

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

**Historické a klimatické determinanty druhového
bohatstva živočichů vo velkých merítkach**

Bakalárska práca



Anna Tószögyová

Praha 2008

Školiteľ: David Storch

Pod'akovanie:

Rada by som pod'akovala svojmu školiteľovi Davidovi Storchovi, za pomoc a poskytnuté rady pri písaní mojej bakalárskej práce.

Abstrakt:

Druhové bohatstvo nie je rovnomerne rozmiestnené naprieč zemským povrchom. V niektorých oblastiach žije nápadne viac druhov a iné oblasti sú značne druhovo ochudnené. Napriek tomu, že tieto javy biodiverzity sú v pozornosti mnohých bádateľov už viac ako dve storočia, stále sa nepodarilo nájsť dostatočne uspokojivé vysvetlenie. Postupne vznikli dva zdanlivo si konkurujúce, ale vzájomne sa nevyklučujúce prístupy. Jeden prístup vychádza z klimatických determinantov druhového bohatstva, druhý prístup zahŕňa historické determinanty. Obecne silná korelácia medzi klimatickými podmienkami a druhovou rozmanitosťou viedla mnohých ekológov k názoru, že práve klimatické faktory budú kľúčovým určovateľom diverzity. Prístup zástancov klimatu sa opiera o teóriu vzťahu medzi druhovým bohatstvom a dostupnosťou energie, ktorá klimatické faktory zastupuje. Teória zahŕňa súbor mechanizmov vysvetľujúcich príčinu tohto vzťahu. Ale pretože tieto mechanizmy nie sú schopné v plnej miere podmieňovať vzťah medzi klimatickými faktormi a druhovou diverzitou, naskytuje sa možnosť, že nedostatky klimatického prístupu by dokázali podchytiť hypotézy historického prístupu. Ten hľadá príčiny priestorovej variability druhov v evolučných procesoch, nikovom konzervatizme a dynamike distribúcie druhov. A až vzájomné prepojenie historických a klimatických determinantov v jednotnom integratívnom prístupe umožní posunúť výskum druhovej diverzity zase o niečo vpred.

Kľúčové slová: druhová diverzita, vzťah dostupnosti energie a druhového bohatstva, metabolická teória, nikový konzervatizmus, hypotéza tropického konzervatizmu, špeciácia, extinkcia, distribúcia druhov

Abstract:

Species richness is not distributed equally across the Earth's surface. Some areas are extremely species-rich while others are species-poor. Although these biodiversity patterns have been explored for more than two centuries, universal explanation of species richness spatial variation is still missing.

Two alternative approaches have recently emerged. The first approach comprises climatic determinants of species richness, the second involves historical determinants. Generally strong correlation between climatic factors and species richness has led to an opinion that climatic factors represent the crucial determinant of diversity. This approach is based on the theory of the species-energy relationship as energy availability, given by climatic conditions, is considered to be causally responsible for species richness. However as these mechanisms are unable to provide a generally convincing explanation of the relationship between climatic factors and species richness, there is a possibility that historical approach can complement the climatic approach, filling the gaps uncovered by the climatic explanations. The historical approach looks for evolutionary causes of spatial variability in species richness comprising phenomena and processes like niche conservatism and dynamics of species distribution. Mutual connection of historical and climatic determinants in one unified integrative approach will advance biodiversity research.

Keywords: species richness, species-energy relationship, metabolic theory, niche conservatism, tropical conservatism hypothesis, speciation, extinction, species distribution

OBSAH

1. ÚVOD.....	5
2. KLIMATICKÉ DETERMINANTY.....	9
2.1 Hypotéza vzťahu druhového bohatstva a dostupnosti energie.....	9
2.1.1 Mechanizmy podmieňujúce kladný vzťah medzi druhovou diverzitou a dostupnosťou energie.....	11
2.1.2 Metabolická teória.....	18
3. HISTORICKÉ DETERMINANTY.....	21
3.1 Fylogenetický konzervatizmus niky a evolúcia niky.....	22
3.1.1 Príčina nikového konzervatizmu	24
3.1.2 Dôkazy pre nikový konzervatizmus.....	26
3.1.3 Niková evolúcia.....	28
3.2 Extinkcia a špeciácia.....	29
3.2.1 Druhová rozmanitosť v horských oblastiach.....	31
3.3 Dynamika distribúcie druhov.....	33
4. INTEGRATÍVNY PRÍSTUP.....	37
4.1 Historické interakcie klimatu a biodiverzity.....	38
4.2 Hypotéza tropického konzervatizmu.....	40
4.2.1 Dôkazy pre hypotézu tropického konzervatizmu.....	42
4.2.2 Výhody hypotézy tropického konzervatizmu.....	43
4.2.3 Nedostatky integratívnej teórie.....	44
5. ZÁVER.....	47
6. LITERATÚRA.....	49

1. ÚVOD

Jedným z najnápadnejších a najvýznamnejších javov ekológie vo veľkých merítkach je nerovnomerná distribúcia druhového bohatstva (Obr. 1). Niektoré oblasti vykazujú nesmiernu druhovú rozmanitosť, iné sú obývané značne menším počtom druhov. Nápadný je predovšetkým obecný globálny jav vzrastu druhového bohatstva od pólův smerom k teplým vlhkým tropickým oblastiam, nazývaný ako latitudinálny gradient druhovej diverzity (Gaston *et al.* 1995, Colwell 2000, Whittaker *et al.* 2001, Hawkins *et al.* 2003b, Willig *et al.* 2003).

Tieto zákonitosti druhovej rozmanitosti sú v pozornosti prírodovedcov už od začiatku 19. storočia. Pravdepodobne prvé písomné zdelenie o latitudinálnom gradiente diverzity podáva Alexander von Humboldt (1807) a bol nepochybne uznaný zakladateľmi evolučnej teórie Darwinom (1862) a Wallaceom (1878) (Hawkins 2001, Willig 2003). Odvtedy, čo sú si prírodovedci vedomí existencie globálnych javov gradientu druhového bohatstva, je tu neustála snaha o ich objasnenie a zodpovedanie obsiahlych otázok s nimi súvisajúcich (Kerr 2001).

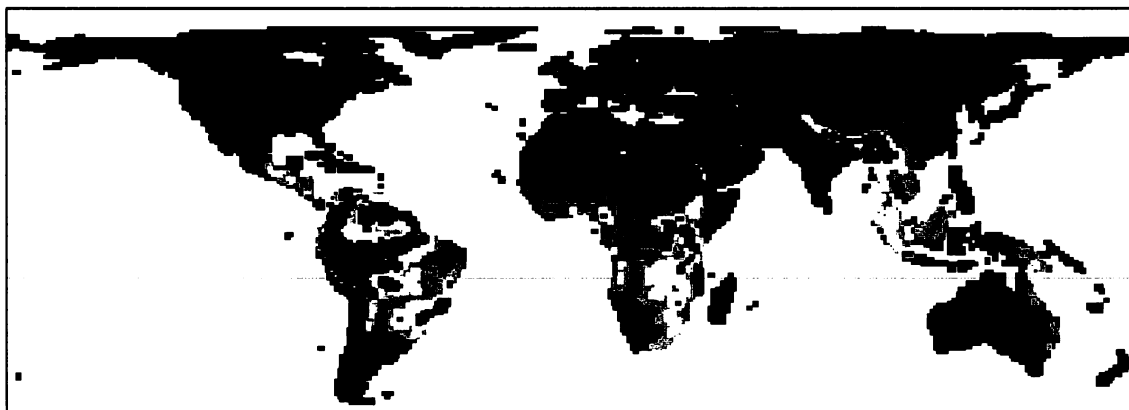
Počiatkové hypotézy vysvetľujúce javy priestorovej distribúcie druhov boli dedukované výhradne z pozorovanej a popísanej prírody a neboli založené o nič viac dôslednejšie než je samotné intuitívne zrovnanie medzi klimatickými a biologickými skutočnosťami (Hawkins 2001). Prekvapivo, dokonca po dvesto rokoch výskumu v ekológii a biogeografii sa najobecnejší rámec využívaný v tomto výskume nezmenil a stále sa spolieha na štatistické meranie zhody medzi priestorovými javmi v druhovom bohatstve a rozmanitými podmienkami prostredia (Rangel *et al.* 2007). Avšak samotná korelácia nám nepodáva vysvetlenie a príčiny zmienenej javu. Obecné silný vzťah medzi diverzitou a niektorými z týchto environmentálnych faktorov viedlo mnoho výskumníkov k záveru, že práve klima a súčasný stav prostredia je hlavným určovateľom druhového bohatstva (Hawkins *et al.* 2003a, Hawkins *et al.* 2003b). Mnoho procesov podložených týmito koreláciami bolo

obyčajne vysvetľovaných slovnými argumentami, často zacyklenými, logicky chybnými, či nepodloženými empirickými dôkazmi (Hawkins *et al.* 2003b, Rangel *et al.* 2007). V poslednom desaťročí boli vyvinuté komplexnejšie modely na zhodnotenie environmentálnych a klimatických hypotéz, založené na vplyve zmien teploty na biochemickú kinetiku metabolizmu organizmov (Allen *et al.* 2002).

Navzdory týmto pokrokom, historickým zložkám podmieňujúcim distribúciu druhov na globálnej úrovni sa dlhú dobu prikladal slabý význam, preto sa im aj dostávalo príliš malej pozornosti (Ricklefs 2006). Historické a evolučné hypotézy prešli dlhým vývojom, ale až nedávno, od skorých 60. rokov 20. storočia, bol o ne obnovený záujem vo väčšej miere (Mittelbach *et al.* 2007), zásluhou rozvoja fylogenetických, molekulárnych, paleontologických a biogeografických dat a faktom, že samotné ekologické hypotézy neboli schopne uspokojivo vysvetliť javy diverzity (Currie *et al.* 2004). Napriek tomu problematika s objasnením týchto javov naďalej zostáva záležitosťou skôr ekológie než historickej biogeografie (Ricklefs 2004). Dokonca, s priložením dôrazu na historické súvislosti sa prehlbujú rozdiely medzi oboma výskumnými oblasťami (Wiens & Donoghue 2004). A to spôsobom, že sa prvotný a najbežnejší prístup študujúci priestorové javy druhového bohatstva pokúša izolovať vplyvy klimatické (súčasnú) a vplyvy evolučné (historické) (Hawkins *et al.* 2003b). Snaha o rozdelenie ekologických a historických prístupov k vysvetleniu druhovej diverzity bola podložená tromi skutočnosťami. Po prvé, historické hypotézy boli pokladané za netestovateľné a boli teda neprávoplatné ako vedecké hypotézy (Francis & Currie 1998). Za druhé, ekologické procesy prebiehajú v ustálených podmienkach príliš rýchlo nato, než aby boli za ne zodpovedné pomalšie evolučné procesy. Po tretie, silná korelácia medzi diverzitou a lokálnymi ekologickými podmienkami bola v súlade s myšlienkou, že ekologické interakcie (kompetícia, predácia, parazitizmus) obmedzujú diverzitu (Whittaker & Field 2000, Ricklefs 2004). Preto sa zdalo, že tieto okolnosti poskytujú dostačujúce vysvetlenia druhovej

rozmanitosti, bez potreby podložiť ich evolučnými hypotézami (Ricklefs 2004). Na druhú stranu, aj historický prístup sa sám oddeľuje od environmentálnej problematiky, ktorá by mu bola schopná pomôcť objasniť niektoré dôležité otázky v jeho výzkume (Wiens & Donoghue 2004).

V mojej bakalárskej práci sa zameriam na tieto dva zdanlivo protichodné prístupy, na prístup založený na klimatických determinantoch druhového bohatstva (ekológia) a na prístup, ktorý sa opiera o historické determinanty (historická biogeografia). Oba sú založené na rozličných hypotézach, ktoré často oslabujú platnosť tých ostatných, alebo sa môžu navzájom dopĺňať. Poukážem na mechanizmy prináležiace každému z týchto náhľadov, schopné generovať rozdiely v druhovom bohatstve, ďalej na dôkazy, o ktoré sa opierajú a samozrejme aj na výhody a nedostatky, ktoré sebou prinášajú. V neposlednej rade sa pokúsím zrovnať oba prístupy, čo by mohlo umožniť nájsť riešenia problematiky druhovej diverzity a zároveň zistiť, prečo sa niekedy klimatické faktory javia ako jediné zásadné determinanty druhovej rozmanitosti a v akých prípadoch je potreba znalosti historického vývoja.



Obr. 1 Pozorovaná priestorová variabilita druhového bohatstva vtákov (Storch *et al.* 2006).

2. KLIMATICKÉ DETERMINANTY

Druhové bohatstvo nie je rovnomerne rozložené naprieč zemským povrchom (Storch *et al.* 2006). Myšlienka, že klima bude kľúčovým faktorom zodpovedným za vysokú druhovú bohatosť tropických oblastí pochádza už od Humboldta (1808) (Clarke & Gaston 2006) a aj v dnešnej dobe sú klimatické prejavy veľmi uznávaným určovateľom distribúcie rastlín a živočíchov (Currie 1991). Náhľad na klimatické podmienky ako na hlavné determinanty druhového bohatstva bol umocnený rozvojom komplexných štatistických modelov schopných predikovať rozloženie druhovej rozmanitosti (Parmesan & Yohe 2003). Odvtedy čo si ľudia uvedomujú zjavnú koreláciu medzi klimatickými faktormi a druhovým bohatstvom, bolo navrhnutých desiatok hypotéz akým rôznym spôsobom môžu klimatické podmienky určovať druhovú diverzitu (Hawkins *et al.* 2003a, Hawkins *et al.* 2003b, Currie *et al.* 2004).

2.1 Hypotéza vzťahu druhového bohatstva a dostupnosti energie

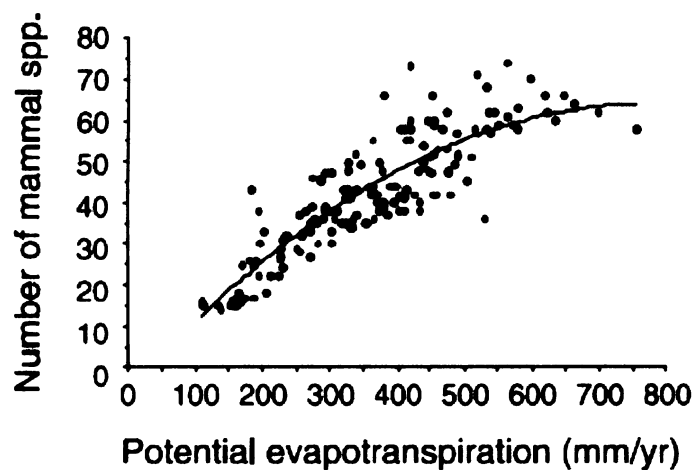
Wright (1983) navrhuje hypotézu vzťahu medzi druhovou rozmanitosťou a dostupnosťou energie, kde dostupnosť energie reprezentuje klimatické determinanty (predovšetkým sa jedná o teplotu, potencionálnu a aktuálnu evapotranspiráciu). Vychádza už zo známej teórie vzťahu medzi druhovou diverzitou a veľkosťou plochy, kde nahrádza parameter “veľkosť plochy” “dostupnosťou energie” a nová teória sa stáva jednou z univerzálnych ekologických zákonitostí (Evans *et al.* 2005), podporená širokou škálou empirických dat (Waide *et al.* 1999, Mittelbach *et al.* 2001).

Súčasná modifikácia tejto teórie zohľadňuje dve alternatívne formy energie, energiu okolia a produktívnu energiu (Evans *et al.* 2004, Rodriguez *et al.* 2005). Tieto dve odlišné formy energie ovplyvňujú druhovú diverzitu rôznymi spôsobmi (Clarke & Gaston 2006). Predpokladá sa, že slnečná energia alebo energia okolia, obyčajne vyjadrovaná ako teplota, pôsobí na druhové bohatstvo prostredníctvom svojho vplyvu na rýchlosť biologických

procesov, zahŕňajúcich metabolickú a špeciálnu rýchlosť (Currie 1991, Rohde 1992, Allen *et al.* 2006). Produktivita vplýva na druhovú rozmanitosť prostredníctvom energie pretekajúcej skrz potravnú sieť, počínajúc energiou dostupnou pre produkciu biomasy primárnych producentov (Wright 1983), ktorá závisí hlavne od dostupnosti vody, tepla a svetla (Waide *et al.* 1999). Merítko produktivity teda v sebe zahŕňa tieto tri parametre, pričom teplo a svetlo spolu silne pozitívne korelujú a môžu sa vzájomne vhodne zastupovať, ale ich korelácia s dostupnosťou vody môže byť už chabá (Evans *et al.* 2005). Produktívna energia by mala mať pozitívny vplyv na populačný rast a celkový počet organizmov v daných oblastiach, zatiaľ čo teplota by mala určovať ako bude tento počet organizmov rozdelený medzi jednotlivé druhy (Storch *et al.* 2006). Prípadne, produktívna energia určuje druhovú rozmanitosť hlavne v nižších latitudách, zatiaľ čo teplota je dôležitejším prediktorom diverzity vo vyšších latitudách, kde nie je množstvo vody až tak limitujúcim zdrojom (Hawkins *et al.* 2003b). Každopádne, z týchto dvoch foriem energie je práve produktivita považovaná za hlavný determinant gradientu druhej diverzity vo veľkom merítku (Storch *et al.* 2006). Ale účinnosť vplyvu produktivity sa bude líšiť u jednotlivých druhov, vzhľadom na rozličnú veľkosť ich areálu rozšírenia. Gradient energie sa stáva silným determinantom diverzity druhov s širokým areálom rozšírenia, ale už slabým, ak určuje diverzitu druhov s malým areálom rozšírenia (Jetz & Rahbek 2002).

Charakter vzťahu dostupnosti energie a druhového bohatstva bude závislý od parametrov, ktorými možno zastúpiť dostupnosť energie a od priestorového merítka. V lokálnom merítku bude mať tento vzťah tendenciu byť nerovnomerný. Druhové bohatstvo rastie s dostupnosťou energie až po určitú úroveň, potom opäť klesá i keď dostupnosť energie naďalej vzrastá (Rosenzweig 1992). Naopak, v regionálnom merítku bude vzťah dostupnosti energie a druhej diverzity vykazovať pozitívny jednotvárný priebeh (Lennon *et al.* 2000). Zrovnanie javov biodiverzity pozorovaných v rôznych priestorových škálach poskytuje

významný náhľad na ich determinanty (Gaston 2000). Rastliny sú limitované predovšetkým slnečnou energiou a dostupnosťou vody (Wright 1983), preto najlepším korelátom ich druhového bohatstva je aktuálna evapotranspirácia (spája dostupnosť vody a teplotu) a čistá primárna produkcia, zatiaľ čo živočíchy sú limitované dostupnosťou energie z nižších trofických úrovní (Wright 1983), najlepším korelátom ich diversity je aktuálna evapotranspirácia, ale tiež dobrým korelátom je priemerná ročná teplota a potenciálna evapotranspirácia (Hawkins *et al.* 2003b) (Obr. 2).



Obr. 2 Vzťah medzi dostupnosťou energie (potenciálna evapotranspirácia) a druhovým bohatstvom cicavcov (Hawkins & Porter 2003).

2.1.1 Mechanizmy podmieňujúce kladný vzťah medzi druhovou diverzitou a dostupnosťou energie

Korelácia medzi množstvom energie prijatej spoločenstvom a počtom druhov, ktoré obsahuje, je obecný jav a nie je pochyb, že v globálnom merítku prispieva ku gradientu druhovej diverzity. Rozpoznanie príčin vzťahu medzi druhovou rozmanitosťou a klimatom (v zmysle dostupnosti energie) sa stalo výzvou pre mnoho ekológov ale žiadna z navrhovaných príčin nie je celkom bezpochybne podložená empirickými dôkazmi. Bolo navrhnutých niekoľko mechanizmov generujúcich pozitívny vzťah medzi dostupnosťou

energie a druhovým bohatstvom. Dôležitými sú tieto tri predpoklady:

- populácie druhov nachádzajúcich sa v produktívnom prostredí obsahujú viacej jedincov a dosahujú vyšších populačných hustot (Hurlbert 2004).
- všetky druhy sa môžu vyskytovať v oblastiach s vysokou dostupnosťou energie, ale len niektoré druhy sú schopné prežívať v oblastiach s nízkou dostupnosťou energie (Bonn *et al.* 2004) a teda druhy z oblastí s nízkou dostupnosťou energie sú nenáhodným výberom zo skupiny druhov obývajúcich oblasti s vysokou dostupnosťou energie (Evans *et al.* 2005).
- extinkčná rýchlosť je nižšia v produktívnejšom prostredí (Wright 1983).

Každý mechanizmus zdieľa aspoň jeden z týchto troch predpokladov s iným alternatívnym mechanizmom a práve nerozpoznanie tejto skutočnosti bránilo zjednoteniu teórií a výzkumu mechanizmov určujúcich vzťah medzi dostupnosťou energie a druhovou diverzitou (Evans *et al.* 2005). Predovšetkým sa jedná o tieto príčinné mechanizmy:

(1) Mechanizmus vzrastu populačnej veľkosti vychádza z hypotézy viacej jedincov, navrhnutou Wright (1983) (Srivastava & Lawton 1998), ktorá predpokladá, že druhová bohatosť by mala rásť s produktivitou prostredia, pretože viacej zdrojov a vyššia dostupnosť energie napomáha danej oblasti pojať väčšie množstvo jedincov a jednotlivé druhy tak môžu dosahovať väčších populačných početností, i keď je celkovo druhov viac (Hurlbert 2004). Zároveň v produktívnejšom prostredí je nižšia rýchlosť extinkcie, pretože tá klesá s veľkosťou populácie (Wright 1983). Avšak počet ekologických nik nebude príčinou väčšieho počtu druhov ale jeho dôsledkom. Dostupnosť energie, v zmysle efektu “viacej jedincov” a heterogenita nemusia pôsobiť v odlišných prípadoch ako dve alternatívy, ich vzájomnou kombináciou dosiahneme účinnejší prediktor latitudinálneho gradientu druhovej diverzity (Davies *et al.* 2007).

Jeden z nedostatkov tejto hypotézy je, že niektoré spoločenstvá bezstavovcov vykazujú

pri vzraste produktivity prostredia vzrast druhového bohatstva, ale bez zmeny celkovej početnosti jedincov (Srivastava & Lawton 1998, Currie *et al.* 2004). Je dokonca možné, že počet jedincov pripadajúci na jeden druh bude nižší v produktívnejšom prostredí.

(2) Mechanizmus dynamickej rovnováhy (Huston 1979) umožňuje obnovu populácií po disturbancii a rýchlosť návratu do rovnovážneho stavu pozitívne koreluje s dostupnosťou energie. Vyššia rýchlosť obnovy v produktívnom prostredí redukuje dobu, počas ktorej sú malé populácie, postihnuté disturbanciou, náchylnejšie podľahnúť extinkcii a zároveň vyššia rýchlosť obnovy generuje vyššie populačné hustoty v produktívnejšom prostredí (Evans *et al.* 2005). Naopak, v prostredí s nízkou dostupnosťou energie, sa nikdy nebudú vyskytovať druhy, ktoré na udržanie životaschopných populácií vyžadujú takú minimálnu hladinu dostupnej energie, ktorá bude stále ležať nad úrovňou energie, ktorú dokáže poskytnúť málo produktívne prostredie (Bonn *et al.* 2004). Paradoxne, relatívne menšie disturbančné udalosti môžu zvyšovať druhové bohatstvo spôsobom, ktorý znížením populačných veľkostí redukuje medzidruhovú kompetíciu a umožňuje koexistenciu vyššieho počtu druhov. Intenzita disturbancií o určitej frekvencii bude nižšia v produktívnom prostredí, čo generuje pozitívny vzťah medzi dostupnosťou energie a druhovým bohatstvom (Huston 1979).

Ani tento mechanizmus nevedie vo všetkých prípadoch k zvyšovaniu diverzity. Ak príliš vysoké hladiny dostupnej energie umožnia niektorým druhom rýchlu populačnú obnovu, ich vzrastajúca populačná veľkosť môže spôsobiť kompetičné vylúčenie niektorého z iných druhov. V takomto prípade vzťah medzi produktivitou a druhovým bohatstvom nie je lineárny (Huston 1979).

(3) Mechanizmus polohy niky (mechanizmus špecializácie) navrhuje, že produktívnejšie prostredie zvyšuje množstvo vzácnych zdrojov, čím je umožnené viacej špecialistom na tieto zdroje udržiavať životaschopné populácie (Abrams 1995). Zvyšovaním počtu rôznych zdrojov dochádza zároveň k zvyšovaniu diverzity habitatu. Toto vysvetlenie sa

stáva sporné s predpokladom, ktorý považuje dostupnosť energie a heterogenitu prostredia za nezávislé (Kerr & Packer 1997). A tak mechanizmus polohy niky poskytuje spojenie medzi vzrastajúcou dostupnosťou energie a vzrastajúcou heterogenitou prostredia.

Vzácné zdroje pre konzumentov, či už sa jedná o vzácne rastlinné alebo živočíšne druhy, sú ovplyvnené faktormi, ktoré sa menia s priestorovým merítkom. Počet vzácných zdrojov sa teda nemusí vždy zvyšovať s rastúcou dostupnosťou energie (Evans *et al.* 2005).

(4) Mechanizmus šírky niky pôsobí ako v predchádzajúcom prípade, keď zvýšená dostupnosť energie zvyšuje počet zdrojov. Zvýšenie množstva preferovaných zdrojov umožňuje sa druhom zamerať výhradne na tieto zdroje a znížiť spotrebu menej výhodných zdrojov, čo vedie k redukcii šírky niky v produktívnom prostredí. Za predpokladu, že u ník špecializovaných druhov bude nastávať menší prekryv, bude sa aj znižovať rýchlosť kompetičného vylúčenia a týmto spôsobom bude koexistencia viacerých druhov podporovať pozitívny vzťah medzi dostupnosťou energie a diverzitou (Evans *et al.* 2005).

Nedostatkom mechanizmu šírky niky je, že zvýšenie dostupnosti energie spôsobuje len krátkodobú redukciiu šírky niky. Následkom toho, že sa druh zameria len na jeden alebo na úzku škálu preferovaných zdrojov, síce svoju ekologickú niku zužuje, ale zároveň vzrastá pravdepodobnosť vnútrodruhej kompetície, čo môže viesť až k opätovnému využívaniu ostatných zdrojov a rozšíreniu niky (Feinsinger & Swarm 1982). Ďalšia výhrada môže plynúť z tvrdenia, že vzrast dostupnosti energie vedie k menšiemu prekryvu ník a k poklesu kompetície medzi druhmi. Ak dva konkurenčné druhy mali podobné preferencie na zdroje, zvýšením produktivity prostredia a zúžením šírky niky sa môžu oba zamerať na ten istý vzácny zdroj a značným prekryvom ník môže nastať kompetičné vylúčenie (Cardona 2001).

(5) Mechanizmus viacej trofických úrovní je založený na predpoklade, že počet trofických úrovní závisí na produktivite prostredia. Zvýšená dostupnosť energie umožní vzniknúť novým trofickým úrovniam a obsadiť ich novými druhmi konzumentov, čo generuje

zvýšenú druhovú rozmanitosť v produktívnejšom prostredí (Fretwell 1987).

Napriek mnohým štúdiám, podporujúcich vzťah medzi produktivitou a výškou trofickej pyramídy, je pravdepodobnejšie, že počet trofických úrovní bude ovplyvnený inými faktormi, než je produktivita. Tá ale môže hrať úlohu v prostredí kde dostupnosť energie bude značne nízka aj pre prvú základnú trofickú úroveň, ako napríklad v polárnych oblastiach, púštiach a vo vrcholoch hôr (Post 2002).

(6) Mechanizmus top-down efektu vyvstáva ako dôsledok z predchádzajúcich mechanizmov. V produktívnejšom prostredí dosahujú predátory vyšších populačných početností a pôsobia intenzívnejším tlakom na svoju korisť. Redukciou ich populácií sa zmiernuje medzidruhová kompetícia a zvyšuje sa pravdepodobnosť koexistencie väčšieho počtu druhov koristi, čo opäť vedie k zvýšenej diverzite v produktívnom prostredí (Shurin & Allen 2001).

Efekt tohto mechanizmu sa nevzťahuje na všetky prípady. Ak predátori zdieľajú rovnakú korisť, zvýšením ich predačného tlaku síce klesá populačná hustota koristi, ale zároveň sa zvyšuje kompetícia medzi predátormi, čo nakoniec môže viesť až k zníženiu diverzity. Iným príkladom môže byť, ak si predátor zvolí kompetične slabšiu korisť, čím zvyšuje pravdepodobnosť jej extinkcie a diverzita sa opäť znižuje. A teda tento mechanizmus tlaku predátorov nemôže generovať druhovú diverzitu, predovšetkým vo väčších merítkach, kde vplyv kompetície na gradient diverzity bude obzvlášť malý (Evans *et al.* 2005).

(7) Mechanizmus fyziologickej tolerancie predpokladá, že viacej druhov je schopných tolerovať klimatické podmienky produktívnejšieho prostredia, zatiaľ čo veľmi málo druhov toleruje environmentálne podmienky oblastí vo vyšších latitudách (Currie *et al.* 2004, Evans *et al.* 2005).

Predpoklad platnosti tohto mechanizmu narušuje fakt, že nie všetky druhy reagujú na zmenu klimatických podmienok adekvátnym posunom areálu ich rozšírenia. Mnohé vykazujú

stabilné hranice distribúcie, iné menia areál rozšírenia v odpovedi na zmeny faktorov nezávislých od klimatu (Parmesan & Yohe 2003) a niektoré druhy sa nevyskytujú v priľahlých oblastiach, aj keď na ich podmienky sú vhodne fyziologicky prispôsobené a zjavne by mohli do nich disperzovať. Fyziologická tolerancia druhov nie vždy koreluje s areálom ich rozšírenia, čo podporuje názor, že na limitoch disperzie sa podieľajú aj iné faktory (Currie *et al.* 2004). A predovšetkým, tento mechanizmus nedokáže objasniť príčinu adaptácie väčšiny druhov na klimatické podmienky produktívneho prostredia. V kapitole o integratívnom prístupe uvediem hypotézu tropického konzervatizmu, ktorá sa zdá byť identická s hypotézou tohto mechanizmu fyziologickej tolerancie, avšak je komplexnejšia, vychádza z evolučných a historických procesov, fylogeniezie a z globálnych klimatických podmienok, a predovšetkým danú problematiku druhovej bohatosti produktívneho prostredia dokáže uspokojivo vysvetliť.

(8) Mechanizmus diverzifikačnej rýchlosti podporuje pozitívny vzťah medzi druhovým bohatstvom a dostupnosťou energie. Vzrastajúca dostupnosť energie, či už sa jedná o teplotu alebo produktívnu energiu, zvyšuje špeciálnu rýchlosť a/alebo znižuje rýchlosť extinkcie (Allen *et al.* 2002, Rohde 1992). Hypotéza evolučnej rýchlosti vychádza z predpokladu, že vyššia teplota vedie ku kratšej generačnej dobe, k vyššej mutačnej rýchlosti a k rýchlejšim fyziologickým procesom, čím prispieva k vyššej špeciálnej rýchlosti (Allen *et al.* 2002, Rohde 1992). Mutačná rýchlosť môže byť priamo spojovaná so slnečnou energiou, pretože vzrastajúca teplota a ultrafialové žiarenie môžu byť príčinou vzniku mutácií (Rohde 1992). Zatiaľ čo u ektotermov naozaj pozorujeme pozitívny vzťah medzi teplotou a metabolickou rýchlosťou (Allen *et al.* 2002), u endotermov negatívna korelácia mutačnej a špeciálnej rýchlosti s dostupnou energiou naznačuje, že tieto živočíchy znižujú svoju metabolickú rýchlosť v oblastiach s vyššou teplotou (Evans *et al.* 2005). Mutačná rýchlosť môže byť aj nepriamo spojovaná so slnečnou energiou. Príkladom je redukcia telesných

rozmerov v oblastiach s vyššou dostupnosťou energie, jav známy ako Bergmanovo pravidlo (James 1970). Redukcia telesných rozmerov umožňuje produkciu vyššieho počtu potomkov a skrátiť generačnú dobu (Dial & Marzluff 1988). V oboch prípadoch dochádza k zvýšeniu frekvencie meiotického delenia vedúce k väčšej pravdepodobnosti výskytu mutácií. Tendencia druhov mať menšie telesné rozmery v prostredí s vyššou teplotou generuje vyššiu mutačnú a špeciálnu rýchlosť a prispieva k pozitívnemu vzťahu medzi dostupnosťou energie a druhovou diverzitou (Evans *et al.* 2005).

Mechanizmus diverzifikačnej rýchlosti umožňuje spájať účinok dostupnosti energie na špeciáciu s jeho vplyvom na extinkciu. Zvýšená dostupnosť energie môže mať za následok vyššiu mutačnú rýchlosť, čo môže viesť k zvýšenej schopnosti adaptácie druhu na zmenené environmentálne podmienky a následne sa vyhnúť extinkcii. Prípadne vyššia produkcia prostredia umožní druhom dosiahnuť väčších populačných veľkostí, čím sa opäť znižuje pravdepodobnosť extinkcie (Evans *et al.* 2005).

Hypotéza biotických interakcií predpokladá, že nepriaznivé abiotické faktory temperátnych oblastí, ako chladné periódy a mráz, poskytujú predvídateľné selektívne udalosti, ktorých približne presný časový aj priestorový výskyt vytvára podobný selekčný tlak na izolované populácie a u druhov vznikajú podobné adaptácie. V tropických oblastiach sú sezónne výkyvy abiotických podmienok značne miernejšie, dôsledkom čoho sa na variabilite v biologickej zdatnosti relatívne väčšou mierou podieľajú biotické interakcie (napríklad kompetícia, predácia, parazitizmus, mutualizmus) než abiotické. Keďže biotické interakcie majú tendenciu byť viac priestorovo variabilné, geograficky izolované populácie budú vystavené rozličným selekčným tlakom, závisiacich na druhovej skladbe okolných spoločenstiev. Divergentný selekčný tlak na populácie vedie k obmedzenému génovému toku, tvorbe reprodukčných bariér a následnej špeciácii. Intenzívnejšie a rozmanitejšie biotické interakcie v tropických oblastiach môžu týmto spôsobom zvyšovať špeciálnu rýchlosť

a prispievať k vysokej druhovej rozmanitosti tropov (Schluter 2001, Currie *et al.* 2004).

2.1.2 Metabolická teória

Brown a West navrhujú metabolickú teóriu schopnú vysvetliť vzťah medzi teplotou (klimatom) a druhovým bohatstvom. Vzťah je podmienený buď priamym vplyvom dostupnej energie na metabolické a mutačné procesy, alebo nepriamo prostredníctvom vplyvu na telesnú veľkosť a reprodukčnú rýchlosť. Allen *et al.* (2002) rozširuje túto metabolickú teóriu, pričom vychádzajú z dvoch hypotéz. Prvá hypotéza sa zameriava na pravidlo energetickej ekvivalencie (Damuth 1987), podporená empirickým pozorovaním, že rýchlosť metabolizmu jedinca rastie s jeho hmotnosťou podľa $\frac{3}{4}$ mocniny a zároveň populačná hustota klesá s hmotnosťou podľa opačného mocninového zákona. Dôsledkom toho spotreba energie populáciou nezávisí na hmotnosti jedincov danej populácie a teda metabolická rýchlosť na jednotku plochy nebude závisieť na telesnej veľkosti jedincov (Damuth 1987). Druhá hypotéza túto teóriu dopĺňa o vplyv teploty na biochemickú kinetiku metabolizmu. Allen *et al.* (2002) predpokladá, že celková energia pretekajúca populáciami je nezávislá nie len na telesnej hmotnosti ale aj na teplote. Telesná teplota ektotermných živočíchov je v približnej shode s teplotou okolia, z tohto dôvodu bude okolná teplota ovplyvňovať ich metabolickú rýchlosť a súčasne v súlade s pravidlom energetickej rovnováhy, bude populačná početnosť ektotermov nižšia v oblastiach s vyššou teplotou prostredia. Za predpokladu, že celkové množstvo jedincov všetkých druhov je nezávislé na teplote, bude druhové bohatstvo pozitívne korelovať s teplotou. Avšak pokus o rozšírenie pravidla energetickej rovnováhy prináša aj určité nedostatky, ktoré zamedzujú všeobecnej platnosti tohto pravidla (Storch 2003). Vzhľadom na to, že metabolická rýchlosť súvisí s teplotou okolia iba u ektotermných živočíchov, teória predpokladala, že iba tieto živočíchy znižujú svoje populačné početnosti a zvyšujú druhovú diverzitu v teplých tropických oblastiach. Zatiaľ čo u endotermných živočíchov je telesná teplota stála, a teda ich populačné hustoty by nemali byť ovplyvnené

vonkajšou teplotou. Sú tu však empirické dôkazy u avifauny, potvrdzujúce pozitívny vzťah medzi teplotou a druhovým bohatstvom (Lennon *et al.* 2000), dokonca aj ich populačná početnosť je úmerne k druhej diverzite nižšia. Z tohto dôvodu nemôžeme hľadať príčinu vzťahu medzi teplotou a druhovým bohatstvom v metabolických procesoch (Lennon *et al.* 2000, Storch 2003).

Metabolická teória poskytuje vysvetlenie priameho pôsobenia teploty na druhovú diverzitu ektotermných živočíchov, teplota však môže priamo pôsobiť aj na druhovú rozmanitosť endotermných živočíchov, prostredníctvom jej vplyvu na energetické požiadavky termoregulačných procesov. Prostredie s nižšou teplotou vyžaduje od endotermov vyššie náklady do ich termoregulácie a o to menší podiel dostupnej energie budú vkladat' do rastovej a reprodukčnej rýchlosti. V chladnom prostredí preto budú dosahovať nižších populačných hustot v porovnaní s teplejšími oblasťami. Nižšie populačné hustoty učiňujú lokálne populácie náchylnejšie k extinkcii a preto priestorová variabilita v druhej diverzite môže vyplývať ako dôsledok zmien v pravdepodobnosti výskytu extinkčných udalostí riadených klimatickými výkyvmi (Lennon *et al.* 2000, Evans *et al.* 2005).

Mnoho práci dokladá obecné silné vzťahy medzi súčasnými klimatickými podmienkami a druhovým bohatstvom (Hawkins *et al.* 2003b). Klimatické faktory sa javia byť podstatnými determinantmi druhového bohatstva v rôznych priestorových škálach a značne silná korelácia klimatu a biodiverzity viedla niektorých ekológov k názoru, že na vysvetlenie tohto javu nie je nutné započítať vplyv histórie (Francis & Currie 1998). Avšak pri určení prírodných mechanizmov vedúcich k vzťahu medzi klimatom a druhovou rozmanitosťou sa odhaľujú mnohé nedostatky (Currie *et al.* 2004, Evans *et al.* 2005), dané mechanizmy nedokážu podchytiť v plnej miere príčinu priestorových javov druhového bohatstva a vyvstáva potreba zahrnúť aj vplyv historických faktorov. I keď sa zdá, že vplyv

historických udalostí je značne zastrený súčasnými environmentálnymi podmienkami, je nutné si uvedomiť, že druhy vznikli v dávnej minulosti a preto historické rozdiely v špeciálnej a extinkčnej rýchlosti a limity disperzie budú hrať nesporne dôležitú úlohu pri formovaní priestorových javov druhovej diverzity (Latham & Ricklefs 1993, Qian & Ricklefs 1999, Hawkins & Porter 2003).

3. HISTORICKÉ DETERMINANTY

Zväčšením merítka je možné jasnejšie rozpoznať silnejšiu dôležitosť historických determinantov a nemôžeme odprieť ich zjavný vplyv na druhovú rozmanitosť (McGlone 1996). Čo znamená, že v globálnom merítku na vysvetlenie gradientu druhovej diverzity nevystačia len klimatické faktory ale je potreba zahrnúť historické faktory a teda náhľad historickej biogeografie. Vo všeobecnosti, historické hypotézy vysvetľujú nerovnomerné rozloženie druhového bohatstva prostredníctvom geografického (napr. latitudinálneho) vplyvu na disperziu druhov do daných oblastí a/alebo na špeciálne a extinkčné procesy (Wiens & Donoghue 2004, Hawkins *et al.* 2005).

Druhové zloženie lokálnych spoločenstiev závisí na regionálnom poole druhov a ten je určený biogeografickými a historickými procesmi prebiehajúcimi vo veľkom merítku, teda absenciu niektorých skupín druhov v lokálnom spoločenstve nevysvetlíme jednoduchým prezkúmaním ich ekologických vlastností, dokonca ani z fylogenetickéh perspektívy. I keď je štruktúra spoločenstiev determinovaná vlastnosťami druhov, tie vyvstávajú z evolučných procesov. A teda absencia určitých druhov, či gildy môže odrážať biogeografické javy prebiehajúce na regionálnej úrovni, zasahujúce celé spoločenstvo s danými neprítomnými skupinami druhov (Stephens & Wiens 2004). Prístup opierajúci sa o historické determinanty považuje za tieto javy priestorovej variability v druhovom bohatstve zodpovedné predovšetkým nasledujúce evolučné procesy (Wiens & Donoghue 2004):

- fylogenetický konzervatizmus niky – určuje ktoré environmentálne podmienky môžu zástupcovia určitej vývojovej línie tolerovať, do ktorých oblastí sú schopní prenikať a charakter bariér ich disperzie.
- niková evolúcia – umožňuje určitým druhom a ich potomkom disperzovať do nových habitatov a klimatických oblastí a pretrvávajú v nich.
- extinkcia a špeciácia

- dynamika distribúcie druhov

3.1 Fylogenetický konzervatizmus niky a evolúcia niky

Posledných desať rokov sa v makroekológii ujalo vysvetlenie javov prebiehajúcich vo veľkom merítke prostredníctvom procesu nazývaného fylogenetický konzervatizmus niky (Ricklefs & Latham 1992, Peterson *et al.* 1999, Wiens *et al.* 2006). Nika druhu je charakterizovaná ako súbor abiotických a biotických podmienok prostredia, v ktorých je daný druh schopný pretrvávať a udržiavať životaschopné populácie. Zatiaľ čo základná (fundamentálna) nika popisuje abiotické podmienky, v ktorých je druh schopný existovať, realizovaná nika abiotické podmienky dopĺňa ešte o obmedzenia vyplývajúce z koexistencie ďalších druhov (Wiens & Graham 2005, podľa Hutchinson 1957).

Tendencia evolučnej línie udržiavať dlhú dobu aspekty svojej základnej niky sa nazýva nikový konzervatizmus (Wiens & Graham 2005). Ide o evolučný jav, keď potomkovia druhu majú tendenciu zdieľať značnú časť biologických a fyziologických charakteristík spoločného pôvodu určujúcich ich základnú niku (Rangel *et al.* 2007). Druhy si takto zachovávajú takmer nemenný súbor akceptovateľných podmienok, určený ich vnútornými vlastnosťami, ktoré zapríčiňujú neschopnosť druhu adaptovať sa na nové abiotické podmienky. Napríklad, mnoho skupín organizmov je globálne rozšírených v tropickom pásme, ale neprenikli úspešne do temperátnych oblastí, i keď k tomu mali príležitosť milióny rokov (Wiens & Donoghue 2004). Iným príkladom je, že sesterské druhy mnohých cicavcov, vtákov a motýľov majú veľmi podobnú niku, čo sa týka klimatu (Peterson *et al.* 1999). A tak sa adaptácie spoločného predka na jednotlivé súbory podmienok prostredia (ekologickú oblasť jeho vzniku) stávajú konzervatívne pre jeho potomstvo (Ricklefs & Latham 1992, Ricklefs 2006).

Nikový konzervatizmus môže byť určitým spôsobom zodpovedný za alopatrickú

špeciáciu. Tá môže nastať v oblastiach s nepravidelnými fluktuáciami podmienok prostredia alebo v miestach vzniku geografickej bariéry, predovšetkým procesom fragmentácie areálu rozšírenia, spôsobenej neschopnosťou druhu adaptovať sa na zmenené podmienky prostredia v určitej časti pôvodného areálu (Davis & Shaw 2001). Pôvodne jednotná populácia sa rozdelí geografickou bariérou na dve reprodukčne izolované populácie, z ktorých po dostatočne dlhej dobe vznikajú populácie dvoch druhov, dochádza k alopatickej špeciácii (Wiens 2004) a možnej adaptívnej radiácii (Streelman & Danley 2003). Nikový konzervatizmus limituje adaptáciu na ekologické podmienky geografickej bariéry a takto zamedzuje génovému toku medzi oboma separovanými populáciami (Wiens & Graham 2005).

V niektorých prípadoch aj odlišnosti v štruktúre spoločenstiev medzi regiónmi vyplývajú z nikového konzervatizmu, ktorý limituje disperziu vývojových línií s rôznymi ekologickými vlastnosťami do susedných regiónov (Webb *et al.* 2002). Konzervatizmus ich ekologických vlastností môže byť zapríčinený stabilizujúcou selekciou (Lord *et al.* 1995) alebo genetickou fixáciou vlastností u predka. Čím sú si jednotlivé druhy príbuznejšie, tým budú ich niky podobnejšie a teda štruktúra spoločenstva závisí na miere účinnosti nikového konzervatizmu a na usporiadaní jednotlivých vývojoch línií kladogramu (Webb *et al.* 2002). Stanovením korelácie medzi príbuznosťou a podobnosťou (stupeň konzervatizmu) u dvoch sesterských druhov určitej vývojovej línie nemožno odhadnúť priebeh fylogénzie a charakter evolúcie pre ostatné vývojové línie spoločného predka, lebo stupeň konzervatizmu sa bude u nich líšiť (Ackerly 2000). Posun centra niky druhu v závislosti na zmene vonkajších podmienok prostredia ponúka najlepší spôsob ako určiť mieru konzervatizmu vo vzťahu medzi predkom a potomkom pre ich určité spoločné vlastnosti. Keďže centrum niky potomka bude stále ležať v rámci rozsahu niky jeho predka, nikový konzervatizmus bude obzvlášť silný u druhov s malým areálom rozšírenia, teda iba za predpokladu, že šírka niky pozitívne koreluje s veľkosťou areálu rozšírenia (Rangel *et al.* 2007).

Za predpokladu, že v rámci určitej vývojovej línie pôsobí konzervatizmus niky, potom nika predka určuje habitaty a oblasti do ktorých sa môžu šíriť línie potomkov. Keďže len málo sesterských druhov môže zdieľať identické niky, nikdy nebude nikový konzervatizmus pôsobiť natoľko silno, aby úplne zamedzil malým adaptívnym modifikáciám a miernej variabilite medzi nikami príbuzných druhov (Wiens & Graham 2005). Navyše, zmena interakcií medzi druhmi mení distribúciu interagujúcich druhov natoľko, že hypotéza nikového konzervatizmu sa stáva spornou (Davis *et al.* 1998). Niektoré druhy s rozsiahlym areálom rozšírenia majú široké klimatické niky, takže ich distribučné obmedzenia nemusia súvisieť s klimatom, ale s inými faktormi ako napríklad s predáciou alebo kompetíciou (Martínez-Meyer *et al.* 2004). Každopádne, koncept nikového konzervatizmu sa stáva kľúčovou komponentou mnohých súčasných modelov zaoberajúcich sa očakávaným vplyvom environmentálnych fluktuácií na evolúciu ekologickej niky druhu, biogeografické javy (Wiens & Donoghue 2004, Wiens & Graham 2005) a štruktúru spoločenstiev (Webb *et al.* 2002).

3.1.1 Príčina nikového konzervatizmu

I keď sa zdá, že nikový konzervatizmus je skôr javom (alebo dôsledkom viac ako len jedného faktoru populačných procesov) než procesom, môže byť dlhú dobu aktívne udržiavaný mikroevolučnými silami (Wiens & Donoghue 2004). Empirické a teoretické štúdie evolúcie areálov rozšírenia druhov dokladajú, že adaptácia umožňujúca expanziu geografického areálu rozšírenia a ekologickej niky sú obmedzované štyrmi mikroevolučnými procesmi: prirodzeným výberom, génovým tokom, génovou pleiotropiou a nedostatkom geneticky podmienenej variability (Wiens 2004). Tieto štyri procesy teda môžu byť príčinou nikového konzervatizmu.

Prirodzený (normalizujúci) výber má sklon uprednostňovať tých jedincov, ktorí si zvolili niku, v ktorej jedinca dosahujú najväčšej biologickej zdatnosti. Ak ekologicke podmienky mimo tejto niky budú znižovať fitness alebo populačný rast, normalizujúci výber

bude uprednostňovať tie vlastnosti jedincov, ktoré ich budú udržiavať vnútri niky (Holt 1996). U organizmov, ktoré nemajú možnosť aktívneho výberu habitatu (napríklad u rastlín), prirodzený výber bude optimalizovať limitujúce vlastnosti pre podmienky v habitate, v ktorom dosahujú najväčšej fitness a populačných hustot (Holt 1996, Wiens 2004). Proces napomáhajúci výberu habitatu a zapríčiniujúci nikový konzervatizmus nie je zastúpený samotným prirodzeným výberom, pretože bez spolupôsobenia génového toku by nedokázal zabrániť adaptácii na okrajové podmienky. Práve génový tok je zodpovedný za pomalú adaptáciu na ekologické podmienky geografických bariér. Malé populácie na okraji areálu rozšírenia, priliehajúce ku geografickým bariéram, budú neustále dosycované migrantami prichádzajúcimi z populácií v centrálnych oblastiach. Týchto jedincov nie sú adaptovaní na podmienky v periférnych oblastiach areálu a rozmnožovaním s ostatnými jedincami zamedzia lokálnej adaptácii na environmentálne podmienky za hranicami areálu rozšírenia. Hranica areálu sa ustáli v mieste, kde je schopnosť jedincov lokálnej adaptácie a selekcie na expanziu areálu vyvážená antagonistickým efektom génového toku (Case & Taper 2000, Davis & Shaw 2001). Prirodzený výber sa neuplatňuje len pri udržiavaní nikového konzervatizmu. Odlišný pohľad na charakter jeho pôsobenia dostaneme, ak si položíme zásadnú otázku, čo prišlo prvé, vlastnosť alebo prostredie? Niektoré druhy môžu meniť svoj fenotyp až potom, čo sa dostanú do nového prostredia, čiže vytvárajú určité špecifické vlastnosti ako adaptácie pod tlakom prirodzeného výberu, ktorý v tomto prípade umožnil evolúciu niky. Druhým prípadom môže byť, že druhy najprv vyvíjajú určité vlastnosti, ako exaptácie, až potom vstupujú do nového prostredia, na ktoré sú už vhodne prispôbené. Prirodzený výber teda tak ako nemusí byť len príčinou nikového konzervatizmu (samozrejme, za predpokladu spolupôsobenia génového toku), nemusí ani hrať bezprostredne hlavnú úlohu pri poháňaní evolúcie niky a pozorované druhové zloženie v danom prostredí môže predstavovať akýsi časovopriestorový výber druhov z existujúcich vývojových línií (Ackerly

2004).

Pleiotropia môže často spájať geny zodpovedné za vlastnosti, ktoré umožňujú expanziu areálu rozšírenia cez geografické bariéry a geny znižujúce fitness (Jenkins & Hoffmann 1999). Často sú preto tieto vlastnosti umožňujúce adaptáciu na nové ekologické podmienky v antagonistickom vzťahu so smerom pôsobenia prirodzeného výberu (Wiens & Graham 2005). Pokiaľ budú trade-offs medzi adaptívnymi vlastnosťami a vlastnosťami znižujúce fitness viesť k výrazným negatívnym koreláciám, selekcia bude účinnejšia v prospech biologickej zdatnosti a populácia druhu bude udržiavaná v rámci svojej pôvodnej niky (Jenkins & Hoffmann 1999).

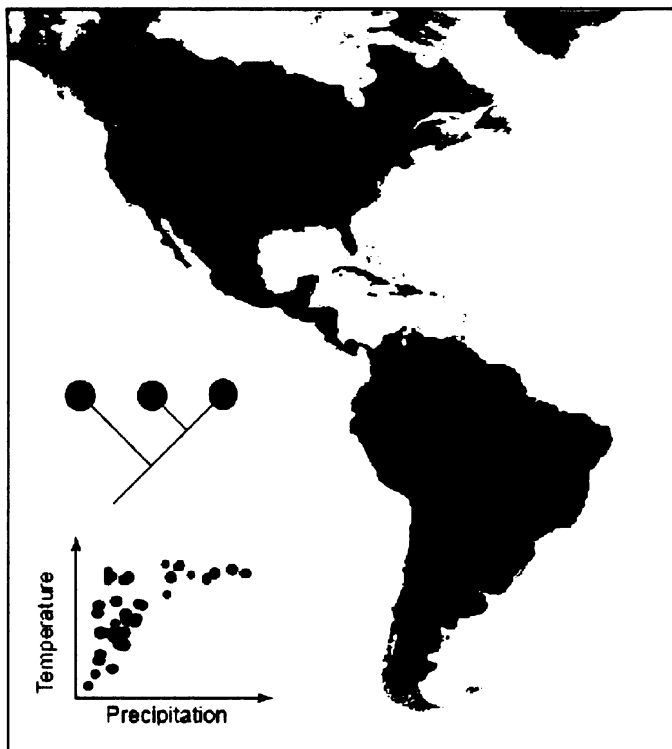
Nedostatok genetickej podmienenej variability v požadovaných vlastnostiach neumožní druhom rozširovať hranice svojho areálu alebo niky (Case & Taper 2000). V mnohých prípadoch však nie sme schopní rozpoznať kedy tento mechanizmus naozaj pôsobí. Napríklad, druh preukáže skrytú geneticky podmienenú variabilitu až potom, čo po alopatickej špeciácii dáva vzniku novému druhu. Oba druhy sa môžu od seba navzájom odlíšiť v ekologicky významných vlastnostiach tým, že prirodzený výber podchytil u každého z nich taký fenotyp, ktorý najlepšie vyhovuje prostrediu, v ktorom sa populácia druhu nachádza. Preto by bolo chybné predpokladať, že pôvodný druh nemôže rozšíriť svoju niku vzhľadom na nedostatok genetickej variability (Wiens 2004, Wiens & Graham 2005).

3.1.2 Dôkazy pre nikový konzervatizmus

Dôkazy pre nikový konzervatizmus vychádzajú z:

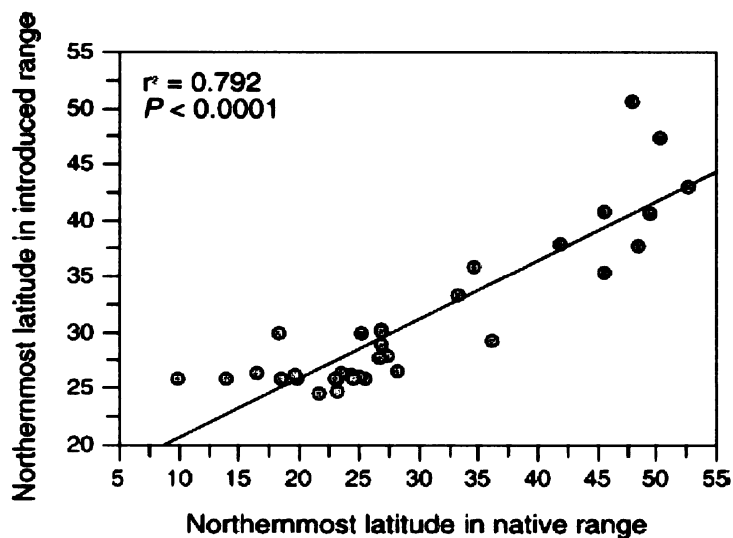
- opakovanej neschopnosti druhov alebo vývojových línií invadovať do príľahlých habitatov líšiacich sa klimatickými pomermi (Obr. 3), čoho dôkazom sú nasledujúce dva javy:
 - signifikantný vzťah medzi dobou, ktorú určitá skupina organizmov jednej vývojovej línie existuje v danej oblasti a množstvom druhov ktoré sa v tejto oblasti nachádza

(time-for-speciation effect, Stephens & Wiens 2003).



Obr. 3 Hypotetický príklad zobrazujúci nikový konzervatizmus a nikovú evolúciu. Odlišne farebné body znázorňujú lokality zástupcov troch vývojových línií a odlišné odtiene červenej teplotný gradient. Dve vývojové línie (modrá a zelená) preukazujú nikový konzervatizmus. Druhy týchto taxónov sú obmedzené tropickým klimatom a neschopné invadovať do chladnejších oblastí, navzdory ich geografickej blízkosti. Tretia vývojová línia (čierna) zobrazuje evolúciu niky. U zástupcov tohto taxónu sa vyvinula tolerancia na chladné klima, čo im umožnilo invadovať do temperátnych oblastí (Wiens & Donoghue 2004).

- zhody medzi klimatickými pomermi v areáloch rozšírenia pôvodných a introdukovaných druhov (Obr. 4). Ak tieto zhody pozorujeme aj u pôvodných a nových druhov, ponúka sa tu aj ďalšia možnosť, že zhody medzi nimi sú výsledkom paralelnej evolúcie. Tá však vyžaduje, aby u oboch druhov pôsobila selekcia rovnakým smerom a charakterom po dlhú dobu (aj milióny rokov). Nikový konzervatizmus preto ponúka viac parzímónne vysvetlenie pre korelácie medzi nikami (Ricklefs & Latham 1992).



Obr. 4 Vzťah medzi severnou hranicou areálu rozšírenia u pôvodných (osa x) a introdukovaných (osa y) 35 druhov plazov a obojživelníkov Severnej Ameriky. Pozitívny vzťah preukazuje efekt nikového konzervatizmu v klimateckej tolerancii (Wiens & Graham 2005).

- odpovedi na globálne klimatické zmeny – posun geografických areálov rozšírenia mnohých druhov v dôsledku globálneho otepovania smerom k pólom (Parmesan & Yohe 2003) potvrdzuje pôsobenie nikového konzervatizmu, ktorý sa uplatní skôr než rapídna adaptívna evolúcia pre klimatickú toleranciu (Wiens & Graham 2005).
- analýzy ekofyziologických vlastností určujúcich geografické limity areálu rozšírenia druhov a z mikroevoľučných procesov limitujúcich adaptívnu evolúciu týchto vlastností (Wiens & Donoghue 2004).

3.1.3 Niková evolúcia

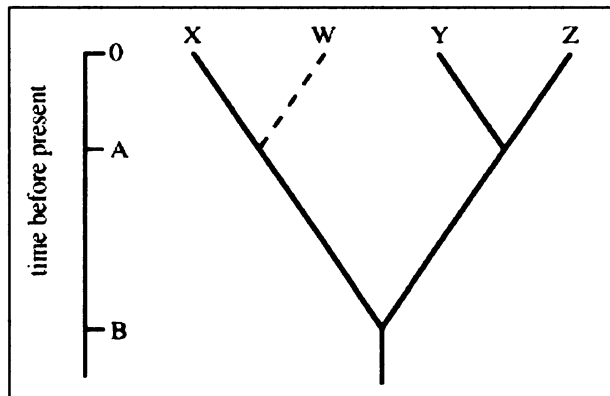
Protikladom k nikovému konzervatizmu je evolúcia niky, proces umožňujúci inváziu do nových habitatov a klimatických regiónov (Obr. 3). Dochádza k špecializácii na nové podmienky prostredia, ktoré predtým obmedzovali distribúciu druhov určitej evolučnej línie. Niková evolúcia však môže nastať len u jednotlivých druhov a nie u všetkých členov evolučnej línie, preto na distribúciu celej evolučnej línie má tento proces len slabý dopad (Wiens & Donoghue 2004). Častejšie bude vznikať v periférnych oblastiach areálu rozšírenia

a bude výraznejší u ekologických špecialistov než u generalistov (Ricklefs & Latham 1992). K evolučným zmenám vo vlastnostiach charakterizujúcich niku, dochádza počas alebo hneď po špeciálnej udalosti a umožní potomstvu druhu rýchlu adaptáciu na nové podmienky prostredia. Mnohí ekológovia sú názoru, že súhra níkového konzervatizmu a níkovkej evolúcie hrala zásadnú úlohu v biogeografickej minulosti mnohých skupín druhov a odráža sa v súčasnej druhovej rozmanitosti, najnápadnejšie ako latitudinálny gradient druhovej diverzity (Wiens & Donoghue 2004, Wiens & Graham 2005, Ricklefs 2006).

3.2 Extinkcia a špeciácia

Extinkcia, či sa už jedná o lokálnu, postihujúcu jeden druh alebo celú evolučnú líniu, hrá dôležitú úlohu v produkcii druhovej diverzity. Za predpokladu, že staršie vývojové línie existujúce dlhšie obdobie majú možnosť dať vzniku väčšiemu množstvu druhov, tak oblasti v ktorých pretrvávajú budú druhovo bohatšie (Stephens & Wiens 2003). Priemerne starší vek tropických vývojových línií môže vyplývať z extinkčnej rýchlosti v týchto oblastiach. Relatívne vyššia aj nižšia extinkčná rýchlosť v tropoch, vzhľadom na ostatné oblasti, má v oboch prípadoch za následok, že tropické vývojové línie sa javia byť staršie. Napríklad, dôsledkom vyššej extinkčnej rýchlosti vymrie celý jeden taxon. Druhý taxon, ktorý s ním zdieľal spoločného predka sa takto stáva relatívne starším, lebo doba divergencie od predchádzajúceho najbližšieho príbuzného taxonu a teda aj spoločný predok s týmto príbuzným taxonom spadá do hlbšej minulosti (Obr. 5). A tak paradoxne, vyššia extinkčná rýchlosť v tropoch zapríčiňuje vyšší evolučný vek tropických taxónov. I keď v skutočnosti je to málo pravdepodobné, vyššia extinkčná rýchlosť nemôže byť jedinou príčinou tohto javu, už len z toho dôvodu, že by musela postihovať len výhradne tropické monofyletické taxony. Na druhú stranu, nižšia extinkčná rýchlosť v tropoch umožní tropickým taxonom existovať dlhšiu dobu v porovnaní s taxónmi v temperátnych oblastiach. Vývojové línie pretrvávajúce

veľmi dlhé obdobie sa stávajú akýmsi múzeom biodiverzity (museum hypothesis, Gaston & Blackburn 1996). Pravdepodobnosť výskytu extinkcie bude omnoho vyššia v oblastiach s extrémnymi podmienkami prostredia, napríklad ak centrum niky leží v blízkosti oblasti s jedným alebo viacerými oscilujúcimi environmentálnymi faktormi (Rangel *et al.* 2007). Potomkovia týchto druhov sa raz za čas dostávajú do situácie, keď budú musieť byť schopní reagovať na zmeny ich prostredia posunom v geografickom priestore a čiastočnou adaptáciou na nový stav podmienok a to bez ohľadu na smer akým zmena nastala, v opačnom prípade vymrú (Davis & Shaw 2001).



Obr. 5 Hypotetický priebeh fylogenie štyroch vývojových línií X, W, Y a Z. Doba od divergencie jednotlivých vývojových línií je A, B a 0 reprezentuje súčasnosť. Taxóny X a W sú tropické, zatiaľ čo taxóny Y a Z sú z temperátnych oblastí. Taxóny X a W, tak ako aj taxóny Y a Z, od seba navzájom divergovali v čase A, teda vek taxónu X bol A. Potom čo taxón W vymrel, kvôli vyššej extinkčnej rýchlosti v tropoch, doba od divergencie taxónu X od jeho najbližšieho príbuzného bude B a teda paradoxne, vyššia extinkčná rýchlosť v tropoch zapríčini, že tropické taxóny sa javia byť staršie (Gaston & Blackburn 1996).

Nerovnomerné rozloženie druhového bohatstva naprieč zemepisnými šírkami nie je objasniteľné samotnou rýchlosťou extinkcie, ani samotnou rýchlosťou špeciácie ale závisí na ich vzájomnom pomere. Predpokladalo sa, že nové druhy sa pravdepodobne vyvíjali v izolovaných oblastiach, ktoré zotrvali v stabilnom stave navzdory globálnym ekoklimatickým zmenám prebiehajúcich v pleistocéne (Fjeldsa & Lovett 1997). Dosiaľ však chýbajú empirické dôkazy podporujúce výskyt nezalesnených oblastí členiacich tropy na menšie izolované areály, čím by dochádzalo k urýchleniu špeciácie. Navyše, mnoho

tropických druhov je značne starších než pleistocénne glaciály (Fjeldsa *et al.* 2007). Otázkou zostáva, či tropy slúžili ako špeciálne centrá a nové druhy sa neboli schopné rozšíriť mimo oblasť svojho vzniku (niche conservatism, Ricklefs & Latham 1992, Wiens *et al.* 2006)), alebo tropické oblasti pôsobili ako pleistocénne refúgia, kde relikty pôvodne široko rozšírených druhov prežívajú vďaka zníženej extinkčnej rýchlosti spôsobenej stabilnými klimatickými podmienkami (the lowland forests as “museum“, Fjeldsa & Lovett 1997).

3.2.1 Druhovú rozmanitosť v horských oblastiach

Veľa recentných špeciálnych udalostí spadá do oblastí tropických horských pásiem. Nie je pritom jasné, či tu dochádza k úspešnej adaptácii na nové podmienky a následnej radiácii, alebo či druhovú bohatosť pohorí prisudzovať obecnej tendencii pre špeciáciu v topograficky dobre štrukturovanom (heterogénnom) prostredí (Fjeldsa *et al.* 2007). Janzen (1967) prišiel s jednoduchým pojmovým modelom vysvetľujúcim ako latitudinálna variabilita v teplote môže formovať evolúciu fyziologickej tolerancie a určovať topografické bariéry disperzie. Navrhuje, že tropické hory tvoria pre organizmy efektívnejšie bariéry disperzie, než rovnako vysoké pohoria v temperátnych oblastiach. Predpoklad vychádza zo zistenia, že ročné výkyvy v okolnej teplote sú nižšie v tropických pohoriach. Nízka sezonalita tropických hôr nielenže redukuje sezónny prekryv teplotných režimov medzi nízko a vysoko položenými miestami (vytvárajú sa ohraničené zóny odlišných teplotných režimov), ale vedie aj k výberu organizmov s úzkou fyziologickou toleranciou k teplote. Pre tropické organizmy to má dôsledok v obtiažnejšom prekonávaní horských prekážok, pretože je u nich vyššia pravdepodobnosť, že nebudú schopné čeliť relatívne menším zmenám teploty, na ktoré nie sú adaptované, oproti temperátnym organizmom. Obmedzené šírenie pozdĺž altitudinálneho gradientu klimatických podmienok v tropických pohoriach vedie k väčšej genetickej divergencii medzi populáciami a následnej alopatickej špeciácii, výsledkom čoho je vyššie druhové bohatstvo tropických horských pásiem (Janzen 1967, Ghalambor *et al.* 2006).

Mnohým horským druhom je umožnené perzistovať lokálne ak príliš prudký altitudinálny teplotný gradient je zmiernený určitými vlastnosťami terénu a spolupôsobiacimi prevažujúcimi veternými a morskými prúdmi. Oproti nim nížinné druhy vykazujú vysokú úroveň dynamiky areálov, ktorá sa odráža do relatívne širších geografických areálov rozšírenia a predpokladanej nižšej špeciálnej rýchlosti (Jansson & Dynesius 2002). Tá môže byť zapríčinená práve tým, že dynamika areálov poskytuje príležitosti pre génový tok a zabraňuje vzniku nových druhov (Ghalambor *et al.* 2006).

Zatiaľ čo hypotéza nikového konzervatizmu schopne vysvetľuje druhovú rozmanitosť v širšom merítku, súčasné vrcholy druhového bohatstva vtákov a cicavcov ležiace v tropických horských oblastiach (najvýraznejšie pozdĺž And, Himalájí a východoafrického Rift Valley) (Rahbek & Graves 2001, Davies *et al.* 2007) naznačujú, že javy druhovej diverzity sú omnoho zložitejšie, než len jednoduchý globálny latitudinálny gradient (Thomas *et al.* 2008). Mnoho modelov napriek tomu, že značne uspokojivo vysvetlilo druhovú rozmanitosť v globálnom merítku, nedokázalo podchytiť vysokú druhovú bohatosť tropických pohorí a vzniklé reziduály medzi pozorovanou a predikovanou diverzitou boli prisudzované komplexnejším evolučným a environmentálnym procesom (Rahbek & Graves 2001, Storch *et al.* 2006, Rangel *et al.* 2007). Avšak nedávna štúdia Davies *et al.* (2007) poukazuje na obzvlášť silný prediktor druhového bohatstva a tým je rozsah nadmorskej výšky v areálu rozšírenia. Model, ktorý daný faktor v sebe zahŕňa, predpovedá vrcholy druhového bohatstva, ktoré sa zhodujú s hlavnými horskými pásmami.

Dosiaľ nie je objasnené, akou mierou sa samotné ekologické procesy a diverzifikačná rýchlosť v tropických horách podieľajú na ich vysokej druhovej rozmanitosti. Staršie bazálne evolučné línie vznikli ešte pred orogenetickými udalosťami a počas vyvrásnenia sa pasívne rozmiestnili do novovzniklých horských habitatov. Následkom vzniku prudkého gradientu environmentálnych podmienok, heterogenity zdrojov, geografickej izolácie habitatov a ich

opakovanej fragmentácie, dochádza k zvýšeniu diverzifikačnej rýchlosti a radiácii (Hughes & Eastwood 2006). A teda zvýšenie diverzifikačnej rýchlosti určuje vysokú druhovú bohatosť tropických pohorí, to sa však už netýka pohorí v temperátnych oblastiach. Temperátne horské pásma boli dlhé obdobia ich recentnej histórie pokryté ľadom a až po poslednom glaciálnom maxime sa môže fauna a flóra šíriť do vyšších habitatov prostredníctvom imigrácie a expanzie ich areálu rozšírenia (Thomas *et al.* 2008). Navyše, v temperátnych horách pod vplyvom sezónnych teplotných zmien existuje značný prekryv teplotných režimov pozdĺž altitudinálneho gradientu klimatických podmienok. Organizmy obývajúce tieto pohoria sú vystavené veľkej sezónnej variabilite a kvôli ich širokej teplotnej tolerancii hory nepredstavujú bariéry pre disperziu (Janzen 1967). Všetky zmienené mechanizmy podieľajúce sa na zvýšení diverzifikačnej rýchlosti v tropických pohoriach zároveň týmto spôsobom prispievajú k celkovému vysokému druhovému bohatstvu v tropických oblastiach a poukazujú na to, že aj iné procesy ako nikový konzervatizmus hrajú podstatnú úlohu v priestorových javoch diverzity.

3.3 Dynamika distribúcie druhov

Tak ako extinkcia a špeciácia, aj disperzia druhov sa podieľa na celkovej biodiverzite.

Absenciu určitej evolučnej línie je možné vysvetliť dôsledkom extinkcie alebo nemožnosťou imigrácie, obe sa vzájomne nevylučujú, ale ani nepodávajú vysvetlenie prečo daná oblasť nebola spätne rekolonizovaná, teda nezahrňujú limity disperzie. Geografické udalosti, ako napríklad kontinentálny drift, vyvrásnenie pohorí, či zmeny vo výške morskej hladiny, vytvárajú tieto limity ako jasné fyzické obmedzenia pre distribúciu jednotlivých druhov alebo celých taxónov, dokonca často aj prostredníctvom menej zreteľných ekologických obmedzení. Týmto spôsobom limity disperzie učiňujú niku predka, počiatkové geografické miesto a dobu šírenia podstatnými určovateľmi distribúcie vývojových línií. U jednotlivých druhov potom

budú hrať významnú úlohu príležitosti pre nikovú evolúciu (Wiens & Donoghue 2004). Neprítomnosť určitých druhov v danej oblasti môže byť aj dôsledok kompetície s inými druhmi (Martínez-Meyer *et al.* 2004).

Vplyvom glaciálov vymizlo z temperátnych oblastí značné množstvo druhového bohatstva a rekolonizácia sa konala prostredníctvom imigrácie. V tomto prípade sa na rekolonizácii (v zmysle obnovy druhového bohatstva) nepodieľala špeciácia, vzhľadom na krátky časový rozsah. Imigrácia má nesporne dôležitý význam pri utváraní druhovej diverzity naprieč rovnobežkami. Vplyv glaciálov bol nerovnomerný, spočíva v rozsiahlejšom a intenzívnejšom dopade dôb ľadových na severnej pologuli než na južnej (Dynesius & Jansson 2000). K celkovému efektu glaciálnych udalostí prispieva aj severno – južná asymetria veku vývojových línií, keď rôzne staré taxóny po poslednom zaľadnení rekolonizovali temperátne oblasti odlišnou mierou. Mladšie taxóny kolonizovali vyššie rovnobežky a dôvodom nebolo to, že by mali viacej druhov, ktoré by boli náhodou tie, čo sa dostávajú do temperátnych oblastí. Gaston a Blackburn (1996) poukazujú na priemerne starší vek evolučných línií v oblasti rovníku, postupne klesajúci smerom k pólom a vysvetľujú daný jav väčším potenciálom mladších taxónov pre kolonizáciu a disperziu. S podobnými dôkazmi o vekovej asymetrii vývojových línií prichádza Hawkins *et al.* (2006), ktorý daný jav podkladá tvrdením, že mladšie taxóny vznikali už v relativne chladnejšom oligocéne a teda všetci ich potomkovia sú adaptovaní na tieto podmienky, čo im umožňuje rozšíriť sa do severnejších chladnejších oblastí. Potomkovia starších evolučných línií na jednu stranu neschopnosťou kolonizovať temperátne oblasti (a zároveň vyššou extinkčnou rýchlosťou v týchto oblastiach) umocňujú latitudinálny gradient druhovej diverzity, na druhú stranu, ak obsahujú zdatných migrantov schopných uniknúť pred chladnými zimnými obdobiami do tropov, tento latitudinálny gradient čiastočne zmiernujú (Hawkins *et al.* 2006). Navyše, spôsob disperzie môže eventuálne ovplyvniť fylogenetickú štruktúru gradientu druhovej

diverzity, ak sa druhy starších a recentných evolučných línií budú líšiť v disperznej rýchlosti, teda budú mať odlišné veľkosti areálov rozšírenia. Za predpokladu, že na javoch druhovej rozmanitosti sa väčšou mierou podieľajú druhy s rozsiahlejším areálom rozšírenia, môže zhoda medzi priestorovými javmi u druhov bazálnych vývojových línií a u všetkých druhov vychádzať z toho, že druhy bazálnych vývojových línií majú väčšie areály rozšírenia než druhy mladších línií (Jetz & Rahbek 2002). Avšak, v neskoršej štúdií Hawkins *et al.* (2006) oponuje toto tvrdenie zistením, že neexistuje korelácia medzi veľkosťou areálu rozšírenia a vekom druhov.

Klimatická nestabilita temperátnych zón povoľuje pretrvávajúť v týchto oblastiach len druhom s dostatočnou schopnosťou disperzie a zároveň selektuje generalistov, ktorí dokážu žiť v širšej škále podmienok. Málo špecializované druhy sú vystavené menšiemu riziku, že by počas klimatických výkyvov ich nika úplne vymizla. Schopnosť disperzie a nízka špecializácia podporujú zväčšenie areálu rozšírenia a všetky tri faktory prispievajú k nižšej extinkčnej rýchlosti. Zároveň však aj znižujú špeciálnu rýchlosť, keďže umožňujú príležitosti pre génový tok (Dynesius & Jansson 2000). Ale ani latitudinálny gradient veľkosti areálu rozšírenia (pokles vo veľkosti areálu rozšírenia smerom k tropom), obecné nazývaný ako Rapoportovo pravidlo (Lawton *et al.* 1994) sa nemusí vzťahovať na všetky druhy. Keďže sa klima a ostatné aspekty prostredia menia, druhy budú mať tak úzko ohraničené požiadavky na svoju niku, aby svojím areálom rozšírenia obsiahli natoľko veľké územie, na ktorom by boli ešte schopné odolávať zmenám v jednotlivých mikrohabitatoch. Ekologická špecializácia teda nemusí korelovať s rozlohou geografického areálu rozšírenia druhu (Ricklefs & Latham 1992) a z toho vyvstáva otázka, či sú tropické organizmy naozaj väčší špecialisti. Iný obecný jav distribúcie druhov hovorí o tom, že druhy s veľkým areálom rozšírenia budú mať sklon byť lokálne početnejšie, než druhy s menším areálom rozšírenia (Brown 1984). Modely metapopulačnej dynamiky predpovedajú, že druhy vytvárajúce lokálne spoločenstvá, budú

široko rozšírené kvôli nižšej extinkčnej rýchlosti a vysokej rýchlosti kolonizácie (Nee *et al.* 1991). Vysoká migračná rýchlosť z existujúcich veľkých populácií navyše chráni menšie populácie pred zánikom a preto v tomto prípade široko rozšírené druhy s veľkými populáciami majú tendenciu zvyšovať lokálne abundancie (Hanski *et al.* 1997).

Veľkosť areálu rozšírenia môže určitým spôsobom určiť pod vplyv akých determinantov spadne schopnosť disperzie jednotlivých druhov. Dopad klimatických zmien v geologickej dobe ešte len spomeniem, tu sa však zmienim o prípade odlišného a nezávislého pôsobenia súčasného stavu klimatu a historických klimatických zmien. Existujú dôkazy, že klimatická stabilita od posledného glaciálneho maxima až po dnešok je lepším prediktorom druhového bohatstva než súčasné klima. Týka sa to predovšetkým druhov s malými areálmi rozšírenia. Naopak, pre druhy s veľkým areálom rozšírenia môžu byť práve súčasné klimatické podmienky lepším určovateľom ich diverzity a možností pre disperziu (Araújo *et al.* 2008).

4. INTEGRATÍVNY PRÍSTUP

Ekológovia hľadali vysvetlenie javov druhového bohatstva živočíchov v dvoch odlišných, vzájomne sa nevylučujúcich prístupoch. Klasická ekológia nachádza možné vysvetlenie v ekologických procesoch líšiacich sa v rôznych prostrediach dôsledkom variability klimatických podmienok. Historická biogeografia sa zameriava na využitie evolučných udalostí, fylogenie a geologickej minulosti pri odhaľovaní historických determinantov ovplyvňujúcich počet druhov v jednotlivých spoločenstvách a oblastiach (Ricklefs 2006). Klimatické faktory boli dlho považované za jediné najsilnejšie determinanty druhového bohatstva a to vo všetkých priestorových škálach (Francis & Currie 2003, Hawkins *et al.* 2003a, Hawkins *et al.* 2003b). Prístup, ktorý vychádza z týchto klimatických determinantov, sa zameriava predovšetkým na jednoduchú koreláciu medzi druhovým bohatstvom a environmentálnymi podmienkami v jednotlivých oblastiach (Rahbek & Graves 2001, Francis & Currie 2003, Willig *et al.* 2003). Avšak len samotné environmentálne zmeny nemôžu byť zodpovedné za vzrast alebo zníženie druhej diverzity. Dokonca mnohé rozdiely a podobnosti v druhovom bohatstve medzi jednotlivými oblasťami môžu odrážať väčšou mierou práve historický vývoj fauny a flory (Latham & Ricklefs 1993) než vplyv súčasných ekologických podmienok (Francis & Currie 1998). Z tohto pohľadu nie je možné javy druhej rozmanitosti v plnej miere pochopiť bez toho aby boli podložené evolučnou históriou druhov a geologickou minulosťou (Qian & Ricklefs 1999).

Doteraz som sa venovala týmto dvom prístupom založených na klimatických a historických determinantoch ako dvom celkom samostatným ohraničeným súborom mechanizmov produkujúcich javy druhej diverzity. Tak ako sa historické a klimatické determinanty spoločne podieľajú na celkovej druhej rozmanitosti, každý len dielčou časťou, tak aj oba prístupy poskytujú samostatne len neúplné čiastočné vysvetlenie týchto javov (Storch *et al.* 2006). Historická biogeografia a ekológia navzájom teda musí poskytnúť

viac a možno lepším prístupom by bolo spojiť oba pôvodné náhľady do jednotnej teórie schopnej vyriešiť vzájomne komplikované účinky evolučných, geologických a ekologických procesov vplývajúcich na globálnu druhovú diverzitu (Ricklefs 2006, Rangel *et al.* 2007). Integrovaný prístup nebude jednoduchou úlohou ako sa zdá, bude vyžadovať spojenie celkom odlišných charakteristík biologických systémov: deterministických vlastností, riadených lokálnymi ekologickými procesmi a výsledkov evolučných a biogeografických procesov závisiacich na jedinečnej histórii jednotlivých oblastí (Ricklefs 2004, Ricklefs 2006).

4.1 Historické interakcie klimatu a biodiverzity

V tejto kapitole pojednávam o environmentálnych faktoroch, nie však o ich súčasnom stave, ale vzťahujem priebeh ich zmien cez dlhé geologické obdobie, aby som poukázala na to, ako klima môže podmieňovať priebeh historických procesov a v tomto zmysle to považujem za integratívny prístup.

Dnešný stav klimatu nemôže byť v plnej miere zodpovedný za pozorovaný súčasný stav rozloženia druhového bohatstva na Zemi. Samozrejme, že environmentálne zmeny sa podieľajú na niektorých konkrétnych procesoch prebiehajúcich v jednotlivých typoch prostredia. Z tohto pohľadu sa zdá, že priebeh ekologických zmien na lokálnej úrovni v krátkom časovom rozsahu sa bude odrážať postupne do vyšších úrovní cez regióny až po celé kontinenty (Huston 1999). Napriek tomu, že súčasné klimatické podmienky a faktory s ním spojené silne korelujú s priestorovými javmi druhového bohatstva (Wittaker *et al.* 2007), krátkodobé klimatické zmeny prostredia a jeho súčasný stav nemôžu samy o sebe podmieňovať vzrast alebo pokles druhej rozmanitosti na globálnej úrovni (Wiens & Donoghue 2004) a teda nie sú schopné vysvetliť príčinu týchto javov. Na druhú stranu, priestorové javy klimatických zmien v geologickom čase a súčasného klimatického gradientu sú silne kolineárne, preto je niekedy veľmi obtiažne rozlíšiť efekty historických a súčasných

mechanizmov formujúcich latitudinálny gradient diverzity (Hawkins *et al.* 2006). Klima je určite veľmi dôležitý determinant druhovej diverzity, treba však na ňu hľadiť zo širšieho časového merítka, čo predstavuje desaťtisícky až milióny rokov. Potom je možné odhaliť pôsobenie klimatu na evolučné a biogeografické procesy, ktoré sú kľúčové pri vytváraní javov druhového bohatstva. A až procesy, ktoré stoja za zmenami klimatu v geologickej dobe, nám môžu objasniť aj toľko diskutovaný latitudinálny gradient diverzity.

Mnohé z týchto procesov sa opakujú s tak dlhou periodou, že nemôžu mať pôvod v dejoch prebiehajúcich priamo na Zemi, ale budú závislé na postavení Zeme voči Slnku v priestore (Bennett 1990). Vplyv má sklon Zemskej osi rotácie, sklon roviny ekliptiky a vzdialenosť Zeme od Slnka v perihéliu. Tieto astronomické parametre sa cyklicky menia počas histórie Zeme s periodou 20 až 100 tisíc rokov a sú nazývané ako Milankovičove cykly (Berger 1980, Berger 1988). Zodpovedajú za latitudinálne a sezónne zmeny v distribúcii slnečnej energie prijatej Zemským povrchom (Pillans *et al.* 1998) a tie následne určujú zmeny v globálnom klimate. Všetky tieto zmeny pôsobia v časovom merítku omnoho väčšom než je generačná doba akéhokoľvek organizmu, ale kratšom než je trvanie existencie druhu. To má dôležitý vplyv na spôsob akým sú evolučné zmeny hromadené v čase u jednotlivých druhov (Dynesius & Jansson 2000). Zmeny environmentálnych podmienok v odpovedi na Milankovičove cykly môžu zvrátiť priebeh podstatnej časti mikroevolučných dejov (Bennett 1990) a v niektorých prípadoch značné výkyvy teplôt, zaľadnenie a zmeny vo výške hladiny svetových oceánov môžu ovplyvniť aj deje makroevolučné (špeciačné a extinkčné udalosti) a disperziu (Comes & Kadereit 1998, DeChaine & Martin 2005).

Dopad globálnych klimatických zmien bol obzvlášť výrazný počas celkového ochladenia započatým pred 2,8 miliónmi rokov, smerujúci až k nástupu nového podnebného typu, charakterizovaného cyklickým striedaním dôb ľadových a medziľadových v pleistocéne (Bennett 1990). Druhy individuálne reagujú na pleistocénne klimatické výkyvy, rozpadajú sa

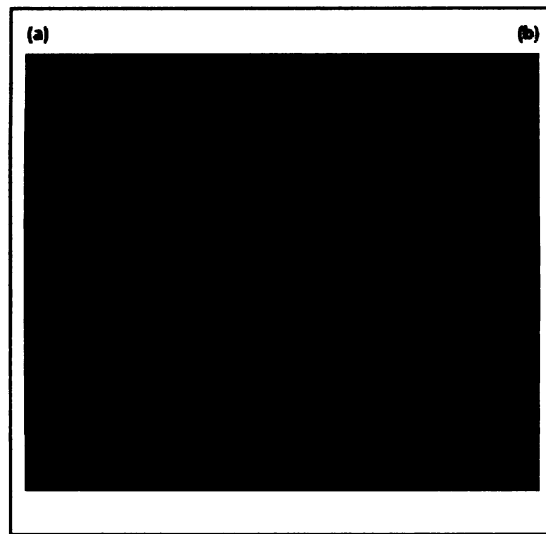
a znovu reorganizujú celé spoločenstvá, posúvajú sa hranice rozšírenia (Webb & Bartlein 1992, Davis & Shaw 2001, Lyons 2003). Druhy svojim areálom nasledujú posun preferovaných habitatov a oblastí s vhodnými klimatickými podmienkami (West 1980, Comes & Kadereit 1998). Unikajú do tropických refúgií, odkiaľ sa v období interglaciálu následne rozširujú do temperátnych oblastí (Fjeldsa & Lovett 1997, Stephens & Wiens 2003). A i keď by sa zdalo, že týmto spôsobom práve len posledné glaciálne udalosti dávajú vzniku a formujú latitudinálny gradient diverzity (Araújo *et al.* 2008) , nie je tomu tak, ten tu už existoval dávno pred štvrt'ohorami (Jansson & Dynesius 2002). Príčina bude tkvieť v tom, že temperátne oblasti boli klimaticky nestabilné počas celej histórie Zeme (Hawkins *et al.* 2005) a tropy sa stávali zdrojovou oblasťou vzniku väčšiny vývojových línií (Stephens & Wiens 2003, Wiens & Donoghue 2004, Hawkins *et al.* 2005).

4.2 Hypotéza tropického konzervatizmu

J. J. Wiens a M. J. Donoghue (2004) prichádzajú so zaujímavou myšlienkou ako zlúčiť klasickú ekológiu, fylogéniu a mikroevoúciu do podoby jednotnej hypotézy schopnej vysvetliť javy druhovej rozmanitosti na globálnej úrovni. Hypotéza tropického konzervatizmu spája dva vedné obory, ekológiu a historickú biogeografiu, a poukazuje na výhody plynúce z ich vzájomnej spolupráce. Zároveň sa odokrýva potreba nájsť miesto novej výzkumnej oblasti, ktorá bola dlho v úzadí a plne nespádala do záujmu ani jedného vedného oboru. Táto hypotéza integratívneho prístupu v sebe spája koncept nikového konzervatizmu, disperziu, špeciáciu, extinkciu, geologickú dobu a globálne klimatické podmienky. Narozdiel od nikového konzervatizmu, ako historického vysvetlenia druhovej diverzity, hypotéza tropického konzervatizmu v sebe zahrňa aj klimatickú históriu, čím ju už môžeme považovať za celkom komplexnú integratívnu hypotézu. Model (Obr. 6) (Wiens & Donoghue 2004) vychádzajúci z hypotézy generuje latitudinálny gradient druhovej diverzity a opiera sa o tri

základné predpoklady:

- Mnoho skupín organizmov majúcich počiatok svojho vzniku v tropických oblastiach, dosahuje vysokej druhovej rozmanitosti, pretože mali k dispozícii dlhšie časové obdobie, počas ktorého dochádzalo ku špeciácii (time-for-speciation effect, Stephens & Wiens 2003) a zároveň sa šíria do temperátnych oblastí až v relatívne recentnej dobe, ak vôbec.
- Tropické oblasti boli obrovského geografického rozsahu a zaujímali značne väčšiu časť Zemskeho povrchu až do pomerne recentného obdobia (približne 30 až 40 miliónov rokov späť), z tohto dôvodu väčšina vývojových línií má počiatok práve v tropoch (Stephens & Wiens 2003, Wiens & Donoghue 2004, Hawkins *et al.* 2005).
- Mnoho druhov a celých taxónov je špecializovaných na tropické klimatické pomery a adaptácie, umožňujúce invadovať a pretrvávajúť v chladnejších temperátnych oblastiach, sa vyvinuli len u niektorých druhov. Nikový konzervatizmus takto hraje dôležitú úlohu pri udržovaní gradientu diverzity.



Obr. 6 Dva prístupy vysvetľujúce globálne javy druhovej rozmanitosti. (a) prezentuje prístup klasickej ekológie, založený na korelácii medzi množstvom druhov v jednotlivých typoch prostredia (počet bodov pozdĺž okraja kruhu) a variabilitou v environmentálnych podmienkach (napríklad teplotou, tu znázornená odlišnými odtienmi červenej). (b) zobrazuje integratívny prístup spájajúci ekológiu, fylogenziu a mikroevolúciu. Každý bod na kružnici znázorňuje druh a jeho geografické umiestnenie a línie, ktoré body spájajú reprezentujú ich evolučné vzťahy a zjednodušené cesty disperzie. Zároveň (b) zobrazuje hypotézu tropického konzervatizmu, ktorá tvrdí, tak ako je tu naznačené, že väčšina evolučných línií vzniká v tropoch a nikový konzervatizmus bráni disperzii mimo túto oblasť. Druhovú bohatosť tropov ďalej vyplýva z dlhšej doby pre špeciáciu tropických skupín. Temperátne evolučné línie sú odvodené z tropických línií až pomerne v recentnej dobe a preto zahŕňajú menej divergentných udalostí (Wiens & Donoghue 2004).

4.2.1 Dôkazy pre hypotézu tropického konzervatizmu

Hypotézu tropického konzervatizmu podporuje niekoľko skutočností. Mnoho skupín druhov vykazujúcich očakávaný latitudinálny gradient diverzity, má počiatok svojích evolučných línií v tropoch a do temperátnych oblastí disperzovali jednotlivé druhy až omnoho neskôr (Stephens & Wiens 2003). Ďalším nesporným dôkazom je obmedzené rozšírenie mnohých nepríbuzných tropických skupín organizmov do severnejších temperátnych oblastí, napriek tomu že im v disperzii nebránili žiadne jasné geografické bariéry. Pomerne zhodné severné hranice areálu rozšírenia týchto tropických druhov mohli napomôcť pri stanovení Wallaceových hraníc jednotlivých zoogeografických oblastí (Wiens & Donoghue 2004). Mnoho taxónov je rozsiahlo rozšírených takmer vo všetkých tropických oblastiach na svete

a mnohé z nich sú aj desiatky miliónov rokov staré, napriek tomu sa nikdy úspešne nerozšírili do chladnejších temperátnych oblastí. Ak vývojové línie potomkov majú tendenciu zachovávať si základné charakteristiky ekologickej niky predka (Ricklefs & Latham 1992), budú veľmi pomaly kolonizovať extratropické oblasti alebo v nich hneď zahynú (Hawkins *et al.* 2005, 2006). Hawkins *et al.* (2005) tvrdí, že druhy tých vývojových línií, ktoré vznikali v teplom a vlhkom podnebí v období od kriedy až po eocén, vymreli v oblastiach, ktoré neskôr podstúpili radikálne klimatické zmeny, zatiaľ čo taxóny, ktoré vznikli počas chladnejšieho miocénu, boli sa schopné rozšíriť a divergovať v suchších chladnejších oblastiach. Tvrdenie podporujú empirické dôkazy, uvádzajúce, že staršie bazálne taxóny sú druhovo ochudnené v severnejších temperátnych oblastiach v porovnaní s mladšími taxónmi, ktoré tu druhovo dominujú (Hawkins *et al.* 2006). Tieto skutočnosti iba potvrdzujú, že disperziu druhov nelimitujú geografické bariéry (Hawkins *et al.* 2005), ani nedostatok času, či samotná schopnosť disperzie, ale obmedzenia vytvára nikový konzervatizmus a teda neschopnosť adaptácie na chladné klimatické podmienky v temperátnych oblastiach (Wiens & Donoghue 2004). Táto teória je obecné v súlade so staršou hypotézou, ktorá tvrdí, že tropické oblasti sú druhovo bohatšie, lebo sú klimaticky stabilné po dlhé obdobia (Fischer 1960).

4.2.2 Výhody hypotézy tropického konzervatizmu

Jednou z výhod akú hypotéza tropického konzervatizmu prináša je zjednotenie klimatických a historických determinantov druhového bohatstva, tým uzmierňuje ekologické a evolučné prístupy. Hypotéza ostáva v súlade s tradičnými ekologickými analýzami druhovej diverzity a podobne predpovedá vysoké druhové bohatstvo v oblastiach s teplým a vlhkým klimatom (Francis & Currie 2003), za predpokladu, že tieto klimatické pomery sú charakteristické pre niku predka väčšiny evolučných línií (Wiens & Donoghue 2004). A preto na rozdiel od iných úvah, je táto hypotéza schopná vysvetliť i prípady reverzných latitudinálnych gradientov diverzity, keď taxóny vzniklé v temperátnych oblastiach kolonizujú

tropy len vzácné a omnoho neskôr po ich vzniku (Stephens & Wiens 2003). Navyše hypotéza tropického konzervatizmu obohacuje korelácie medzi klimatickými podmienkami a druhovou diverzitou aj o znalosť rozdielu vo veku a miery divergencie vývojových línií v tropických a temperátnych oblastiach (Wiens & Donoghue 2004). Koncept níkového konzervatizmu, ktorý v sebe hypotéza zahŕňa, je schopný objasniť druhové ochudenie habitatov, ktoré sa výrazne odlišujú od niky predka a väčšie prerušenia v geografickej distribúcii druhov a taxónov spôsobených posunom klimatických podmienok (Webb *et al.* 2002).

4.2.3 Nedostatky integratívnej teórie

Hypotéza tropického konzervatizmu prináša nový sľubný pohľad na problematiku druhovej rozmanitosti na globálnej úrovni, ale tiež ako iné modely a teórie nedokáže poskytnúť perfektné predikcie. Mnohé problémy vyvstávajú z odlišného pomeru medzi špeciálnou a extinkčnou rýchlosťou u rôznych skupín organizmov obývajúcich odlišné prostredia. Hypotéza nepočíta s možnosťou, že tropické taxóny môžu mať vyššiu rýchlosť diverzifikácie (špeciálna rýchlosť mínus extinkčná) než taxóny v temperátnych oblastiach (Rohde 1992, Cardillo 1999). Podľa tejto teórie priemerne vyššia teplota v tropoch než v temperátnych zónach vedie k vyššej rastovej rýchlosti, rýchlejšej selekcii a špeciácii (Rohde 1992). Navyše väčšia plocha tropických oblastí (záleží od toho sú tropy definované) umožňuje uchrániť druhy pred extinkciou a poskytuje viac príležitostí pre alopatrickú špeciáciu (Cardillo 1999, podľa Rosenzweig 1995). Síce len málo štúdií podporuje túto teóriu fosílnymi dôkazmi o kratšej časovej vzdialenosti medzi vetvami tropických vývojových línií v porovnaní s temperátnymi vývojovými líniami (Durazzi & Stehli 1972), ale dnes už existuje mnoho molekulárnych analýz, ktoré to dokazujú (Svenning *et al.* 2008).

Podobné nezrovnalosti môžu vychádzať z vyššej diverzifikačnej rýchlosti v heterogénnom prostredí. Mnoho iných modelov dokazuje odchylky medzi skutočne pozorovaným druhovým bohatstvom vo svete a tým, ktoré sami predpovedajú. Už spomínané

odchylky spadajú do oblastí horských pásiem, obzvlášť výrazne sa prejavujú u tropických pohorí (Rahbek & Graves 2001, Storch *et al.* 2006, Rangel *et al.* 2007). Altitudinálny gradient a heterogenita horských habitatov tvoria komplexnejšie javy evolučnej diverzifikácie na lokálnom merítku (Rahbek 1997). Vyššia druhová rozmanitosť tropických pohorí je prisudzovaná rýchlejšej špeciálnej rýchlosti, spôsobenej prudkým teplotným gradientom vytvarujúcim hranice zón s odlišným klimatickým režimom (Janzen 1967). Tropické horské pásma poskytovali množstvo ekoklimaticky dlhodobo stabilných mikrohabitatov, slúžiacich ako refúgia počas glaciálnych cyklov. Zdá sa, že mnoho horských endemitov sú pozostatky široko rozšírených populácií, ktoré prežili v daných refúgiách pleistocénne klimatické výkyvy. Rozličné typy horských mikrohabitatov plnili dôležitú úlohu pri obnovovaní regionálnych druhových poolov (Fjedsa *et al.* 1999).

Napriek tomu, že sa objavujú nedokonalosti i u tejto hypotézy, naďalej môžeme predpokladať, že sa tropický konzervatizmus výrazne podieľa na formovaní latitudinálneho gradientu druhovej diverzity, avšak sú tu aj iné procesy, ktoré k nemu prispievajú. Ďalší nedostatok tejto hypotézy vidím práve v nezahrnutí už zmienených procesov zodpovedných za zmeny klimatu v geologickej dobe. Síce hypotéza začleňuje fakt, že sa chladnejšie temperátne oblasti začali rozširovať až v strednom paleogéne (Wiens & Donoghue 2004), ale to je jediná klimatická zmena a posun environmentálnych podmienok, ktoré v sebe zahŕňa. Keď už táto integratívna teória pracuje s evolučnými procesmi a javmi prebiehajúcimi skrz dlhé (desiatky miliónov rokov) obdobie, možno by bolo vhodné brať v úvahu aj klimatické výkyvy pôsobiace v tejto časovej škále. Smerom od rovníku stúpajúci dopad drastických klimatických zmien, akými bolo napríklad obdobie glaciálov (Dynesius & Jansson 2000), opakovane počas geologickej minulosti druhovo ochudzoval temperátne oblasti, zato klimaticky stabilnejšie tropy týmto výkyvom viac menej odolávajú (Fischer 1960).

Možno by bolo odvážne tvrdiť, že model vychádzajúci z hypotézy tropického

konzervatizmu dokonca nebude z dlhodobého hľadiska fungovať. Za predpokladu, že sa po určitej dobe tropické oblasti druhovo saturujú, ale v temperátnych oblastiach bude naďalej prebiehať divergencia evolučných línií, postupne sa bude znižovať latitudinálny gradient druhovej diverzity až sa globálne druhové bohatstvo zhomogenizuje. Pravdepodobne, tento stav nikdy nenastane, nech už pre akúkoľvek príčinu (a možno práve kvoli stabilite tropických oblastí), princíp modelu ho nevylučuje. Každopádne nechcem poprieť platnosť modelu tejto integratívnej hypotézy a napriek tomu, že model nezahŕňa všetky procesy podieľajúce sa na vytváraní druhovej diverzity, čo určite ani nebolo cieľom, práve jeho intuitívnosť prináša nesporné výhody.

5. ZÁVER

Mnoho ekológov stále považuje globálne biogeografické udalosti len za historickú náhodu, ktoré sú v kontraste s lokálnymi deterministickými ekologickými procesmi. Nepredpokladajú síce, že javy druhovej diverzity by boli čisto výsledkom environmentálnych procesov a nepovažujú dvojdielnosť medzi historickými a ekologickými hypotézami, vysvetľujúcimi tieto javy, za umelú. Problémom nie je samotná problematika s vysvetlením gradientu druhovej diverzity, ale to, že sa táto problematika nachádza ďaleko od ohniska záujmu klasickej ekológie, dokonca ani historická biogeografia sa na ňu primárne nezameriava. Potencionálne dôležitá oblasť výzkumu takto spadá na prázdne miesto, ktoré sa vytvorilo medzi oboma vednými obormi (Wiens & Donoghue 2004). Dokonca ani makroekológia nie je schopná v plnej miere podchytiť a zodpovedať všetky sporné otázky týkajúce sa javov druhovej rozmanitosti.

V súčasnosti vieme, že nie je vhodné hľadať riešenia na problematiku druhovej rozmanitosti v odpovediach, ktoré poskytujú jednotlivé obory zvlášť, už len z toho dôvodu, že jednotlivé oblasti výzkumu si pokúšajú udržať vlastnú integritu a na otázky, ktoré sami nevedia zodpovedať, nehľadajú odpovede v iných oblastiach, i keď tie ich poskytnúť dokážu. Obyčajne náhľad iných oborov jednoducho ignorujú a nezodpovedané prisudzujú k neobjasneným a náhodným javom a procesom. Na druhú stranu, neexistuje univerzálny prístup k problematike druhovej diverzity pre všetky obory biológie, pretože záujem každého oboru sa nachádza v inej časovopriestorovej rovine. Pre klasickú ekológiu sa môžu stať klimatické determinanty diverzity uspokojivým dielčím vysvetlením, lebo na prebiehajúce procesy hľadáme v kratšom časovom úseku. Odlišné determinanty diverzity však budeme hľadať z pohľadu historickej biogeografie, tu procesy zasahujú celé regióny, kontinenty a prebiehajú v tisíckach až miliónoch rokov. V tomto prípade nám už samotné klima neposkytne dostatočujúce vysvetlenie. Zato v malom priestorovom merítke vysvetlíme

druhové bohatstvo a distribúciu druhov klimatickými faktormi (ekológiou). Ak predpokladáme, že procesy vyskytujúce sa v širokom priestorovom merítku sú výsledkom procesov prebiehajúcich v menšom lokálnom merítku, tiež by sme mohli považovať klimu za faktor podmieňujúci globálne javy. Kauzalita však môže byť obrátená a to, prečo sa niekde lokálne vyskytujú práve také a práve toľko druhov nebude záležať na miestnych environmentálnych podmienkach, ale na procesoch prebiehajúcich v širšom globálnom merítku.

Ak zhrniem doterajší vývoj výzkumu biodiverzity, od doby čo si ľudia uvedomili nerovnomerné rozmiestnenie druhov po Zemskom povrchu, začali hľadať na tento jav odpovede a postupne sa formovali dva hlavné, zdanlivo si konkurujúce prístupy, pokúšajúce sa vysvetliť javy druhovej diverzity. Jeden prístup spája všetky súčasné klimatické faktory vplývajúce na biodiverzitu, ten druhý zahŕňa úvahy o historických procesoch formujúcich globálnu druhovú rozmanitosť. Oba náhľady si našli svojich zástancov, ktorí sa snažili nájsť uspokojivé vysvetlenia na danú problematiku, ale len v rámci toho svojho prístupu. Výzkum u oboch prístupov pokročil natoľko, že tak ako jeden tak aj druhý vedeli poskytnúť rôzne hypotézy, teórie a modely, ktoré predpovedali globálnu druhovú diverzitu značne podobnú ku tej reálne pozorovanej. Ich plauzabilita len utvrdzovala zástancov oboch prístupov, že nie je nutné sa zaoberať tým druhým pohľadom na javy druhovej rozmanitosti, keďže sami sú schopní podať uspokojivé výsledky. Zlom nastáva až v nedávnej dobe, keď sa niektorí výskumníci chytili predstavy, že historické a klimatické determinanty druhovej diverzity boli vždy úzko prepojené, na globálne javy druhovej rozmanitosti vplývali spoločne a preto najlepším prístupom bude nerozpájať vplyvy týchto determinantov. Myšlienka zlúčiť dva hlavné, zdanlivo si konkurujúce prístupy, posúva výskum druhovej rozmanitosti vpred a samotné objasnenie príčin latitudinálneho gradientu diverzity sa stáva zrozumiteľnejšie.

6. LITERATURA

- Abrams, P.A.** (1995). Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients, what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019-2027.
- Ackerly, D.D.** (2000). Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts. *Evolution* 54: 1480-1492.
- Ackerly, D.D.** (2004). Adaption, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist* 163: 654-671.
- Allen, A.P., Brown, J.H., Gillooly, J.F.** (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297: 1545-1548.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F., Savage, V.M., Brown, J.H.** (2006). Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 103: 9130-9135.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J., Rahbek, V.C.** (2008). Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 15: 8-15.
- Bennett, K.D.** (1990). Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology* 16: 11-21.
- Berger, A.** (1980). The Milankovitch astronomical theory of paleoclimates: a modern review. *Vistas in Astronomy* 24: 103-122.
- Berger, A.** (1988). Milankovitch theory and clima. *Reviews of Geophysics* 26: 624-657.
- Bonn, A., Storch, D., Gaston, K.J.** (2004). Structure of the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 1685-1691.
- Brown, J.H.** (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B.** (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Cardillo, M.** (1999). Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266: 1221-1225.
- Cardona, L.** (2001). Non-competitive co-existence between Mediterranean grey mullet, evidence from seasonal changes in food availability, niche breadth and trophic overlap. *Journal of Fish Biology* 59: 729-744.
- Case, T.J., Taper, M.L.** (2000). Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *American Naturalist* 155: 583-605.
- Clarke, A., Gaston, K.J.** (2006). Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273: 2257-2266.
- Colwell, R.K., Lees, D.C.** (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70-76.
- Comes, H.P., Kadereit, J.W.** (1998). The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution

and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432-438.

- Currie, D.J.** (1991). Energy and large-scale patterns of animal-species and plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27-49.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.F.** (2004). Prediction and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.
- Damuth, J.** (1987). Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of Linnean Society* 31: 193-246.
- Davies, R.G., Orme, C.D.L., Storch, D., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ross, S.G. et al.** (2007). Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 274: 1189-1197.
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B., Wood, S.** (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391: 783-786.
- Davis, M.B., Shaw, R.G.** (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673-679.
- DeChaine, E.G., Martin, A.P.** (2005). Historical biogeography of two alpine butterflies in the Rocky Mountains: broad-scale concordance and local-scale discordance. *Journal of Biogeography* 32: 1943-1956.
- Dial, K.P., Marzluff, J.M.** (1988). Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology* 69: 1620-1624.
- Durazzi, J.T., Stehli, F.G.** (1972). Average genetic age, the planetary temperature gradient, and pole location. *Systematic Zoology* 21: 384-389.
- Dynesius, M., Jansson, R.** (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 97: 9115-9120.
- Evans, K.L., Warren, P.H., Gaston, K.J.** (2005). Species-energy relationships at the macroecological scale: review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1-25.
- Feinsinger, P., Swarm, L.A.** (1982). "Ecological release", seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago. *Ecology* 63: 1574-1587
- Fischer, A.G.** (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- Fjeldsa, J., Lovett, J.C.** (1997). Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation* 6: 325-346.
- Fjeldsa, J., Lambin, E., Mertens, B.** (1999). Correlation between endemism and local bioclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22: 63-78.
- Fjeldsa, J., Johansson, U.S., Lokugalappatti, L.G.S., Bowie, R.C.K.** (2007). Diversification of African greenbuls in space and time: linking ecological and historical processes. *Journal of Ornithology* 148: S359-S367.

- Francis, A.P., Currie, D.J.** (1998). Global patterns of tree species richness in moist forests: another look. *Oikos* 81: 598-602.
- Francis, A.P., Currie, D.J.** (2003). A globally-consistent richness-clima relationship for angiosperm. *American Naturalist* 161: 523-536.
- Fretwell, S.D.** (1987). Food-chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50: 291-301.
- Gaston, K.J., Williams, P.H., Eggleton, P., Humphries, C.J.** (1995). Large scale patterns of biodiversity: spatial variation in family richness. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 260: 149-154.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M.** (1996). The tropics as a museum of biological diversity: an analysis of the New World avifauna. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 263: 63-68.
- Ghalambor, C.K., Huey, R.B., Martin, P.R., Tewksbury, J.J., Wang, G.** (2006). Why mountain passes are higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46: 5-17.
- Hanski, I., Gyllenberg, M.** (1997). Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* 275: 397-400.
- Hawkins, B.A.** (2001). Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 470.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.V., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T. et al.** (2003a). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E., Diniz-Filho, J.A.F.** (2003b). Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84: 1608-1623.
- Hawkins, B.A., Porter, E.** (2003). Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography* 12: 475-481.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Soeller, S.A.** (2005). Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography* 32: 1035-1042.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Jaramillo, C.A., Soeller, S.A.** (2006). Post-Eocene climate change, niche conservatism, and latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 33: 770-780.
- Hillebrand, H.** (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163: 192-211.
- Holt, R.D.** (1996). Adaptive evolution in source-sink environments: direct and indirect effects of density-dependence on niche evolution. *Oikos* 75: 182-192.
- Hughes, C., Eastwood, R.** (2006). Island radiation on continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 10334-10339.
- Hurlbert, A.H.** (2004). Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7: 714-720.
- Huston, M.A.** (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.

- Huston, M.A.** (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Hutchinson, G.E.** (1957). *A treatise on limnology*. New York: Wiley & Sons. 1015 pp.
- James, F.C.** (1970). Geographic size variation and its relationship to clima. *Ecology* 51: 365-390.
- Jansson, R., Dynesius, M.** (2002). The fate of clades in world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 741-777.
- Janzen, D.H.** (1967). Why mountain passess are higher in the tropics. *American Naturalist* 101: 233-249.
- Jenkins, N.L., Hoffmann, A.A.** (1999). Limits to the Southern Border of *Drosophila serrata*: Cold Resistance, Heritable Variation, and Trade-Offs. *Evolution* 53: 1823-1834.
- Jetz, W., Rahbek, C.** (2002). Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* 297: 1548-1551.
- Kerr, J.T., Packer, L.** (1997). Habitat heterogenity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385: 252-254.
- Kerr, J.T.** (2001). Global biodiversity patterns: from description to understanding. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 424-425.
- Latham, R.E., Ricklefs, R.E.** (1993). Global patterns of tree species richness in moist forests: energy- diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67: 325-333.
- Lawton, J.H., Daily, G., Newton, I.** (1994). Population dynamics principles. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 344: 61-68.
- Lennon, J.J., Greenwood, J.J.D., Turner, J.R.G.** (2000). Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of species-energy hypotesis. *Journal of Animal Ecology* 69: 581-598.
- Lord, J., Westoby, M., Leishman, M.** (1995). Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaption. *American Naturalist* 146: 349-364.
- Lyons, S.K.** (2003). A quantitative assessment of the range shifts of Pleistocene mammals. *Journal of Mammalogy* 84: 385-402.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T., Hargrove, W.W.** (2004). Ecological niche as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and clima change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305-314.
- McGlone, M.S.** (1996). When history matters: Scale, time, climate and tree diversity. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 309-314.
- Mittelbach, G.C., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B. et al.** (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82: 2381-2396.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M. et al.** 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- Nee, S., Gregory, R.D., May, R.M.** (1991). Core and satellite species: theory and artefacts. *Oikos* 62:

83-87.

- Parmesan, C., Yohe, G.** (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Sánchez-Certero, V.** (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Pillans, B., Chappell, J., Naish, T.R.** (1998). A review of the Milankovitch climatic beat: template for Plio-Pleistocene sea-level changes and sequence stratigraphy. *Sedimentary Geology* 122: 5-21.
- Post, D.M.** (2002). The long and short of food chain length. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 269-277.
- Qian, H., Ricklefs, R.E.** (1999). A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *American Naturalist* 154: 160-181.
- Rahbek, C.** (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist* 149: 875-902.
- Rahbek, C., Graves, G.R.** (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 4534-4539.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F., Colwell, R.K.** (2007). Species richness and evolutionary niche dynamics: a spatial pattern-oriented simulation experiment. *American Naturalist* 170: 602-616.
- Ricklefs, R.E., Latham, R.E.** (1992). Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *American Naturalist* 139: 1305-1321.
- Ricklefs, R.E.** (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Ricklefs, R.E.** (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* 87: S3-S13.
- Rodriguez, M.A., Belmontes, J.A., Hawkins, B.A.** (2005). Energy, water, and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecology* 28: 65-70.
- Rohde, K.** (1992). Latitudinal gradients in species-diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rosenzweig, M.L.** (1992). Species diversity gradients: we know more or less than we thought. *Journal of Mammalogists* 73: 715-730.
- Rosenzweig, M.L.** (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Schluter, D.** (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 372-380.
- Shurin, J.B., Allen, E.G.** (2001). Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *American Naturalist* 158: 624-637.
- Srivastava, D.S., Lawton, J.H.** (1998). Why more productive sites have more species, an experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152: 510-529.
- Stephens, P.R., Wiens, J.J.** (2003). Explaining species richness from continents to communities: the

- time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist* 161: 112-128.
- Stephens, P.R., Wiens, J.J.** (2004). Convergence, divergence, and homogenization in the ecological structure of emydid turtle communities: the effects of phylogeny and dispersal. *American Naturalist* 164: 244-254.
- Storch, D.** (2003). Comment on "Global biodiversity, biochemical kinetics, and energetic-equivalence rule". *Science* 299: 346b.
- Storch, D., Davies, R.G., Zajíček, S., Orme, C.D.L., Olson, V. et al.** (2006). Energy, range dynamics and global species richness patterns: reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecology Letters* 9: 1308-1320.
- Streelman, J.T., Danley, P.D.** (2003). The stages of vertebrate evolutionary radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 126-131.
- Svenning, J.Ch., Borchsenius, F., Bjorholm, S., Balslev, H.** (2008). High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Aracaceae) species richness. *Journal of Biogeography* 35: 394-406.
- Thomas, G.H., Orme, C.D.L., Davies, R.G., Olson, V.A., Bennett, P.M. et al.** (2008). Regional variation in the historical components of global avian species richness. *Global Ecology and Biogeography* 17: 340-351.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mitellbach, G.C., Gough, L., Dodson, S.I. et al.** (1999). The relationship between net primary productivity and species richness. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 30: 257-300.
- Webb, T., Bartlein, P.J.** (1992). Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 141-173.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J.** (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- West, R.G.** (1980). Pleistocene forest history in East Anglia. *New Phytologist* 85: 571-622.
- Whittaker, R.J., Field, R.** (2000). Tree species richness modelling: an approach of global applicability. *Oikos* 89: 399-402.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R.** (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Whittaker, R.J., Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B.** (2007). Geographic gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16: 76-89.
- Wiens, J.J.** (2004). What is speciation and how should we study it? *American Naturalist* 163: 914-923.
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J.** (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Wiens, J.J., Graham, C.H.** (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A., Reeder, T.W.** (2006). Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: Treefrog trees

unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist* 168: 579-596.

Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.

Wright, D.H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.