

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor : Ekologická a evoluční biologie



**Jan Krupička**

Latitudinální gradient biodiversity a jeho závislost na rychlosti ekologických a evolučních procesů  
Latitudinal gradient of biodiversity and its dependence on rate of ecological processes and evolutionary processes

Bakalářská práce

Školitel: Doc. David Storch, Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

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

V Praze, 27.8.2012

Podpis

**Poděkování:**

Rád bych poděkoval svému školiteli za poskytnuté rady a projevenou trpělivost při psaní mé bakalářské práce. Zároveň bych chtěl poděkovat své rodině za poskytnutou podporu .

**Abstrakt:** Nerovnoměrnost v rozložení druhového diversity na povrchu země je jedním z nejvýraznějších jevů v ekologii. Latitudinální gradient biodiverzity by se dal vysvětlit rozdílným poměrem mezi rychlostí evolučních procesů jako jsou speciace a procesů ekologických, které řídí míru extinkce. Cílem práce je shromáždit a zhodnotit literaturu týkající se teplotní závislosti respektive latitudinálních trendů v rychlostech těchto procesů. Pro evoluční procesy slouží jako nejlepší vysvětlení jejich rychlosti na teplotě metabolická teorie biodiverzity, zatímco u ekologických procesů chybí jak empirická data tak teorie která by je dala do souvislosti s teplotou nebo latitudou. Vysvětlení pomocí tzv. More individual hypothesis se ukázalo jako nepřesvědčivé.

**Klíčová slova:** druhová diversita, latituda, teplota, metabolická teorie, téměř neutrální teorie, speciace, extinkce, vztah mezi druhovou diversitou a energií,

**Abstract:** Unevenness in the distribution of species diversity on the surface of the earth is one of the most striking phenomena in ecology. Latitudinal gradient of biodiversity could be explained by different rates of evolutionary processes such as speciation and ecological processes that control the rate of extinction. The goal is to collect and evaluate the literature on the temperature dependence or latitudinal trends in the rates of these processes. Metabolic theory of biodiversity serves as the best explanation of the rates of evolutionary processes and their dependence on temperature, while an explanation of the rate of ecological process is lacking in empirical data and theories that would put them in relation to temperature and latitude. Explanation by More individual hypothesis was proved unconvincing..

**Keywords:** species richness, latitude, temperature, metabolic theory, nearly neutral theory, speciation, extinction, , species-energy relationship,

## OBSAH

<b>1. ÚVOD.....</b>	<b>6</b>
<b>2. RYCHLOST EVOLUČNÍCH PROCESŮ.....</b>	<b>8</b>
<b>2.1 Metabolická teorie ekologie.....</b>	<b>8</b>
2.2 Metabolická teorie biodiversity.....	9
2.3 Teorie téměř neutrální evoluce.....	12
<b>3. RYCHLOSTE KOLOGICKÝC PROCESŮ.....</b>	<b>14</b>
3.1 Rychlost extinkce.....	14
3.2 More Individual Hypothesis.....	15
<b>4. ZÁVĚR.....</b>	<b>16</b>
<b>5. POUŽITÁ LITERATURA.....</b>	<b>18</b>

## 1. ÚVOD

Nárůst druhové rozmanitosti směrem k rovníku je jedním z nejdéle pozorovaných jevů v ekologii (Darwin 1860, Wallace 1878) a který jako první popsal pravděpodobně von Humbolt (1828) (Tószögyová 2008). Tímto tzv. latitudinálním gradientem biodiversity (Latitudinal Gradient of Biodiversity, LGB) se řídí většina taxonů a jeho síla je stejná pro terrestrická, stejně tak jako pro vodní prostředí, neliší se mezi polokoulemi, či mezi živočichy s různými způsoby disperze nebo mezi endo- a ektotermny. (Hillebrand 2004). Přesto do dnešních dnů chybí přesvědčivá teorie, která by pro tento jev nabídla univerzálně přijmané vysvětlení (Mittlebach et. Al 2007)

Klaus Rohde jako první poukázal na korelaci mezi teplotou a počtem druhů. Teplota ovšem nepůsobí na biodiversitu přímo, ale skrze zvýšenou mutační rychlost, kratší generační dobu a rychlejší selekci (Rohde 1992). Nejvýznamnějším rozvedením jeho myšlenek jsou práce Andrewa P. Allana (Allan et al. 2002, Allan et al. 2006 ) čerpající z metabolické teorie ekologie (Brown et al. 2004), které vysvětlovaly LGB vyšší rychlostí speciace v tropech danou vyšší mutační rychlostí ve vyšších teplotách, respektive vyššímu počtu jedinců schopných přežít v tropech vlivem vyšší produktivity prostředí.

Toto vysvětlení ovšem implicitně předpokládá že s rychlostí speciace vzrůstá úměrně i míra extinkce, což je možné jenom za velmi speciálních podmínek (Storch 2012). Této závislosti pozorované biodiversity bylo věnováno málo pozornosti, a proto cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o rychlosti speciálních (evolučních) procesů, vytvářejících nové druhy a procesů extinkčních (ekologických), které druhy z ekosystémů odstraňují. (Gaston 2000) Metabolická teorie ekologie předkládá jasnou závislost teploty a mutační rychlosti u endotermů, ale v empirická data předkládají mnohem komplikovanější realitu než tato teorie předpokládá.

U ekologických procesů je situace mnohem složitější a neuspokojivější. Chybí nějaká všezahrnující teorie, která by se vysvětlovala jejich rychlost na základě jednoho faktoru, tak jako u evolučních. Jenotlivé ekologické procesy jsou jednak kauzálním propletením který se nedaří rozplést a jednotlivé proměnné – různorodost prostředí, velikost populace, generační doba aj. se navzájem ovlivňují a druhak jsou kruhovým vysvětlením, protože na začátku předpokládají již existující vyšší diversitu v tropech. (Rohde 1992) Použití stejného faktoru který předpokládá MTB - teplotu naráží na problém malého ověření empirických dat. Viz práce na ekologickém vyloučení.

Oproti tomu u extinkčních procesů chybí jak velká teorie, která by vysvětlovala rychlost extinkcí, z jednoho jediného faktoru tak, jak to provedla MTE, tak empirická pozorování dávající ji do souvislosti s latitudou nebo teplotou (Clarke and Gaston 2006). Jednou z možných teorií vysvětlují závislost na teplotě je tzv. *More Individual Hypothesis* (MIH,) která předpokládá, že vyšší počet individuí v důsledku vyšší teploty se promítne v nižší míru extinkce jednotlivých druhů, neboť jejich populace

budou méně ovlivněny náhodnými fluktuacemi, respektive, že vyšší počet individuí znamená větší možnosti speciace. (zde se MIH ve svých předpokladech protíná s MTB)

## 2. RYCHLOST EVOLUČNÍCH PROCESŮ

### 2.1 Metabolická teorie ekologie

Metabolismus představuje specificky biologický proces, ale jeho fungování se řídí základními fyzikálními a chemickými zákonitostmi. Metabolická teorie ekologie (MTE) se právě z nich snaží vysvětlit struktury a dynamiku ekologických systémů (Brown et al. 2004). Její základní východiska by se dala shrnout následovně (O'Connor et al 2007):

1) Předpokládá, že kvasi-fraktálové struktury distribučních sítí v organismu, jakou je např. oběhová soustava, vyžadují alometrii (např. metabolismus =  $\alpha$  hmotnost <sup>$\beta$</sup> , kde  $\alpha$  je „normalizační konstanta“ a  $\beta$  je škálovací exponent), aby byly minimalizovány náklady na transport energie a živin.

2) Tvrdí, že minimalizace těchto transportních nákladů vyžaduje škálovací exponent  $\beta=3/4$ , který sám slouží jako základ škálovacích exponentů jiných vlastností (mortality, délky dožití, aj.), které jsou násobky 1/4.

3) Spojuje metabolismus a teplotu skrze Boltzmanovu konstantu předpovídající kinetiku základních biochemických reakcí.

Jak uvádí Brown et al. (2004), formulování takzvaných alometrických rovnic, které vysvětlují většinu dlouho známých závislostí vlastností organismů na velikosti těla jako mocninných funkcí ve formě  $Y = \alpha M^\beta$ , kde Y je závislá proměnná (jako například rychlost metabolismu) a M je hmotnost, se připisuje Huxleyemu (1932). O velikosti škálovacích koeficientů se dlouho empiricky vědělo, že odpovídá zhruba násobkům 1/4 (např. Kleiber 1932 pro rychlost metabolismu), nikoli násobkům 1/3, jak by se dalo předpokládat z geometrického vztahu mezi objem těla a jeho povrchem.

Vysvětlení nabídl West et al. (1997, 1999b), a to za pomoci již zmíněné představy rozvodných sítí v organismu (oběhová, vylučovací aj.), jejichž větvení je kvasi-fraktální strukturou, kde exponent 3/4 představuje poměr mezi objemem a hmotností organismu a rychlostí metabolismu. Tento poměr tak představuje jakési evoluční optimum, k němuž by měl divergovat vývoj struktury organismů, má-li být dosaženo ideálního poměru pro zásobování buněk živinami.

Univerzálnost tohoto exponentu napříč skupinami byla předmětem mnoha kontroverzí (Srovnej např. Farrell-Gray & Gotelli 2005 a White et al. 2007) a je v poslední době zpochybňována. Třičtvrtěční exponent je obvyklý pouze pro makroskopická prokaryota, u nichž se projevuje omezení rozvodnými sítěmi v tkáních organismu. U prokaryot a u bakterií existují jiné exponenty (cca 2 a 1) i jiné



mechanismy, které limitují rychlost metabolismu (O'Connor et al. 2007). U prokaryot se jedná o dostupnost membrán, neboť od určité velikosti mají eukariotické buňky výhodu, neboť mají organely, na nichž může metabolismus probíhat – nejsou tak omezeny pouze svojí buněčnou membránou; u bakterií je to velikost buněk, protože od určité velikosti přestává být výhodné dopravovat látky z velké vzdálenosti do mitochondrií, a je tedy lepší spojit malé buňky rozvodnými sítěmi (DeLong et al. 2010).

Stejně tak v rámci makroskopických eukariot se exponent liší napříč jednotlivými taxony, ačkoli v průměru se blíží 3/4.

Jediná skupina, která odpovídala předpokládané závislosti, byl hmyz (Issac & Carbone 2010). U ostatních, např. u savců, bylo zjištěno že vztah mezi hmotností a metabolismem není lineární, ale představuje exponenciální křivku (Issac & Carbone 2010, Kolokotronis et al. 2010).

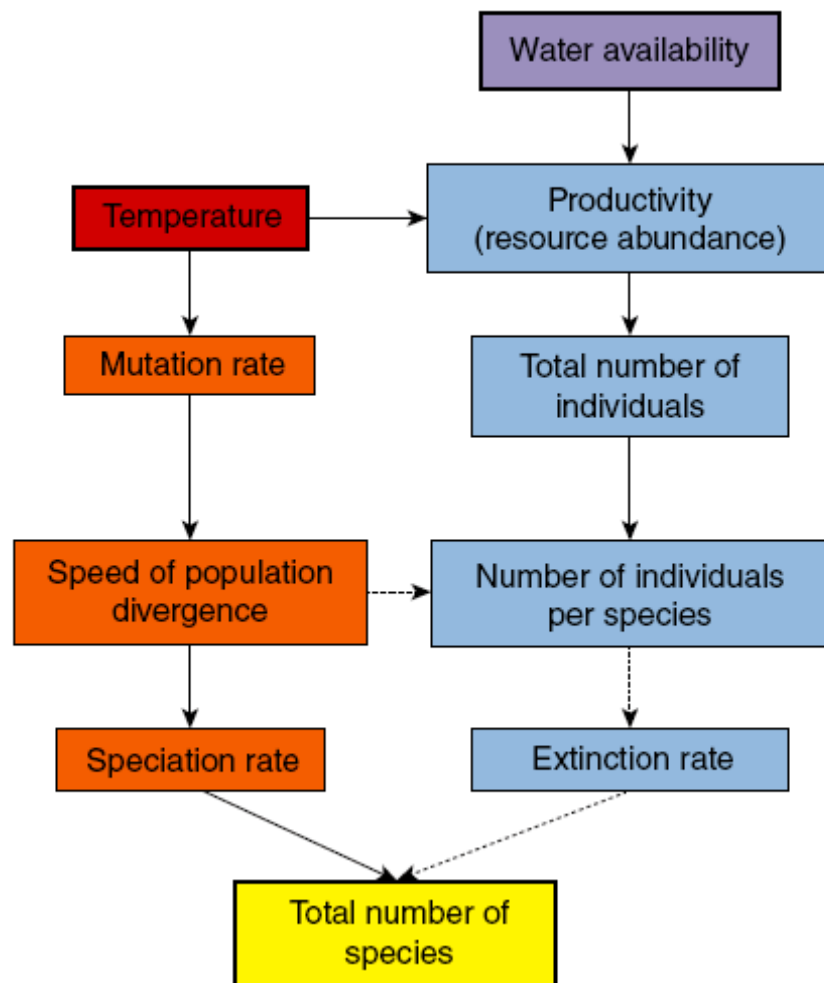
## **2.2 Metabolická teorie biodiversity**

Na tyto myšlenky Browna a Westa návazal Allen et al. (2002). Ve své první formulaci ovšem metabolická teorie biodiversity (MTB) nevycházela ze zvýšených mutačních rychlostí vlivem vyšší teploty, ale spojila dohromady závislost rychlosti metabolismu na teplotě s pravidlem energetické ekvivalence (Damuth 1987). Pravidlo energetické ekvivalence (Energetic equivalence rule, EER) říká, že spotřeba energie libovolným druhem na jednotku plochy je nezávislá na tělesné hmotnosti daného druhu, protože rychlost metabolismu jedince, a tedy i jím spotřebovávané energie, roste podle mocninné funkce v závislosti na hmotnosti stejně rychle, jako klesá jeho populační hustota. Zároveň Allen et al. (2002) předpokládá, že počet jedinců žijících na dané ploše je nezávislý na teplotě. Vzhledem k tomu, že u ektotermů závisí rychlost metabolismu na teplotě, vyplývá z toho, že celkový počet ektotermických druhů bude vyšší v teplejších oblastech (Storch 2012).

Oproti tomu endotermové udržují stálou, relativně vysokou tělesnou teplotu, a proto u nich nezávisí rychlost metabolismu na teplotě prostředí a tedy se od teploty prostředí neodvíjí ani populační hustoty, u kterých Allen et al. (2002) předvídal teplotní invariaci. Mechanismem, který měl stát za LGB endotermů, měla být zvýšená produktivita prostředí, která koreluje s rostoucí teplotou. Produktivnější prostředí by mělo obsahovat celkově větší počet jedinců, v produktivnějším prostředí tak může koexistovat více druhů. Jak upozornil Storch (2003), tento předpoklad odporuje pozorovaným skutečnostem, kdy u ptáků byla pozorována závislost počtu druhů na teplotě jako u ektotermů (Lennon et al. 2000), stejně jako jejich nižší

populační hustoty v tropech (Currie & Fritz 1993). Obdobně tak klesala s latitudou i velikost populací u savců (Johnson 1998).

Metabolická teorie biologie tak byla přeformulována (Allen et al. 2006, Allen et al. 2007) a opustila pravidlo energetické ekvivalence. Místo něj spojila metabolickou teorii biologie s neutrálním modelem biodiversity (Hubbell 2001). Energie se na počtu druhu projevuje dvěma způsoby ve dvou různých formách (viz. Clarke & Gaston 2006). První je kinetická energie molekul projevující se jako teplota, která pozitivně ovlivňuje rychlost metabolismu, jehož zvýšená intenzita vede k většímu počtu mutací vlivem oxidačního poškození volnými radikály (Martin 1995, Gilloly et al. 2005b) a větší speciální rychlostí. MTB tak předpokládá vyšší mutační rychlosti u endotermů než u ektotermů a její nezávislost na teplotě prostředí, čímž se liší od původních Rohdeho předpokladů, že evoluční rychlost se monotónně zvyšuje v závislosti na latitudě napříč skupinami živočichů (Rohde 1992). Druhou formou energie je potencionální energie uložená ve formě chemických vazeb v organických molekulách závislejších na produktivitě prostředí, přičemž produktivita je ovlivněna teplotou a dostupností vody. Produktivnější prostředí by mělo umožnit přežívání většího množství jedinců – v tomto vztahu mezi počtem druhů a produktivitou připomíná MTB More individual hypothesis (viz 3.2 níže). Velikost populací je tak teplotou ovlivňována jak pozitivně skrze produktivitu prostředí, tak i negativně skrze vyšší speciální rychlost. Výsledná velikost proto závisí na poměru mezi těmito dvěma procesy (Storch 2012). (Obr. 1)



**Obr. 1:** Schéma kauzálního řetězce znázorňujícího vliv teploty a produktivity na diversitu podle Allen et. al (2007). Negativní působení je vyznačeno přerušovanou čarou. (Storch 2012)

Empirická podpora pro takto přeformulovanou MTB je velmi nesourodá. Zvýšená speciální rychlost rostlin v tropech je všeobecně silně podpořena nejrůznějšími studiemi (Wright et al. 2003, 2006; Davies et al. 2004, Svenning et al. 2007,), stejně tak jako zvýšená rychlost molekulární evoluce hmyzu (Cardillo 1999). Oproti předpokladům nebyla u ptáků zjištěna závislost rychlosti molekulární evoluce na latitudě (Brohman a Cardillo 2003), některé práce tuto závislost však potvrzují (Cardillo et al 2005, Cardillo 1999). Existují dokonce studie, které našly u ptáků a savců vyšší rychlost speciace a extinkce ve vyšších zeměpisných šířkách než v tropech (Wier & Schluter 2007). Stejně tak, ačkoli teplota ovlivňuje rychlost diversifikace rostlin, i jejich druhové bohatství, rychlost diversifikace neovlivňuje výsledné druhové bohatství (Davies et. al 2004).

### 2.3 Teorie téměř neutrální evoluce

Jak upozorňuje Mittlebach et al. (2007), závislost substituční rychlosti na teplotě, s níž MTE pracuje (Gillooly et al. 2005, Allen et al. 2006), vychází z neutrální teorií molekulární evoluce (Kimura 1968, Kimura 1983), tato teorie je však nekonzistentní s mnoha získanými poznatky o molekulární evoluci (Gillespie 1991, Ohta 1973, Hahn 2008). Neutrální teorie molekulární evoluce předpokládá, že téměř všechny mutace jsou tzv. „striktně neutrální mutace“ (termín T. Ohty), které mají z hlediska fitness organismu nulový vliv a vznikají genetickým driftem v populaci – selekce má proto nízký vliv na rychlost evoluce. Rychlost genetické divergence je tak závislá na generační době, u organismů s krátkou generační dobou je pak rychlejší než u organismů s dlouhou generační dobou.

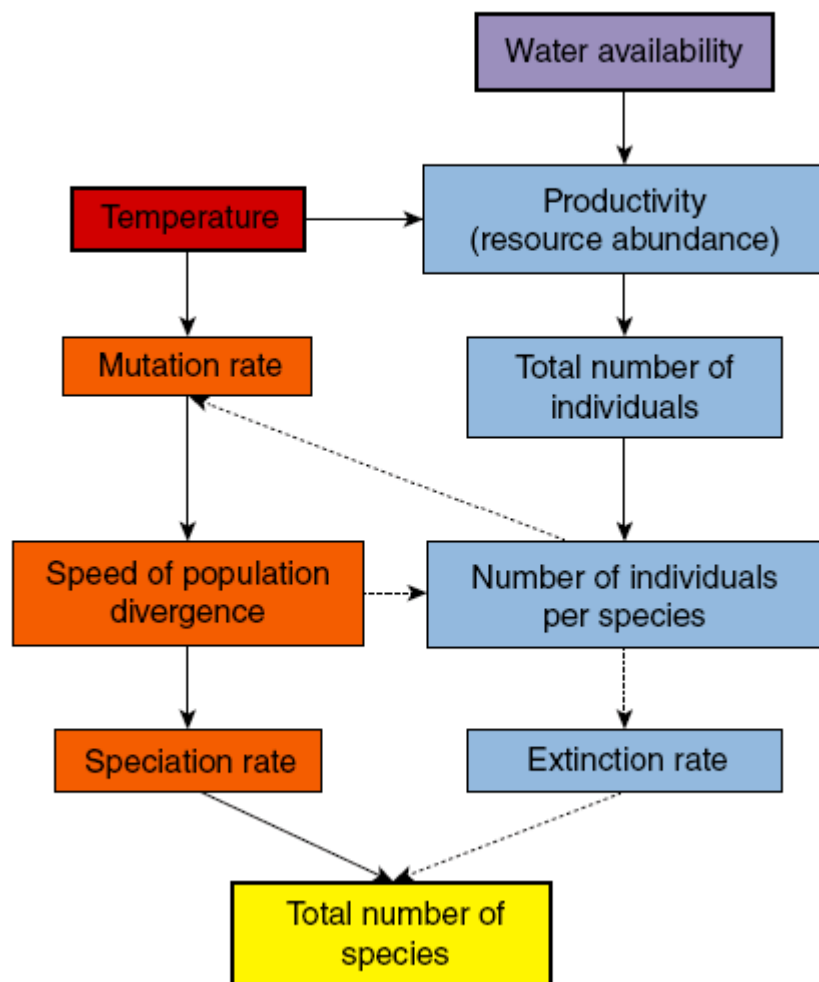
Oproti ní Ohta zaměřila svoji pozornost na existenci „téměř neutrálních mutací“, které podléhají vlivu selekce. Ve svých prvních pracích (Ohta 1973) se zaměřila na slabě škodlivé mutace, u kterých se tehdy předpokládalo že převažují mnohonásobně krát nad mutacemi pozitivními, do té míry, že pozitivním mutacím není třeba věnovat pozornost. Poté co se na konci osmdesátých let ukázalo že četnost výskytu pozitivních mutací byla podceňována, Ohta upravila svoje teorie (Ohta 1990, Ohta 1991) a publikovala svoji teorii takřka neutrální molekulární evoluce (Nearly Neutral Theory of Molecular Evolution).

Existuje tak negativní korelace mezi velikostí populací a rychlostí evoluce, protože v malých populacích není selekční tlak natolik velký, aby přehlušil vliv genetického driftu – malých populací tedy dochází k fixaci násobně většího počtu slabě škodlivých mutací. Oproti tomu ve větších populacích dochází k rychlejší fixaci mírně pozitivních mutací, neboť tam na ně pozitivně působí přirozený výběr. Ve velkých i malých populacích se tak zafixuje stejné množství efektivně neutrálních mutací, v malých populacích však tato fixace představuje větší zlomek všech mutací (Flegler 2009).

Rozdíl mezi těmito dvěma teoriemi je především ve vlivu velikosti populací. Zatímco rychlost evoluce je u neutrálních mutací nezávislá na velikosti populace, u téměř neutrálních mutací existuje negativní korelace mezi velikostí populace a rychlostí evoluce, protože ve velkých populacích dochází k oslabení vlivu genetického driftu, který by dokázal fixovat téměř neutrální mutaci v malé populaci – místo něj se projevuje selekční tlak (Ohta & Gillespie 1995).

Existuje jednoduché vysvětlení, proč byla tato teorie téměř neutrální evoluce při formulaci MTB zavržena ve prospěch teorie neutrální. Kimura (1983) poskytuje jasné, snadno falzifikovatelné hypotézy, které mohou snadno sloužit jako základ nulových hypotéz. Oproti tomu téměř neutrální teorie má potíže (kvůli své vyšší komplexnosti) jasně formulovat empiricky testovatelné hypotézy (Kreitman 1996), i když se postupně hromadí doklady o správnosti jejích předpokladů (Moran 1996, Carneiro et al. 2012) a vyvracející předpoklady teorie neutrální (Begun et al. 2007, Hahn 2008).

Podobné vysvětlení latitudinálního gradientu biodiversity zvýšenou důležitostí genetického driftu v tropech v důsledku malé velikosti temnějších populací navrhol již Fedorov (1966), ovšem jeho teorie se nedočkala empirických ověření (Mittlebach et al. 2007). Navíc je jeho vysvětlení LGT zacyklené, protože k navrhované vyšší důležitosti genetického driftu vyžaduje již existující vysokou diversitu s vysokým počtem vzácných druhů a není schopen vysvětlit prvotní příčinu vyšší diversity v tropech (Schemske 2002). Tu ovšem může poskytnout metabolická teorie biodiversity, pokud by došlo k jejímu přeformulování v modelu téměř neutrální evoluce, což by vyžadovalo formalizaci této teorie. (Obr. 2)



**Obr. 2:** Kauzální řetězec vztahu mezi teplotou a diversitou, doplněný o vliv velikosti populace na speciální rychlost podle teorie téměř neutrální evoluce. Je vidět, jak se původně teorie s ambicí poskytnout přímočaré předpovědi do sebe stále více zamotává a její výstupy jsou závislé na vzájemném poměru mezi čím dál větším množstvím jejích procesů.

### 3. RYCHLOST EKOLOGICKÝCH PROCESŮ

#### 3.1 Rychlost extinkce

Když Rohde (1992) psal, že „potřeba experimentálních studií o vlivu teploty na rychlost selekce je akutní“, protože mu nebyla známa ani jedna relevantní studie, pravděpodobně nepředpokládal, že o více než dekádu později Clarke & Gatson (2006) budou nuceni konstatovat, že „studie rozdílů v extinkci v závislosti na latitudě nebo teplotě bohužel prakticky neexistují“. Dnes není situace o mnoho lepší.

Většina současných prací se věnuje vlivu teploty na rychlost extinkcí pouze jako extinkcím vyvolaným změnou habitatu v důsledku globálních změn klimatu (Visser 2008) a následnému zvýšené intenzitě migrací a invazí (Parmesan 2006).

Prací, které by se zabývaly vlivem teploty na rychlost kompetičního vyloučení, je málo, navíc často s protichůdnými závěry. Terénní studie provedené podél geografických gradientů (výškových či latitudinálních) zjistily, že rychlost kompetičního vyloučení je silnější v příznivých podmínkách vnějšího prostředí, zatímco v nepříznivých podmínkách začnou převažovat pozitivní (fakultativní a mutualistické) interakce (Hillebrand 2011). Ovšem nepříznivé podmínky byly jednou definovány jako teplejší prostředí, pokud předmětem studia byly k vysychání náchylné slaništní druhy (Bertness & Ewanchuk 2002), jindy se za nepříznivé podmínky považovalo studenější prostředí pro alpské druhy (Callaway et al. 2002). Ovšem i pokud se experimentální studie zaměřila přímo na vliv teploty, v některých případech nebyla zjištěna žádná závislost mezi teplotou a kompetiční rychlostí (Hobbie et al. 1999), zatímco jiná poukázala na zvýšenou intenzitu kompetice za zvýšených teplot (Klanderud & Totland 2007). Tu ovšem potvrdila i nejnovější studia na toto téma (Hillebrand 2011) provedená na chladnomilných mořských řasách, stejně tak jako klasická studie provedená na dvou druhích potemníků (Park 1954).

Předpoklad přímé závislosti mezi rychlostí kompetice a teplotou latitudou považuji za legitimní, a to vzhledem k obecně vyšší intenzitě biotických interakcí v tropech oproti temperátním oblastem (Schemske et al. 2009). Mittlebach et al. (2007) uvádí, že predace ptačích hnízd v tropech (Robinson et al. 2000) je vyšší než predace hnízd ve vyšších zeměpisných šířkách (Conway & Martin 2007). Schemske et al. 2009 k nim mimo jiné dodávají vyšší predační tlak hmyzu v tropech (Jeanne, R.L. (1979). Novotny et al. 2006), intenzivnější spásání (Coley & Aide (1991), parazitace (např. (Rohde & Heap 1998, (Lindenfors et al. 2007 Merino et al. 2008),) atd.

Mezi několik málo interakcí, které nevykazují obvyklý latitudinální gradient, ale naopak jsou nejintenzivnější ve vyšších zeměpisných šířkách, patří interakce mezi parazitoidy a jejich hostiteli. Ta

je dána především obráceným latitudinálním gradientem diversity lumčíkovitých (Sime & Brower 1998); tu lze – společně s latitudinálním gradientem jiných druhů – alespoň částečně vysvětlit pomocí tzv. „common host hypothesis”, tzn. že u druhů s hostitelskou specifitou, které musejí periodicky vyhledávat svého hostitele, bude latitudinální gradient jejich druhové diversity inverzní, než je obvyklé, a nepřímo závislý na diversitě hostitelských druhů, pokud abundance hostitelů klesne pod kritickou mez v důsledku vzrůstu diversity a poklesu velikosti populací směrem k rovníku (Kindlmann et al 2007). Obdobný jev by mohl stát za nižší četností mykorhizních symbióz v nižších zeměpisných šířkách. ( Tedersoo & Nara 2010, Tedersoo et al. 2010)

### **3.2 More Individual Hypothesis**

Podle Yee & Juliano (2007) tzv. More Individual Hypothesis (MIH) předpokládá, že větší produktivita prostředí dokáže uživit větší množství jedinců, což umožní přežít většímu množství vzácných druhů, neboť větší populace slouží jako ochrana před vyhynutím, jelikož pravděpodobnost vyhynutí je nelineární funkce inverzní k velikosti populace (Lande 1993, Clarke & Gaston 2007). Vyšší perzistence vzácných druhů tak vede k vyšší druhové diversitě (Wright 1983, Srivastava & Lawton 1998, Evans et al. 2005, Yanoviak 2001; Hurlbert 2004, 2006). MIH je tak nejčastěji udávaným vysvětlením vztahu počtu druhů a produktivity prostředí (species-area relationship) (Rosenzweig & Abramsky 1993; Abrams 1995).

Z kauzálního působení mechanismů MIH tak vyplývá, že by vliv dostupnosti energie na druhovou diversitu měl být nepřímý a relativně slabý, zatímco vliv dostupnosti energie na počet jedinců a vliv počtu jedinců na druhovou diversitu by měly být silné (Šímová et al. 2011, Storch 2012). Testy tohoto předpokladu jsou rozporuplné. Zatímco studie zkoumající diversitu stromů v lesech šesti kontinentů napříč všemi důležitými klimatickými zónami (Šímová et al. 2011) tento nepřímý vliv nepotvrdila a našla silnou korelaci mezi energií a množstvím druhů tak, jak ho předpovídá MTB, experimentální zkoumání MIT na jiné trofické úrovni – na bezobratlých v uměle vytvořených stromových dutinách (Yee & Juliano 2007) – přineslo důkazy o nepřímém vlivu předpokládaném MIT, i když autoři přiznávají existenci přímého vlivu dostupnosti energie na druhové bohatství v některých měsících. Existují studie, které nenašly přímý vztah mezi počtem jedinců a druhovou diversitou (McGlynn et al. 2010.), stejně jako takové, které zjistily větší závislost na dostupnosti energie u běžných druhů ve srovnání s druhy vzácnějšími (Evans et al. 2005a., Evans et al. 2005b). Celkově tak podpora základních předpokladů MIT vyznívá nepřesvědčivě, a na druhové rozmanitosti společenstev se tak budou podílet i jiné faktory než ty předpokládané MIT (Hurlbert 2004, Hurlbert & Jetz 2009).

## 4. ZÁVĚR

Problémy MTB, které jsem zmínil ve svojí práci be dají shrnout následovně: 1) Neuniverzálnost vztahů které metablocká teorie ekologie pokládá za platné napříč všemi taxony a na kterých MTB staví. 2) Trendy v druhové diversitě rozcházející se s předpověďmi MTB 3) Fakt, že MTB vychází z neutrální teorie molekulární evoluce, jejíž předpovědi jsou v rozporu s postupně získávanými daty. 4) Naši absolutní neznalost co se týká závislosti extinkčních procesů na teplotě.

I přes zmíněné potíže je metabolická teorie biodiversity doposud jedinou, která dává přesné, kvantifikovatelné předpovědi ohledně druhové diversity. Ostatní teorie zabývající se diversitou dávají pouze obecné, kvalitativní předpovědi (tedy, že se druhová diversita bude zvyšovat v závislosti na ploše/produktivitě/teplotě atd.), zatímco metabolická teorie poskytuje možnost nejenom odvodit změny diversity ze změn teploty, ale především její předpovědi empiricky testovat. (Storch 2012)

První problém není zásadním problémem pro metabolickou teorii biodiversity. Univerzální škálovací koeficient sice pravděpodobně neexistuje ale jeho univerzálnost může spočívat v tom, že škálovací koeficienty k němu mají tendenci konvergovat a MTE nám tak stále poskytuje cenný vhled do energetické a teplotní podmíněnosti metabolických procesů (Issac & Carbone 2010). Stejně tak druhý problém není výtkou proti špatným předpokladům MTB, ale spíše proti jejich jednoduchosti, která není schopná postihnout komplexnost jevů podílejících se na druhové diversitě. (Storch 2012)

Výtka proti přílišné jednoduchosti předpokladů souvisí s debatou o vhodnosti a přínosu nulových teorií v ekologii, vysvětlující komplexní jevy na základě několika málo předpokladů, v souvislosti s publikací Brown et al. (2004) (Cyr & Walker 2004, Harte 2004). Z tohoto hlediska je pro MTB mnohem závažnější problém třetí. Ačkoli je neutrální teorie molekulární evoluce mnohem vhodnější pro formulaci nulových hypotéz, její předpoklady se v čím dál větší míře prokazují neplatnými. A nedomnívám se, že lze stavět fungující teorii na neplatných předpokladech i když podává přesvědčivé předpovědi – to jenom znamená, že existuje nějaký neznámý faktor který vyrovnává chybu vzniklou z nesprávných předpokladů, jehož existence je nám ale lpením na těchto předpokladech zastřena. Navíc vyvstává otázka jestli, i pokud by se podařilo formalizovat teorii téměř neutrální evoluce, by MTB byla schopna ji do sebe integrovat vzhledem ke komplexitě jejích předpovědí které by zničily jednu z hlavních předností MTB, její jednoduchost.

Podobně závažným problémem je pro metabolickou teorii biodiversity naše neznalost vztahu teploty na rychlost extinkcí. Pokud předpokládáme, že biodiversita je výsledkem rozdílu mezi rychlostí speciace a extinkce, tak neznáme celou polovinu hypotetické rovnice. Rychlosti extinkcí chybí



jednoduchá teorie dávající do vztahu energii (ať už ve formě teploty nebo produktivity) s rychlostí vymírání, podávající testovatelné předpovědi tak, jako se to povedlo v případě rychlosti speciací MTB. MIH, která se tomu blížila, se čím dál více ukazuje jako platná jen částečně a k hledání důvodů koexistence většího množství druhů v produktivnějších oblastech musí být hledána další vysvětlení.

Závislost rychlosti extinkcí na teplotě je tedy vhodnou oblastí pro další výzkum v empirické i teoretické rovině, i když formulace možné „metabolické teorie extinkcí“ bude ztížena faktem, že vymírání je ekologický jev odvislý od konkrétního okolního prostředí, narozdíl od mutací, které jsou k němu víceméně indiferentní. Formalizace teorie téměř neutrální evoluce je z větší části mimo kompetenci ekologie. Ale neexistence prací zkoumající vliv teploty a extinkcí je jejím dlouhodobým problémem.

## 5. POUŽITÁ LITERATURA

- Abrams PA** Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* (1995) 76:2019- 2027
- Allen A.P, Brown J.H, Gillooly J.F.** Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energy-equivalence rule. *Science* 297 (2002): 1545–1548.
- Allen, A. P.** "Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (2006): 9130-135.
- Begun, David J., Alisha K. Holloway, Kristian Stevens, LaDeana W. Hillier, Yu-Ping Poh, Matthew W. Hahn, Phillip M. Nista, Corbin D. Jones, Andrew D. Kern, Colin N. Dewey, Lior Pachter, Eugene Myers, and Charles H. Langley.** "Population Genomics: Whole-Genome Analysis of Polymorphism and Divergence in *Drosophila simulans*." *PLoS Biology* 5 (2007): E310.
- Bertness, Mark, and Patrick Ewanchuk.** "Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes." *Oecologia* 132 (2002): 392-401.
- Bertness, Mark, and Patrick Ewanchuk.** "Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes." *Oecologia* 132 (2002): 392-401.
- Bromham, L., and M. Cardillo.** "Testing the link between the latitudinal gradient in species richness and rates of molecular evolution." *Journal of Evolutionary Biology* 16 (2003): 200-07.
- Brown, James H., James F. Gillooly, Andrew P. Allen, Van M. Savage, and Geoffrey B. West.** "Toward A Metabolic Theory Of Ecology." *Ecology* 85 (2004): 1771-789.
- Callaway, Ragan M., R. W. Brooker, Philippe Choler, Zaal Kikvidze, Christopher J. Lortie, Richard Michalet, Leonardo Paolini, Francisco I. Pugnaire, Beth Newingham, Erik T. Aschehoug, Cristina Armas, David Kikodze, and Bradley J. Cook.** "Positive interactions among alpine plants increase with stress." *Nature* 417 (2002): 844-48.
- Miguel Carneiro, Frank W. Albert, José Melo-Ferreira, Nicolas Galtier, Philippe Gayral, José A. Blanco-Aguiar, Rafael Villafuerte, Michael W. Nachman, and Nuno Ferrand** Evidence for Widespread Positive and Purifying Selection Across the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) *Genome Mol. Biol. Evol* 2012
- Marcel Cardillo** Latitude and rates of diversification in birds and butterflies *Proc. R. Soc. Lond. B* (1999) 266, 1221^1225
- Cardillo, Marcel, C. David L. Orme, and Ian P. F. Owens.** "Testing For Latitudinal Bias In Diversification Rates: An Example Using New World Birds." *Ecology* 86 (2005): 2278-287.
- Clarke, Andrew, and Kevin J. Gaston.** "Climate, energy and diversity." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (2006): 2257-266.

- Coley PD, Aide TM.** 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broadleaved forests. In *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, ed. PW Price, TM Lewinsohn, GW Fernandes, WW Benson, pp. 25–49. New York: John Wiley & Sons
- Coley, P. D., and J. A. Barone.** "Herbivory And Plant Defenses In Tropical Forests." *Annual Review of Ecology and Systematics* 27 (1996): 305-35.
- Conway, Courtney J., and Thomas E. Martin.** "Evolution Of Passerine Incubation Behavior: Influence Of Food, Temperature, And Nest Predation." *Evolution* 54 (2000): 670-1118.
- Cousins, Steven H.** "Species richness and the energy theory." *Nature* 340 (1989): 350-51.
- David J. Currie and Joachim T. Fritz** Global Patterns of Animal Abundance and Species Energy Use *Oikos* , Vol. 67, No. 1 (May, 1993), pp. 56-68
- Cyr, Hélène, and Steve C. Walker.** "An Illusion Of Mechanistic Understanding." *Ecology* 85 (2004): 1802-804.
- Damuth, John.** "Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: The independence of body mass and population energy-use." *Biological Journal of the Linnean Society* 31 (1987): 193-246.
- Darwin, Charles.** *On the origin of species by means of natural selection.* Philadelphia: J.C. Winston Co., 1860.
- Davies, T. Jonathan, Vincent Savolainen, Mark W. Chase, Justin Moat, and Timothy G. Barraclough.** "Environmental energy and evolutionary rates in flowering plants." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (2004): 2195-200.
- DeLong, J. P., J. G. Okie, M. E. Moses, R. M. Sibly, and J. H. Brown.** "Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (2010): 12941-2945.
- Evans, Karl L., Jeremy J.D. Greenwood, and Kevin J. Gaston.** "Dissecting the species–energy relationship." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (2005): 2155-163.
- Evans, Karl L., Jeremy J.D. Greenwood, and Kevin J. Gaston.** "Relative contribution of abundant and rare species to species–energy relationships." *Biology Letters* 1 (2005): 87-90.
- Farrell-Gray, Catherine C., and Nicholas J. Gotelli.** "Allometric Exponents Support A 3/4-Power Scaling Law." *Ecology* 86 (2005): 2083-087.
- Fedorov, A.A.** (1966). *The structure of tropical rain forest and speciation in the humid tropics.* *J. Ecol.*, 54, 1–11.
- Flegr, Jaroslav.** *Úvod do evoluční biologie.* Praha: Academia, 2007.
- Gaston, K. J.** 2000 Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–227.
- Gillespie, John H.** *The causes of molecular evolution.* New York: Oxford UP, 1991.
- Gillooly, J. F.** "The rate of DNA evolution: Effects of body size and temperature on the molecular clock." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (2005): 140-45.

- Hahn, Matthew W.** "Toward A Selection Theory Of Molecular Evolution." *Evolution* 62 (2008): 255-65.
- Harte, John.** "The Value Of Null Theories In Ecology." *Ecology* 85 (2004): 1792-794.
- Hillebrand, Helmut.** "On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient." *The American Naturalist* 163 (2004): 192-211.
- Hillebrand , Helmut** Temperature mediates competitive exclusion and diversity in benthic microalgae under different N:P stoichiometry *Ecol Res* (2011) 26: 533–539
- Hobbie SE, Shevtsova A, Chapin FS** (1999) Plant response to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. *Oikos* 84:417–434
- Hubbell, Stephen P.** The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton UP, 2001.
- Hurlbert, Allen H.** "Linking species-area and species-energy relationships in *Drosophila* microcosms." *Ecology Letters* 9 (2006): 287-94.
- Hurlbert, Allen H.** "Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities." *Ecology Letters* 7 (2004): 714-20.
- Allen H. Hurlbert Walter Jetz** More than "more individuals": the non-equivalence of area and energy in the scaling of species richness *The American Naturalist*, 2010
- Huxley, J. S.** 1932. Problems of relative growth. Methuen, London, UK.
- Isaac N. J. B., Carbone C.:** Why are metabolic scaling exponents so controversial? Quantifying variance and testing hypotheses, *Ecology Letters* 13, 728–735, 2010.
- Jeanne, R.L.** (1979). A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, 60, 1211–1224.
- Johnson, C. N.** "Rarity in the tropics: Latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals." *Journal of Animal Ecology* 67 (1998): 689-98.
- Kindlmann P., Schödelbauerová I. & Dixon A.F.G.** (2007): Inverse latitudinal gradients in species diversity, In: *Scaling Biodiversity* [D. Storch, P.A. Marquet, J.H. Brown, eds.]. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 246-257
- Kimura, Motoo.** "Evolutionary Rate at the Molecular Level." *Nature* 217 (1968): 624-26.
- Kimura, Motoo.** The neutral theory of molecular evolution. Cambridge [Cambridgeshire: Cambridge UP, 1983.
- Klanderud K, Totland O** (2007) The relative role of dispersal and local interactions for alpine plant community diversity under simulated climate warming. *Oikos* 116:1279–1288
- Kleiber, M.** 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315–332.
- Kolokotronis T., Savage V., Deeds E. J., Fontana W.:** Curvature in metabolic scaling, *Nature* 464, 753–756, 2010.
- Kreitman, Martin.** "The neutral theory is dead. Long live the neutral theory." *BioEssays* 18 (1996): 678-83.

- Lande, Russell.** "Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes." *The American Naturalist* 142 (1993): 911.
- Lennon, J. J., J. J. D. Greenwood, and J. R. G. Turner.** "Bird diversity and environmental gradients in Britain: A test of the species-energy hypothesis." *Journal of Animal Ecology* 69 (2000): 581-98.
- Lindfors P, Nunn CL, Jones KE, Cunningham AA, Sechrest W, et al.** 2007. Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographic range and population density. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16:496–509
- Martin, A. P.** 1995 Metabolic rate and directional nucleotide substitution in animal mitochondrial DNA. *Mol. Biol. Evol.* 12, 1124–1131.
- McGlynn, T. P., M. D. Weiser, and R. R. Dunn.** "More individuals but fewer species: Testing the 'more individuals hypothesis' in a diverse tropical fauna." *Biology Letters* 6 (2010): 490-93.
- Merino, Santiago, Juan. Moreno, Rodrigo A. Vásquez, Javier Martínez, Inocencia Sánchez-Monsálvez, Cristián F. Estades, Silvina Ippi, Pablo Sabat, Ricardo Rozzi, and Steven McGehee.** "Haematozoa in forest birds from southern Chile: Latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness." *Austral Ecology* 33 (2008): 329-40.
- Mittelbach, Gary G., Douglas W. Schemske, Howard V. Cornell, Andrew P. Allen, Jonathan M. Brown, Mark B. Bush, Susan P. Harrison, Allen H. Hurlbert, Nancy Knowlton, Harilaos A. Lessios, Christy M. McCain, Amy R. McCune, Lucinda A. McDade, Mark A. McPeck, Thomas J. Near, Trevor D. Price, Robert E. Ricklefs, Kaustuv Roy, Dov F. Sax, Dolph Schluter, James M. Sobel, and Michael Turelli.** "Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography." *Ecology Letters* 10 (2007): 315-31.
- Nancy A, Moran** Accelerated evolution and Muller's ratchet in endosymbiotic bacteria *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 93, pp. 2873-2878, April 1996
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Janda M, et al.** 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313:1115–18
- O'Connor, Michael P., Stanley J. Kemp, Salvatore J. Agosta, Frank Hansen, Annette E. Sieg, Bryan P. Wallace, James N. McNair, and Arthur E. Dunham.** "Reconsidering the mechanistic basis of the metabolic theory of ecology." *Oikos* 116 (2007): 1058-072.
- Ohta, T., and J. H. Gillespie.** "Development of Neutral and Nearly Neutral Theories." *Theoretical Population Biology* 49 (1996): 128-42.
- Ohta, Tomoko.** "Multigene families and the evolution of complexity." *Journal of Molecular Evolution* 33 (1991): 34-41.
- Ohta, Tomoko.** "Slightly Deleterious Mutant Substitutions in Evolution." *Nature* 246 (1973): 96-98.
- Ohta, Tomoko.** (1992). The nearly neutral theory of molecular evolution. *Annu. Rev. Eco-. SYS.* 23,263-286.

- Park, T.** (1954): Experimental Studies of Interspecies Competition II. Temperature, Humidity, and Competition in Two Species of *Tribolium* *Physiological Zoology*, Vol. 27, No. 3 (Jul., 1954), pp. 177-238
- Parmesan, Camille.** "Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 (2006): 637-69.
- Parmesan, Camille.** "Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 (2006): 637-69.
- Rosenzweig ML, Abramsky Z** (1993) Species diversity gradients: we know more or less than we thought. *J Mammal* 73:715-730
- Robinson, W. Douglas, Tara Rodden Robinson, Scott K. Robinson, and Jeffrey D. Brawn.** "Nesting success of understory forest birds in central Panama." *Journal of Avian Biology* 31 (2000): 151-64.
- Rohde, Klaus** Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause *Oikos*, Vol. 65, No. 3. (Dec., 1992), pp. 514-527
- Rohde, Klaus, and Maureen Heap.** "Latitudinal differences in species and community richness and in community structure of metazoan endo- and ectoparasites of marine teleost fish." *International Journal for Parasitology* 28 (1998): 461-74.
- Schemske, Douglas W., Gary G. Mittelbach, Howard V. Cornell, James M. Sobel, and Kaustav Roy.** "Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions?" *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40 (2009): 090831111330038.
- Schemske, D. W.** 2002. Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity, pp. 163-173, In R. Chazdon and T. Whitmore (eds.), *Foundations of Tropical Forest Biology: Classic papers with commentaries*. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL
- Sime, Karen R., and Andrew V. Z. Brower.** "Explaining the latitudinal gradient anomaly in ichneumonid species richness: Evidence from butterflies." *Journal of Animal Ecology* 67 (1998): 387-99.
- Srivastava, Diane S., and John H. Lawton.** "Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree - Hole Communities." *The American Naturalist* 152 (1998): 510-29.
- Storch D.** 2003: Comment on "Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic-equivalence rule". *Science* 299: 346b
- Storch D.** 2012: Biodiversity and its energetic and thermal controls. In: Sibly R.M., Brown J.H. & Kodric-Brown A. (eds.), *Metabolic Ecology: A Scaling Approach*. Wiley-Blackwell, pp. 120-131.
- Svenning, Jens-Christian, Finn Borchsenius, Stine Bjorholm, and Henrik Balslev.** "High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness." *Journal of Biogeography* 35 (2008): 394-406.

- Šimová I., Storch D., Keil P., Boyle B., Phillips O.L. & Enquist B.J.** 2011: Global species-energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species' climatic tolerances. *Global Ecology and Biogeography* 20: 842-856.
- Tedersoo, Leho, and Kazuhide Nara.** "General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi." *New Phytologist* 185 (2010): 351-54.
- Tedersoo, Leho, Ave Sadam, Milton Zambrano, Renato Valencia, and Mohammad Bahram.** "Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot." *The ISME Journal* 4 (2009): 465-71.
- von Humboldt, A.** (1828) 1993. *Alexander von Humboldt über das Universum: die Kosmosvorträge 1827/28 in der Berliner Singakademie.* Insel, Frankfurt
- Visser, Marcel E.** "Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (2008): 649-59.
- Wallace, Alfred Russel.** *Tropical nature, and other essays.* London: Macmillan and Co., 1878.
- Weir, J. T., and D. Schluter.** "The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals." *Science* 315 (2007): 1574-576.
- Weir, J. T., and D. Schluter.** "The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals." *Science* 315 (2007): 1574-576.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist.** 1999b. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* 284:1677–1679.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist.** 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122–126
- White, Craig R., Phillip Cassey, and Tim M. Blackburn.** "Allometric Exponents Do Not Support A Universal Metabolic Allometry." *Ecology* 88 (2007): 315-23.
- Wright, D. H.** 1983 Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos* 41, 496–506.
- Wright, S.** "The road from Santa Rosalia: A faster tempo of evolution in tropical climates." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (2006): 7718-722.
- Wright, Shane D., Russell D. Gray, and Richard C. Gardner.** "Energy and the rate of evolution: Inferences from plant rDNA substitution rates in the western Pacific." *Evolution* 57 (2003): 2893.
- Yanoviak, Stephen P.** "Predation, resource availability, and community structure in Neotropical water-filled tree holes." *Oecologia* 126 (2001): 125-33.
- Yee DA** (2006) Effects of species interactions and productivity on aquatic macroinvertebrate diversity and community composition in tree holes: patterns and mechanisms. PhD thesis, Illinois State University, 111.
- Yee, Donald A., and Steven A. Juliano.** "Abundance matters: A field experiment testing the more individuals hypothesis for richness–productivity relationships." *Oecologia* 153 (2007): 153-62.