</sup> Slovo patrnost je chápáno ve významu anglického slova *pattern* a je používáno obdobně.

<sup>2</sup> Pokud hovořím o tvaru, sklonu SAR atp., mám na mysli charakteristiky regresní křivky vyplývající z jednotlivých studií.



**Obr. 1:** Grafické znázornění SAR pro cévnaté rostliny Galapážského souostroví (Connor & McCoy 2001).

Při grafickém znázornění nárůstu druhové bohatosti s plochou přes velký rozsah měřítek vykazuje vynášená křivka na jednotlivých úsecích výrazně odlišný průběh. Fakt, že se s plochou mění sklon SAR v log-log prostoru, je znám už několik desetiletí (Martin 1981). Pokud budeme graficky znázorňovat SAR v logaritmickém prostoru, nejvyššího sklonu křivka dosahuje na nejmenších a největších prostorových škálách a nazýváme ji trifazickou (Obr. 2) Takřka lineární závislost v logaritmickém prostoru (mocninná závislost v prostoru nezlogaritmovaném) je typická pro regionální měřítka. Konkávní křivka v logaritmickém prostoru nejlépe popisuje rychlost nárůstu počtu druhů na lokálních měřítkách a křivka konvexní na měřítkách kontinentálních, kde se její sklon přibližuje jedné (Preston 1960).



**Obr. 2:** Příklad trifazické křivky SAR, podle (Hubbell 2001) – str. 161 (Rosindell & Cornell 2007).

S trifazickou křivkou souvisí úvaha, že význam mocninné závislosti by se neměl přeceňovat, ačkoliv na některých škálách je vhodnou aproximací (Storch *et al.* in prep.). Neexistuje důvod, proč by právě tato závislost měla být upřednostňována oproti jiným matematickým funkcím (různé funkce dobře aproximují SAR přes různý rozsah škál). Mocninná závislost je ale vhodná k popisování a porovnávání různých typů SAR (Dengler 2009). Musíme mít ale na paměti, že volba metodologických postupů výrazně ovlivňuje parametry spjaté s touto mocninnou závislostí.

Sklon regresní přímky SAR se může značně lišit (Connor & McCoy 1979). Tato variabilita může být částečně připsána geografickému rozložení: izolované oblasti produkují vyšší sklon SAR oproti oblastem nacházejícím se v rámci jedné spojitě pevniny. Tato souvislost ovšem není jednoznačná. Autoři jiné studie dospěli k jinému výsledku – obecně se neliší SAR pevnin a ostrovů (Drakare *et al.* 2006). Nejvyššího sklonu bylo dosaženo při porovnání mezi různými kontinenty nebo jinými biotickými provinciemi (Rosenzweig 1995).

Zatímco rozdíly v druhové bohatosti mezi izolovanými kousky pevniny jsou pravděpodobně silně ovlivněny dynamikou kolonizace/extinkce nebo speciace/extinkce (MacArthur & Wilson 1976), na zmíněné rozdíly v rámci souvislé pevniny působí faktory určující prostorovou distribuci jedinců (He & Legendre 1996).

## **2.2. Historický přehled poznatků**

Rozmanitost životních forem člověka jistě fascinovala od nepaměti. Není tedy divu, že se už v minulosti vědci snažili porozumět rozdílům v druhové bohatosti jak na lokální, tak regionální úrovni.

První, kdo popsal nárůst počtu druhů s plochou, byl H. G. Watson v roce 1835. Učinil tak svou poznámkou, že při nárůstu zkoumané plochy na anglickém hrabství na desetinásobek se zvýšil počet nalezených druhů rostlin na dvojnásobek (Connor & McCoy 2001).

Zmíněný vztah se objevuje už v počátcích kvantitativní ekologie (Arrhenius 1921; Gleason 1922). Arrhenius popisuje výsledek svého bádání následovně: „Počet druhů kontinuálně vzrůstá s narůstající plochou“ a jako první se pokouší kvantifikovat tuto závislost matematickým vzorcem (viz výše).

Souhrnné články zabývající se SAR jsou vzácné (Drakare *et al.* 2006). I přesto, že existuje velké množství jednotlivých studií, většinou postrádají zobecnitelné závěry kvůli zaměření na konkrétní taxony popř. omezené geografické oblasti. Pozoruhodnou výjimkou mezi těmito studiemi je práce analyzující soubor sta SAR (Connor & McCoy 1979). Autoři si vytyčili dva hlavní cíle: zjistit, jestli existuje unikátní teoretický podklad vysvětlující variabilitu SAR a zda parametry (zejména exponent  $z$ ) skrývají nějaký hlubší význam. Zůstali ale skeptičtí v obou bodech.

Do popředí se SAR dostává díky ekologickému výzkumu nedávné minulosti, který je neodmyslitelně spjat s fragmentací prostředí, globální ekologickou změnou a úbytkem diverzity. Na pozadí těchto skutečností je pochopení vztahu mezi druhovou bohatostí a plochou obzvlášť důležité. SAR je ústředním prvkem pro predikování úbytku druhů v závislosti na globální ekologické změně (Thomas *et al.* 2004), regionálním úbytku habitatů (Ney-Nifle & Mangel 2000) i pro odhadnutí míry potenciální ztráty diverzity snížením speciální rychlosti (Rosenzweig 2001).

Příčinami nárůstu počtu druhů s plochou se zabývali už Connor a McCoy (Connor & McCoy 1979). Zkoumání podrobily dvě hlavní hypotézy:

- i. Hypotéza heterogenity prostředí (diverzity habitatů)
- ii. Hypotéza demografických procesů

První zmiňovaná hypotéza na SAR pohlíží, jako na vztah, kdy s plochou vzrůstá pravděpodobnost, že bude obsahovat více typů prostředí.

Vysvětlení založené na demografických procesech uvažuje dynamické složky jako je disperze, kolonizace, speciace a extinkce na různých prostorových měřítkách. Jak vyplývá už z teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1976), popř. z rozšiřujících prací (Hubbell 2001), větší plocha skýtá větší pravděpodobnost kolonizace a speciace a nižší pravděpodobnost extinkce, což vede ke zvýšení diverzity.

Na druhé straně, velmi značné kolonizační úspěchy způsobené disperzí umožněnou vysokou propojeností ploch mohou postupně vést k přitlumení rychlosti nárůstu počtu druhů s plochou na hrubších prostorových měřítkách (a to díky snížení beta diverzity mezi plochami) (Preston 1962; Mouquet & Loreau 2002; Leibold *et al.* 2004).

Jak vzrůstal význam prostoru v ekologii (Rosenzweig 1995; Tilman & Kareiva 1997), objevovaly se další vhledy do teoretické podstaty SAR. Tyto analýzy se zaměřovaly jak na *pattern-based*, tak i *process-based* pohledy na SAR.

V *pattern-based* přístupu, který vysvětluje SAR na základě patrností a geometrických zákonitostí, se jedna z hlavních diskusí zaměřila na použití soběpodobných konceptů a fraktálové geometrie (Harte *et al.* 1999; Harte *et al.* 2001; Lennon *et al.* 2002; Sizing & Storch 2004; Storch *et al.* 2008). Do této kategorie teoretických výkladů SAR spadá i souvislost mezi průměrnou druhovou abundancí a sklonem SAR (Harte *et al.* 2009).

S teorií soběpodobnosti je úzce spjata otázka, jestli je SAR nezávislé na škálování (Harte *et al.* 1999; Storch *et al.* 2007). V současnosti je široce přijímána představa, že SAR generované na velmi malých (v rámci populací) a velmi velkých (napříč evolučními provinciemi) prostorových měřítkách se liší od SAR generovaného na středních prostorových škálách. Důvod této dichotomie pravděpodobně spočívá ve změnách důležitosti procesů ležících v pozadí SAR, které jsou spjaty se změnou měřítka (Rosenzweig 1995; Hubbell 2001).

Některé směry, kterými se ubírá výzkum SAR v posledních letech, jsou popsány v ostatních kapitolách této práce.

### 3. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ TVAR A SKLON SAR

Znalost faktorů, které mají vliv na tvar a sklon křivky SAR, je velice důležitá a v literatuře jí bylo věnováno mnoho prostoru.

Jak již bylo zmíněno, SAR v rámci kontinuální pevniny jsou ovlivněny faktory určujícími prostorovou distribuci druhů. Tradičně se uvádějí tři hlavní faktory, které ovlivňují tvar a sklon SAR (Storch *et al.* 2003):

- i. *Sampling effect*<sup>3</sup> : jelikož většina druhů je vzácných (Preston 1948), jejich majoritní část se nenachází ve všech samplovaných oblastech. I za předpokladu náhodné distribuce bude větší část druhů nalezena pouze v oblastech větších. Proto je tedy

---

<sup>3</sup> Není zvykem používat český ekvivalent tohoto termínu.

*sampling effect* sám o sobě schopen generovat monotónně narůstající SAR (Preston 1962). Samotný *sampling effect* ale není dostatečným vysvětlením pro mocninnou závislost nebo empiricky zjištěné sklony SAR (Leitner & Rosenzweig 1997).

- ii. *Heterogenita habitatů* je druhým faktorem, kterým se podrobně zabýval např. Rosenzweig ve své monografii (Rosenzweig 1995). Vycházel z představy, že větší území zahrnuje více druhů habitatů a tudíž umožňuje koexistenci více druhů, které jsou vázány na konkrétní habitaty. Různorodost habitatů tak potenciálně ovlivňuje agregaci druhů v prostoru. Nicméně tato agregace může být ovlivněna mnoha dalšími faktory, jako např. populační dynamikou nebo agregačním chováním. Např. skutečně vhodné stanoviště nebude druhem obsazeno, jestliže bude tak izolováno od okolních stanovišť, že bude pravděpodobnost kolonizace minimální (Storch *et al.* in prep.).
- iii. *Prostorová populační dynamika druhů* je uvažována jako třetí faktor ovlivňující SAR. Byl prokázán její signifikantní vliv na tvar SAR (Storch *et al.* 2003). Vyšší míra disperze obecně vede k homogennějšímu (tedy méně agregovanému) rozmístění, kterému odpovídá nižší sklon SAR. A opravdu, dynamické modely ukazují, že zvýšená disperze vede k nižšímu sklonu SAR (Rosindell & Cornell 2007). Také Rosenzweig (1995) připisuje rozdíly mezi pozorovanými SAR v rámci pevniny (kde z dosahovalo hodnot mezi 0,1 a 0,2) a ostrovními SAR (z mezi 0,2 a 0,5) míře disperze. V souladu s teorií ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1976) se předpokládá, že ostrovy jsou osídleny menším počtem druhů než oblast stejné velikosti lokalizovaná na pevnině, protože některé druhy prostě nejsou schopné dosáhnout těchto ostrovů. Migrace druhů z ostrova a na ostrov je přirozeně omezena a extinkce není tedy kompenzována imigrací druhů.

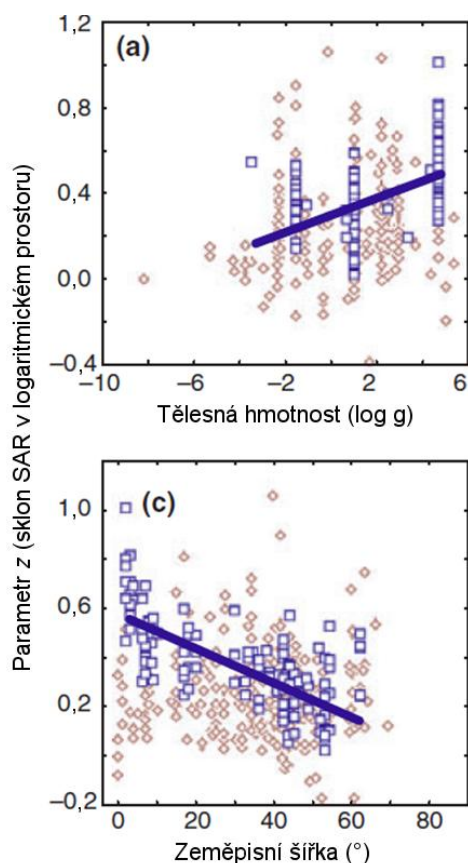
Obecně ale můžeme říci, že jakýkoliv biologický faktor nebo proces ovlivňující distribuci druhů v prostoru tak, že sníží agregaci jedinců v prostoru nebo zvýší homogenitu druhové distribuce, sníží sklon SAR založeného na vnořeném designu. Naopak, činitele vedoucí k rozdílnostem mezi plochami, povedou ke zvýšení agregace a tím i sklonu SAR. Z těchto úvah také vyplývá, že existuje přímá úměra mezi beta diverzitou a sklonem SAR.

Jedním z faktorů korelujících s parametrem  $z$  je postavení v potravním řetězci (Holt *et al.* 1999; Cagnolo *et al.* 2009). Taxony ležící na bázi potravního řetězce (např. rostliny, plži) dosahují nižších hodnot  $z$  oproti taxonům zaujímajícím vyšší trofické úrovně (např. pavouci, ptáci, parazitoidi). Klasické vysvětlení tohoto jevu vychází z úvahy, že pokud

velikost populace klesá se zvyšující se trofickou úrovní (z energetických důvodů), výše postavené druhy jsou náchylnější vůči extinkci na malých plochách, což vede ke strmějšímu sklonu SAR v logaritmickeém prostoru. Dalším možným vysvětlením je vliv *sampling effectu*. Tento vztah mezi  $z$  a trofickou pozicí ovšem nebyl potvrzen v rámci komplexní analýzy, zpracovávající velké množství datových souborů (Drakare *et al.* 2006).

Zeměpisná šířka je faktor, který silně koreluje se sklonem regresní přímky SAR: se vzrůstající zeměpisnou šířkou hodnota koeficientu  $z$  významně klesá (Drakare *et al.* 2006; Qian *et al.* 2007). Toto zjištění je v souladu s poklesem beta diverzity se vzrůstající zeměpisnou šířkou (Qian & Ricklefs 2007). Problematickou skupinou, u které se v některých studiích nepodařilo prokázat průkazný rozdíl v beta diverzitě, jsou létající savci (netopýři) (Rodriguez & Arita 2004). Je možné, že k odhalení tohoto *patternu* u netopýřů by byla potřeba větší latitudinální rozsah než u nelétajících savců.

Silná korelace existuje mezi sklonem SAR v log-log prostoru a tělesnou velikostí (Obr. 3). Malé organismy (jednobuněčná eukaryota) vykazují nižší hodnoty  $z$ , což bývá vysvětlováno jejich značnou schopností disperze (Hillebrand *et al.* 2001), která vede k homogennějšímu rozmístění v prostoru.



**Obr. 3:** Vliv působení spojitých proměnných na sklon  $z$  mocninné závislosti SAR. Čtverce představují vnořený design SAR, kosočtverce nezávislý design SAR. Každý bod představuje jeden SAR. Sklon SAR je vynášen v závislosti na hmotnosti organismu (a) a střední zeměpisné šířce areálu (c). Pro snazší vizuální orientaci bylo z grafu vypuštěno šest nejvyšších a nejnižších hodnot  $z$  (ale nikoliv ze statistické analýzy) (Drakare *et al.* 2006).

Tradičně byla uvažována souvislost mezi sklonem  $z$  a charakteristikou zkoumané oblasti v tom smyslu, zdali je tato oblast součástí spojitě pevniny nebo ostrovní plochy (Preston 1962; Rosenzweig 1995). Tato úvaha umožňuje zobecnění na jakékoliv oblasti lišící se diverzitou habitatů a propojeností s okolním prostředím (např. oceán vs. jezera). Podle Rosenzweiga (1995) mají izolovanější oblasti (ostrovy) strmější *species-area* křivky oproti pevninským plochám založených na vnořeném designu. Drakare *et al.* (2006) nepodporuje tento všeobecně přijímaný pohled. Ukazuje, že průměrné  $z$  ostrovních ploch vypočítané na základě vnořeného designu, je sice vyšší než  $z$  většiny ostatních habitatů, ale je takřka nerozeznatelné od hodnot pro pevninské zalesněné oblasti. Nedostatečný rozdíl sklonu SAR mezi izolovanými a nespojitými oblastmi oproti oblastem méně izolovaným a

spojitým je ještě podpořen srovnáním jezer, která mají sklon SAR obdobný nebo dokonce nižší než oceánské oblasti (v závislosti na designu pokusu).

Dalšími výstupy zmiňované metaanalýzy (Drakare *et al.* 2006) jsou výsledky vypovídající o signifikantním rozdílu sklonu SAR v logaritmickém prostoru mezi zalesněnými a nezalesněnými plochami, přičemž vyššího sklonu dosahují plochy zalesněné. Naopak, nebyl prokázán významný rozdíl mezi sklonem SAR pro akvatické a terestrické prostředí.

Produktivita prostředí (kvantifikovaná pomocí biomasy) negativně koreluje s parametrem  $z$  (Chiarucci *et al.* 2006). Tzn., že nárůst počtu druhů s plochou probíhá „pomaleji“ v produktivnějším prostředí. Dalším důkazem tohoto vztahu je studie, ve které je dostupnost energie vyjádřena pomocí indexu NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), který je v úzkém vztahu s čistou primární produkcí prostředí (Storch *et al.* 2005).

Zajímavou souvislostí je vztah mezi SAR a intenzitou spásání. Spásání působí na SAR různě v závislosti na panujících klimatických podmínkách (De Bello *et al.* 2007). Autoři ukázali na příkladu vegetace pastvin severovýchodního Španělska, že  $z$  vzrůstá s intenzitou spásání v aridních oblastech a naopak klesá v oblastech s vlhčím, mírnějším klimatem.

V neposlední řadě má na SAR a hlavně jeho sklon velký vliv volba experimentálního designu. Základní dichotomie spočívá ve vztahu mezi menšími a většími plochami SAR.

- i. Vnořený design (*nested design/ sampling*) znamená, že větší plocha obsahuje všechny menší plochy.
- ii. Nezávislý design (*independent design/ sampling*) pracuje s prostorově se nepřekrývajícími plochami.

Zvolená metoda smplování se odráží ve výsledném sklonu regresní přímky. SAR založené na plochách prostorově vnořených dosahují vyššího sklonu  $z$  oproti SAR ploch nezávislých (Drakare *et al.* 2006).

Jedna z podrobnějších klasifikací křivek SAR podle metody smplování zahrnuje čtyři základní schémata (Scheiner 2003):

- i. Vnořené kvadráty
- ii. Kvadráty uspořádané do těsné mřížky (přiléhající)
- iii. Kvadráty uspořádané do volné mřížky (nepřiléhající)
- iv. Plochy rozličných velikostí (často ostrovy, jezera)

První metoda je založena na jediném měření pro danou velikost plochy. Druhý a třetí typ je založen na odhadu průměrné druhové bohatosti dané plochy kombinací kvadrátů. Při těchto výpočtech můžeme pracovat s informací o prostorovém uspořádání kvadrátů. Čtvrtý typ smplování je opět založen na unikátních informacích o plochách (jako typ první), ale každá tato oblast má svou jedinečnou velikost.

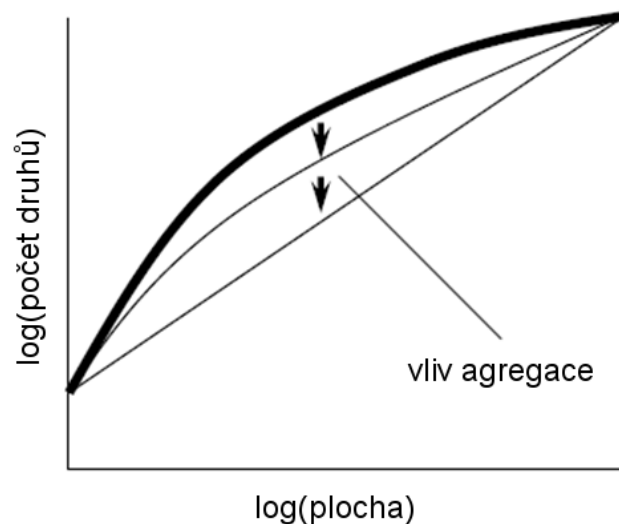
Každá volba smplovací metody přináší svá omezení a ovlivňuje výslednou křivku SAR. Např. první tři schémata vždy vedou k neklesající závislosti, protože jsou založena na zvětšujících se kombinacích stále stejných kvadrátů. Oproti tomu je možné (alespoň teoreticky), aby větší ostrov obsahoval menší počet druhů než jiný, menší ostrov.

## 4. ABUNDANCE A SAR

### 4.1. Vliv agregace na SAR a průměrná druhová abundance

Vysvětlit tvar SAR pomocí rozložení druhových početností (SAD – z anglického *species-abundance distribution*) se pokoušelo v minulosti mnoho autorů (např. (Martin & Goldenfeld 2006)). Základní myšlenka vychází z úvahy, že nárůst plochy vede také k nárůstu celkového počtu jedinců (napříč všemi druhy) a větší plochy mohou obsahovat i druhy, které nebyly pozorovány na menších plochách kvůli své vzácnosti. Pokud by tvar SAR byl determinován pouze tímto *sampling effectem*, efektivně by odpovídal *species accumulation curve* (Ugland *et al.* 2003), což je vztah mezi velikostí vzorku, tzn. počtem jedinců a průměrnou druhovou bohatostí daného vzorku. Je nasnadě, že při určování *species accumulation curve* musíme věnovat velkou pozornost randomizačním procesům. Tvar takovéto křivky je plně závislý na SAD. Nárůst druhové bohatosti s plochou, který by byl úměrný takovému *sampling effectu* by odpovídal stavu, kdy by byli jedinci náhodně distribuováni v prostoru. Taková situace ale nebyla nikdy pozorována (jedině na velmi malých škálách), jelikož distribuce druhů v prostoru podléhá agregaci (Harte *et al.* 2005; Storch *et al.* 2008; McGill 2010). SAR odvozený čistě z náhodného rozmístění druhů by se relativně rychle přiblížil k asymptotě a to jakmile by byl smplovaný vzorek veliký natolik, aby zachytil i vzácnější druhy. Poté by se nárůst zpomalil, což by vedlo k predikování nerealisticky nízkých sklonů logaritmicky transformovaných SAR na větších měřítkách (a nerealisticky vysokých hodnot biodiverzity) (Storch *et al.* in prep.).

Další úvahy tedy vedly k zahrnutí vlivu agregace jedinců k *sampling effectu* (Obr.4).



**Obr. 4:** Vliv agregace jedinců vede ke ztrátě křivosti vynášené křivky. Důvodem tohoto efektu je fakt, že celkový počet druhů a celková plocha jsou fixně dány, stejně jako počet druhů na nejmenší samplované ploše (jednotkové ploše). Nicméně agregace snižuje počet druhů na středních prostorových měřítkách (druhy jsou směstnány na jednom místě a na jiných místech se nevyskytují). Jinými slovy, plocha středního rozsahu bude zahrnovat více jedinců některých druhů a méně nebo dokonce žádné jedince druhů jiných, jejichž přítomnost bychom očekávali v prostoru s náhodnou distribucí (Storch *et al.* in prep.).

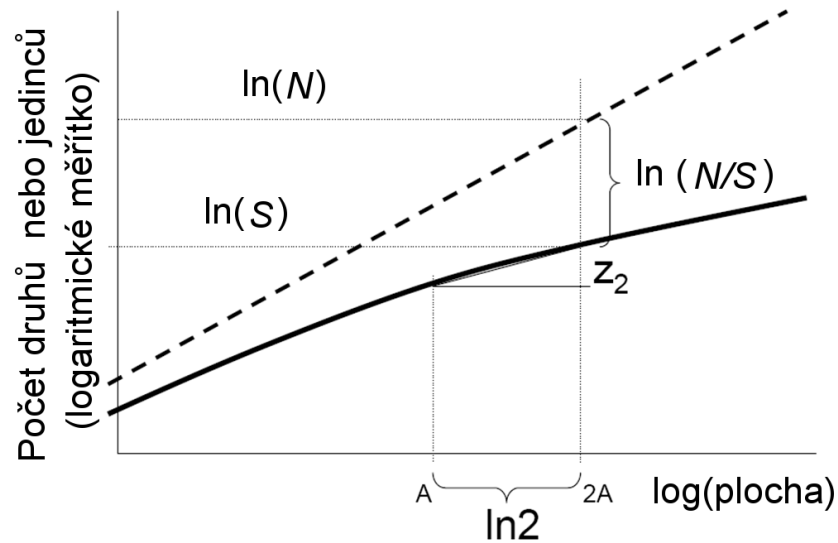
Agregace jedinců v rámci jednoho druhu má za následek větší oblasti absence druhu v prostorové distribuci, což vede k nižším hodnotám průměrné druhové bohatosti (každý druh se totiž nachází v menším počtu čtverců, než by odpovídalo Poissonovské distribuci). Bylo prokázáno, že čím vyšší je míra agregace, tím vyšší je sklon SAR (He & Legendre 2002).

Nicméně problémem tohoto přístupu je předpoklad, že rozložení druhových abundancí je předem známé a že menší plochy reprezentují „podplochy“ tohoto obecného rozložení pozměněného agregací (Green & Plotkin 2007).

Řešením by mohl být detailnější pohled na efekt velikosti vzorku. Obdobně jako konstruujeme SAR (vztah mezi průměrným počtem druhů a plochou), můžeme pozorovat závislost mezi počtem jedinců a samplovanou plochou, tzv. *individuals-area relationship* (IAR). Tento vztah se musí při vnořeném designu jevit jako lineární (a to i ve velmi heterogenním prostředí). Pokud vyneseme oba zmiňované vztahy v log-log prostoru do jednoho grafu, SAR musí ležet pod IAR (nikdy nemůže být více druhů než jedinců), jak je vidět na Obr. 5. Vzdálenost mezi oběma přímkami odpovídá logaritmu průměrné druhové abundance  $\log(N/S)$ , kde  $N$  představuje počet jedinců a  $S$  počet druhů. Tento fakt je založen na pravidlech počítání s logaritmy, přičemž logaritmus podílu se rovná rozdílu logaritmů. Z toho vyplývá, že pouze průměr SAD je vlastně důležitý pro tvar a sklon SAR. Při pohledu na obrázek č. 5 je poměrně jasné, že SAR nemůže být lineární napříč všemi škálami v log-log prostoru, tzn., že nemůže univerzálně odpovídat mocninnému zákonu. Je to dáno tím, že:

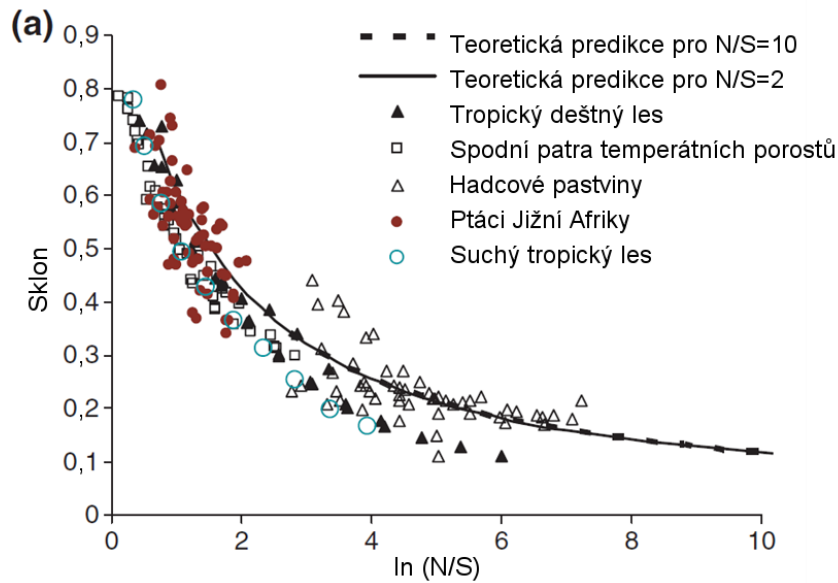
- i. sklon SAR musí být nižší než sklon IAR (jinak by zdvojnásobení plochy vedlo k zdvojnásobení počtu druhů a to by bylo možné pouze za předpokladu nulových překryvů mezi plochami)
- ii. SAR nemůže křížit křivku IAR (počet druhů musí být menší nebo roven počtu jedinců)

Tato omezení vedou k počátečnímu rychlému vzestupu SAR (sklon SAR se přibližuje sklonu IAR,  $z = 1$ ), ke kterému dochází na velmi malých měřítkách, kde je druhová bohatost limitována počtem samplovaných jedinců. Jak se ale dostáváme k větším měřítkům, sklon SAR se snižuje a SAR a IAR se od sebe vzájemně vzdalují. Jinými slovy, obrázek číslo 5 ilustruje souvislost mezi průměrnou druhovou abundancí a sklonem SAR křivky. Se vzrůstající druhovou abundancí ( $N/S$ ) klesá sklon  $z$ .



**Obr. 5:** Vztah mezi SAR (plná čára) a IAR (čerchovaná čára). Pokud je SAR blízko k IAR (a tudíž je průměrná druhová početnost nízká), jeho sklon se přibližuje sklonu IAR a tudíž se blíží jedné (Storch *et al.* in prep.).

K podobným závěrům dospěl i Harte *et al.* v roce 2009. Tato studie byla založena na maximalizaci informační entropie (MaxEnt) a z těchto teoretických úvah vyplývá souvislost mezi průměrnou druhovou abundancí  $N/S$  (počet jedinců / počet druhů) a tvarem SAR. Průměrná druhová abundance ovšem určuje tvar SAR pouze na některých prostorových škálách. Harte *et al.* (2009) postulují, že všechny SAR sdílejí stejný tvar a liší se pouze měřítkem, na kterém sdílejí stejnou  $N/S$  hodnotu a počet druhů náležející k této hodnotě. Hodnota  $N/S$  určuje přesný lokální sklon SAR na všech prostorových škálách (je to derivace v bodě). Jelikož se vzrůstající plochou narůstá počet druhů pomaleji než počet jedinců, zvyšuje se i hodnota  $N/S$ . Teoretické předpovědi byly i empiricky potvrzeny - se vzrůstající průměrnou druhovou abundancí (a plochou) klesá sklon SAR ( $z$ ) (Obr. 6).



**Obr. 6:** Predikované a pozorované hodnoty parametru z závislosti SAR získané na základě vnořeného designu experimentu pro grafy, kde byl vynesena  $\log(S)$  na ose  $y$  a  $\log(A)$  na ose  $x$ . Zde je ovšem vyjádřen sklon  $z$  jako funkce průměrné druhové abundance ( $\ln(N/S)$ ). Čerchovaná a plná čára odpovídají teoretickým predikcím pro stanovené hodnoty:  $N_0=100$ ,  $S_0=10$  a  $N_0=40$ ,  $S_0=20$ , v tomto pořadí<sup>4</sup>. Z grafu vyplývá jasná souvislost mezi sklonem SAR a průměrnou druhovou abundancí. Symboly plných trojúhelníků odpovídají třem souborům dat z tropického deštného lesa. Čtverce představují data ze spodních vegetačních pater jehličnatých a topolovitých porostů oblasti Skalických hor, trojúhelníky reprezentují hadcové louky temperátních oblastí, plné kruhy data ze sčítání avifauny Jižní Afriky a prázdné kruhy sčítací data stromů suchého tropického lesa na Kostarice (Harte *et al.* 2009).

#### 4.2. Průměrná druhová abundance a SAR

Fakt, že jednotlivé druhy jsou různě početné, je na první pohled zřejmý. Abundance je úzce spjata s řadou faktorů. Např. existuje negativní korelace mezi druhovou abundancí a

<sup>4</sup>  $N_0$  představuje celkový počet jedinců,  $S_0$  celkový počet druhů

postavením v potravním řetězci (Jonsson *et al.* 2005), tudíž predátoři jsou méně početní než jejich kořist. Dalším ilustrujícím příkladem může být vztah mezi tělesnou hmotností a druhovou abundancí, kdy organismy s větší hmotností dosahují nižších hodnot druhových početností (Cohen *et al.* 2003). Jak jsem doložila výše, tyto faktory výrazně korelují s parametrem  $z$  (sklonem SAR v log-log prostoru). Nabízí se tedy možnost, vysvětlit veškerou variabilitu SAR průměrnou druhovou abundancí. Variabilita vysvětlená jednotlivými faktory by mohla být souhrnně vysvětlitelná právě druhovou početností. Jednoduchou úvahou si můžeme přiblížit souvislosti této teorie: druhy, které zauímají nejvyšší pozice v potravních řetězcích, dosahují vysokých hodnot parametru  $z$  (Holt *et al.* 1999) a zároveň jsou málo početné (Jonsson *et al.* 2005). Nízká druhová početnost tedy nepřímo souvisí s vysokou hodnotou  $z$ .

Touto souvislostí se ovšem zabývá pouze minimum prací. Již výše jsem zmínila teoretické predikce založené na maximalizaci informační entropie (Harte *et al.* 2009) a vztah mezi SAR a IAR (Storch *et al.* in prep.), které potvrzují výše zmíněné úvahy (viz Obr. 5 a 6). Je ale jasné, že je potřeba podrobit statistickým analýzám empirická data a zjistit, zda je opravdu souvislost mezi sklonem SAR a dílčími faktory převeditelná na vztah mezi sklonem SAR a průměrnou druhovou abundancí.

V literatuře se nachází velké množství prací, které se zabývají právě vztahem mezi sklonem SAR a jednotlivými vysvětlujícími proměnnými. Pokud by se podařilo unifikovat tuto závislost, právě díky průměrné druhové početnosti, znamenalo by to veliké zjednodušení stávajících modelů a úvah.

Harte *et al.* (2009) popisuje, že hodnota  $N/S$  na určitých škálách určuje tvar křivky SAR na větších či menších měřítkách, všechna SAR mají stejný tvar a liší se pouze měřítkem, na kterém sdílí společnou hodnotu druhové abundance a současně počtem druhů odpovídajícím této hodnotě. To znamená, že veškerá SAR jsou změnou měřítka převeditelná na universální tvar SAR. Ačkoliv se průměrné druhové početnosti druhů liší mezi jednotlivými habitaty i taxony, všechny SAR predikovaná na základě této teorie mají stejný tvar, pokud jsou vynášena v souvislosti s hodnotou druhových početností. Jakékoliv dva SAR se mohou lišit rozlohou areálu, při které sdílejí hodnotu  $N/S$  (což vede k horizontálnímu posunu SAR) a konkrétním počtem druhů hodnoty  $N/S$  (vedoucí k vertikálnímu posunu SAR).

Výše nastíněná teorie (Harte *et al.* 2009) umožňuje odhadovat druhovou bohatost biomů ze znalosti druhové bohatosti a celkových abundancí na mnohem menších prostorových měřítkách.

## 5. ZÁVĚR

SAR představuje jednu ze základních možností ekologů, jak se vypořádat s kvantifikováním druhové rozmanitosti a bohatosti. Proto je důležité odhalit souvislosti mezi tvarem SAR a konkrétními charakteristikami prostředí.

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní poznatky a možné faktory ovlivňující tvar SAR a nastínit souvislost mezi tvarem SAR a průměrnou druhovou abundancí (Harte *et al.* 2009). Jednotlivé faktory, které ovlivňují průběh SAR, jsou různého charakteru (např. postavení v potravním řetězci a produktivita prostředí) a jejich vlivy na křivku SAR se mnohdy liší mezi konkrétními studii. Právě proto je potřeba sjednotit vlivy jednotlivých proměnných a vysvětlit je jednotnou úvahou.

Každá metoda ovšem přináší svá omezení. V přírodě pozorované sklony SAR se při přechodu od nejmenších k největším měřítkům výrazně mění a vytváří tzv. trifazickou křivku, která ale neodpovídá teoretickým predikcím (Harte *et al.* 2009). Variabilitu SAR lépe postihuje model založený na čistě geometrických omezeních a matematických úvahách (Storch *et al.* in prep.). Další otázka je spojena s volbou správné „jednotky“ pro práci s MaxEnt aplikací. Zvolené druhy mohly být nahrazeny taxony vyšší úrovně.

Teoretické predikce spojené s přístupem založeným na maximalizaci entropie nepochybně přinesly nový zjednodušující pohled na variabilitu SAR pozorovanou v přírodě na regionálních měřítkách, ovšem při jejich posuzování je nezbytně nutné snést empiricky pozorované doklady.

Možnost vysvětlit veškerou, v přírodě pozorovanou variabilitu parametru z vztahu SAR pomocí průměrných druhových abundancí je jedním ze sjednocujících přístupů k dané problematice a nepochybně zasluhuje více pozornosti, jak na poli teoretickém, tak experimentálním.

## 6. SEZNAM LITERATURY

- Arrhenius, O.** (1921): Species and area. *Journal of Ecology* **9**: 95-99.
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M. & Zak, M.** (2009): Habitat Fragmentation and Species Loss across Three Interacting Trophic Levels: Effects of Life-History and Food-Web Traits. *Conservation Biology* **23**(5): 1167-1175.
- Cohen, J. E., Jonsson, T. & Carpenter, S. R.** (2003): Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**(4): 1781-1786.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D.** (1979): Statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* **113**(6): 791-833.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D.** (2001): Species-area relationships. Encyclopedia of Biodiversity. *Academic Press, San Diego*. Vol. **5**: 397-412.
- De Bello, F., Leps, J. & Sebastia, M. T.** (2007): Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* **18**(1): 25-34.
- Dengler, J.** (2009): Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography* **36**(4): 728-744.
- Drakare, S., Lennon, J. J. & Hillebrand, H.** (2006): The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters* **9**(2): 215-227.
- Gleason, H. A.** (1922): On the relation between species and area. *Ecology* **3**: 158-162.
- Green, J. L. & Plotkin, J. B.** (2007): A statistical theory for sampling species abundances. *Ecology Letters* **10**(11): 1037-1045.
- Harte, J., Blackburn, T. & Ostling, A.** (2001): Self-similarity and the relationship between abundance and range size. *American Naturalist* **157**(4): 374-386.
- Harte, J., Conlisk, E., Ostling, A., Green, J. L. & Smith, A. B.** (2005): A theory of spatial structure in ecological communities at multiple spatial scales. *Ecological Monographs* **75**(2): 179-197.
- Harte, J., Kinzig, A. & Green, J.** (1999): Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science* **284**(5412): 334-336.
- Harte, J., Smith, A. B. & Storch, D.** (2009): Biodiversity scales from plots to biomes with a universal species-area curve. *Ecology Letters* **12**(8): 789-797.
- He, F. L. & Legendre, P.** (1996): On species-area relations. *American Naturalist* **148**(4): 719-737.

- He, F. L. & Legendre, P.** (2002): Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* **83**(5): 1185-1198.
- Hillebrand, H., Watermann, F., Karez, R. & Berninger, U. G.** (2001): Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms. *Oecologia* **126**(1): 114-124.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A. & Martinez, N. D.** (1999): Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**(5): 1495-1504.
- Hubbell, S. P.** (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. *Princeton University Press, Princeton.*
- Chiarucci, A., Viciani, D., Winter, C. & Diekmann, M.** (2006): Effects of productivity on species-area curves in herbaceous vegetation: evidence from experimental and observational data. *Oikos* **115**(3): 475-483.
- Jonsson, T., Cohen, J. E. & Carpenter, S. R.** (2005): Food webs, body size, and species abundance in ecological community description. *Advances in Ecological Research*, Vol 36. *Elsevier Academic Press Inc, San Diego*. **36**: 1-84.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A.** (2004): The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**(7): 601-613.
- Leitner, W. A. & Rosenzweig, M. L.** (1997): Nested species-area curves and stochastic sampling: A new theory. *Oikos* **79**(3): 503-512.
- Lennon, J. J., Kunin, W. E. & Hartley, S.** (2002): Fractal species distributions do not produce power-law species-area relationships. *Oikos* **97**(3): 378-386.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O.** (1976). The Theory of Island Biogeography. *Princeton University Press, Princeton.*
- Martin, H. G. & Goldenfeld, N.** (2006): On the origin and robustness of power-law species-area relationships in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**(27): 10310-10315.
- Martin, T. E.** (1981): Species-area slopes and coefficients - A caution on their interpretation. *American Naturalist* **118**(6): 823-837.
- McGill, B. J.** (2010): Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters* **13**(5): 627-642.
- Mouquet, N. & Loreau, M.** (2002): Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *American Naturalist* **159**(4): 420-426.
- Ney-Nifle, M. & Mangel, M.** (2000): Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conservation Biology* **14**(3): 893-898.
- Preston, F. W.** (1948): The commonness, and rarity, of species. *Ecology* **29**(3): 254-283.

- Preston, F. W.** (1960): Time and space and the variation of species. *Ecology* **41**(4): 611-627.
- Preston, F. W.** (1962): Canonical distribution of commonness and rarity .2. *Ecology* **43**(3): 410-&.
- Qian, H., Fridley, J. D. & Palmer, M. W.** (2007): The latitudinal gradient of species-area relationships for vascular plants of North America. *American Naturalist* **170**(5): 690-701.
- Qian, H. & Ricklefs, R. E.** (2007): A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters* **10**(8): 737-744.
- Rodriguez, P. & Arita, H. T.** (2004): Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography* **27**(5): 547-556.
- Rosenzweig, M. L.** (1995). Species diversity in space and time. *Cambridge University Press, Cambridge*.
- Rosenzweig, M. L.** (2001): Loss of speciation rate will impoverish future diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**(10): 5404-5410.
- Rosindell, J. & Cornell, S. J.** (2007): Species-area relationships from a spatially explicit neutral model in an infinite landscape. *Ecology Letters* **10**(7): 586-595.
- Scheiner, S. M.** (2003): Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* **12**(6): 441-447.
- Sizling, A. L. & Storch, D.** (2004): Power-law species-area relationships and self-similar species distributions within finite areas. *Ecology Letters* **7**(1): 60-68.
- Storch, D., Evans, K. L. & Gaston, K. J.** (2005): The species-area-energy relationship. *Ecology Letters* **8**(5): 487-492.
- Storch, D., Sizling, A. L., Azaele, S., Cornell, S. & Kunin, W. E.** (in prep.): Biodiversity scaling for beginners: What have we learned so far about the species-area relationship and species' spatial distributions.
- Storch, D., Sizling, A. L. & Gaston, K. J.** (2003): Geometry of the species-area relationship in central European birds: testing the mechanism. *Journal of Animal Ecology* **72**(3): 509-519.
- Storch, D., Sizling, A. L. & Gaston, K. J.** (2007): Scaling species richness and distribution: uniting the species-area and species-energy relationships. *Scaling Biodiversity*. D. Storch, P. A. Marquet and J. H. Brown. *Cambridge University Press*: 300-322.
- Storch, D., Sizling, A. L., Reif, J., Polechova, J., Sizlingova, E. & Gaston, K. J.** (2008): The quest for a null model for macroecological patterns: geometry of species distributions at multiple spatial scales. *Ecology Letters* **11**(8): 771-784.

- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L. & Williams, S. E. (2004):** Extinction risk from climate change. *Nature* **427**(6970): 145-148.
- Tilman, D. & Kareiva, P., Eds. (1997):** Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. *Princeton University Press, Princeton.*
- Ugland, K. I., Gray, J. S. & Ellingsen, K. E. (2003):** The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* **72**(5): 888-897.