

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Eliška Bohdalková

Hypotéza více jedinců

More Individuals Hypothesis

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. David Storch, Ph.D.

Praha, 2014

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Davidu Storchovi, Ph.D. za jeho čas, ochotu a trpělivost, ale zejména za cenné rady, připomínky a náměty, které mi při psaní tohoto textu poskytl.

Prohlášení

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

V Praze, 16. 5. 2014

Abstrakt

Gradients druhového bohatství jsou často vysvětlovány variabilitou v dostupnosti energie. Pozitivní vztah mezi energií a počtem druhů organismů může být způsoben mnoha mechanismy. Jedním z nich je tzv. hypotéza více jedinců (more individuals hypothesis, MIH). Podle ní větší množství energie umožní koexistenci více jedinců, kteří mohou být rozděleni mezi více druhů s životaschopnými populacemi. Autoři se však různí v přesné formulaci MIH, a tak i v předpokladech, které testují. Prostudování literatury rovněž ukázalo, že se studie zásadně liší v přístupu k testování MIH. Některé zkoumají, jestli může mechanismus MIH fungovat v reálných společenstvech, a často odpovídají, že ano. Jiné se ptají, zda dokáže MIH vysvětlit patrnosti druhového bohatství na povrchu Země. To mnohé práce zamítají. Počet druhů je často silně spojen přímo s energií i bez vlivu počtu jedinců. Otázkou rovněž je, jestli je počet druhů skutečně ovlivňován počtem jedinců a ne naopak. Tyto dvě veličiny jsou však jistě propojeny. Nezávisle na směru kauzality tak vztah mezi počtem jedinců a druhů stojí za další výzkum.

Klíčová slova: gradienty diverzity, energie, produktivita, abundance, druhové bohatství.

Abstract

Gradients in species richness are often explained by variation in energy availability. Positive relationship between energy and number of species may be caused by many mechanisms. One of them is the 'more individuals' hypothesis (MIH). According to it greater energy availability enable more individuals to coexist and more individuals can be divided into more species with viable populations. However, authors do vary in exact formulation of the MIH and so they vary in predictions that they test. Review of literature has also revealed that studies are fundamentally different in the approach to testing MIH. Some studies examine whether mechanism of MIH can operate in real assemblages and they often give a positive answer. Other studies ask whether MIH is able to explain spatial patterns of species richness. The answer is mostly negative. Number of species is often closely related to energy without the mediating effect of the number of individuals. There is also the question whether the number of individuals really determines number of species, and not vice versa. However, these two variables are certainly linked. Therefore, regardless of the causality, the relationship between the number of individuals and number of species is worth exploring.

Key words: biodiversity gradients, energy, productivity, abundance, species richness

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Species–energy relationship	3
2.1. Definice.....	3
2.2. Mechanismy	4
2.3. Energie a produktivita.....	5
3. Hypotéza více jedinců	8
3.1. Definice.....	8
3.1.1. Různé formulace hypotézy	8
3.2. Historie hypotézy	11
4. Testování hypotézy více jedinců	14
4.1. Navrhované předpoklady hypotézy více jedinců	14
4.1.1. Druhové bohatství stoupá s energií (produktivitou)	14
4.1.2. Počet jedinců stoupá s energií (produktivitou)	15
4.1.3. Počet druhů stoupá s počtem jedinců.....	16
4.1.4. Síla vztahů mezi energií, počtem jedinců a počtem druhů	17
4.1.5. Množství energie využitá společenstvem je přímo úměrné dostupné energii	17
4.1.6. Průměrný počet jedinců na druh stoupá s energií (produktivitou).....	18
4.1.7. Míra extinkce je nižší v oblastech s vyšší dostupností energie.....	18
4.1.8. Vzácné druhy vykazují silnější species-energy relationship	19
4.2. Metodika a různé přístupy k testování MIH	20
4.2.1. Experimentální studie	20
4.2.2. Observační studie.....	24
4.3. Studie zohledňující prostorové měřítko	29
5. Závěr.....	31
6. Zdroje	33

1. Úvod

Rozmanitost života na Zemi nazýváme biologickou diverzitou. Tuto diverzitu můžeme pozorovat na různých úrovních, a tak rozlišujeme diverzitu genů, druhovou diverzitu, diverzitu vyšších taxonů až diverzitu ekosystémů. Nejvýraznější je však druhová diverzita¹, která přitahuje zájem přírodovědců již po staletí. Jak je možná koexistence tolika druhů na jednom místě? Proč žije někde více druhů než jinde? Toto jsou jedny z nejzajímavějších ekologických otázek. Dosud nebyly uspokojivě zodpovězeny.

Druhová diverzita není na Zemi rozložena rovnoměrně. Můžeme tak pozorovat rozdíly v druhovém bohatství neboli gradienty diverzity. Velmi nápadným jevem je tzv. latitudinální gradient diverzity, tedy skutečnost, že druhová diverzita klesá od tropického pásma směrem k vyšším zeměpisným šířkám. Ekologové již navrhli řadu hypotéz snažících se tento jev vysvětlit. Tyto hypotézy však často selhávají na skutečnosti, že odpovídají pouze na otázku, proč žije v tropech tolik druhů. Nedokáží již však vysvětlit celý gradient diverzity od rovníku k pólům. Důležitější ovšem je, že problematika gradientů diverzity je mnohem komplexnější. Rozdíly v druhovém bohatství totiž nepozorujeme jen na zmíněném globálním měřítku, ale i na regionálních a lokálních škálách. Různá místa na Zemi se od sebe prostě liší svou diverzitou, ať už pozorujeme mozaiku české krajiny, nebo porovnáváme dva kontinenty. Tento jev je nejspíš způsoben mnoha různými procesy, které působí na škálách od biotických interakcí v rámci společenstva až po evoluční radiace v rámci kontinentů.

V současnosti je diskutováno velké množství hypotéz snažících se o vysvětlení gradientů diverzity. Je známo, že diverzita úzce koreluje s klimatem (Currie 1991). Proto velká skupina hypotéz vychází z předpokladu, že gradienty diverzity jsou způsobeny rozdíly v klimatických podmínkách, zejména teplotou a dostupností vody. První z nich tvrdí, že klima ovlivňuje *rychlost evoluce* (Rohde 1978). Teplota může ovlivnit rychlost evoluce zvýšením mutační rychlosti, zkrácením generačních dob či zesílením biotických interakcí. Další hypotéza vysvětluje vztah druhové diverzity a klimatu *fyziologickou tolerancí druhů*. Množství druhů v dané oblasti je podle ní limitováno tolerancí organismů k daným klimatickým podmínkám (Hutchinson 1959). Dále tvrdí, že více druhů by mělo žít v teplejších a humidních oblastech. Konečně třetí hypotézou související s klimatem je tzv. *species-energy relationship* (Wright 1983). Ten dává do souvislosti počet druhů s dostupnou energií (produktivitou)². Byla navržena řada mechanismů, jimiž má množství energie ovlivňovat druhové bohatství. Jedním z nejslibnějších je tzv. hypotéza více jedinců (more individuals hypothesis, MIH; Srivastava a Lawton 1998). Ta tvrdí, že množství dostupné energie určuje celkový počet jedinců přítomných na daném území. Vyšší počet jedinců pak umožní koexistenci více druhů s životaschopnými populacemi (Gaston 2000).³ Tak energie zvyšuje druhovou diverzitu nepřímo skrz počet jedinců.

¹ Termíny „druhová diverzita“, „druhové bohatství“ a „diverzita“ jsou v této práci používány jako synonyma a vyjadřují počet druhů organismů přítomných na daném území.

² Smysl termínů energie a produktivita bude diskutován v samostatné kapitole.

³ Toto je nejobecnější formulace MIH. Různým formulacím bude věnována samostatná kapitola.

Gradients diverzity se zabývá stále více ekologů. Rozvoj této části poznání v posledních letech je způsoben více faktory. Za prvé vznikají větší a úplnější soubory dat o rozšíření organismů. Navíc se stále zdokonalují statistické metody a programy, které jsou ke zpracování těchto dat potřeba. Druhým důvodem je praktické využití tohoto primárního výzkumu. V době klimatických změn je stále důležitější poznat současný stav přírody, abychom mohli v budoucnu hodnotit jeho změny. Výzkum determinant druhové diverzity má navíc zásadní význam v ochranářské biologii. Jakmile budeme mít jasnější představu o tom, co určuje druhovou diverzitu, budeme ji moci mnohem účinněji chránit.

Tato bakalářská práce je rešerší na téma hypotéza více jedinců. Práce si klade zejména dva cíle:

- (1) V odborné literatuře sledovat historii MIH od nejstarších zmínek týkajících se tématu až k postulování hypotézy v 90. letech 20. století.
- (2) Na základě současné literatury zhodnotit, jaký dnes mezi ekology panuje názor na platnost MIH.

2. Species–energy relationship

2.1. Definice

Jedním z nejvíce diskutovaných vysvětlení rozdílů v druhové diverzitě je tzv. *species-energy relationship*. Ten tvrdí, že počet druhů na daném území je ovlivněn množstvím dostupné energie. Tato myšlenka má původ hluboko v minulosti, už Wallace (1878, podle Evans a kol. 2005) tvrdil, že druhová diverzita pozitivně koreluje s energií. Ve druhé polovině 20. století se ekologové začali problematice energie věnovat více. Podrobně ji řešili například Connell a Orias (1964). Svě vysvětlení rozdílů v druhové diverzitě postavili na rozdílech v dostupnosti energie. Tvrdili, že diverzita společenstva je určena množstvím energie tekoucím přes jeho potravní síť nebo že společenstvo je limitováno dodávkou energie. Naprosto zásadní význam přičítal energii Brown (1981). Energie je podle něj nejvýznamnější prediktor diverzity.

Pojem *species-energy relationship* však zavedl až David Wright (1983), jež také vztah mezi počtem druhů a energií jako první zformalizoval. Jeho teorie se týkala počtu druhů přítomných na ostrově. Vycházel tehdy přímo ze známé *teorie ostrovní biogeografie* (MacArthur a Wilson 1963) a ze *species-area křivky* (Preston 1962). Jeho *species-energy relationship* vznikl prostým nahrazením plochy energií v těchto dvou modelech. Energií mínil celkové množství zdrojů dostupné na ploše ostrova (tedy energie na jednotku plochy násobená rozlohou ostrova). Mechanismus, jakým podle něj energie ovlivňuje druhovou diverzitu, je následovný. Pokud je na ostrově malé množství zdrojů (energie), pak přítomné druhy budou mít malé populace a tím pádem vyšší pravděpodobnost extinkce. Naopak ostrovy s více zdroji budou podporovat větší populace a bude na nich tedy menší intenzita extinkce. Počet druhů na ostrově je (stejně jako v teorii ostrovní biogeografie) určen poměrem imigrace a extinkce. Míra extinkce je však ve Wrightově modelu určena nikoliv velikostí ostrova, ale množstvím energie.

Wrightova teorie sklidila mezi biology velký ohlas, postupně byla zobecněna i mimo ostrovy a stala se jedním z hlavních vysvětlení gradientů diverzity. Dostupnou energií byl vysvětlován jak samotný latitudinální gradient diverzity, tak rozdíly v druhovém bohatství na menších prostorových škálách. Například Rohde (1992) ve svém článku o latitudinálním gradientu diverzity kritizuje řadu hypotéz, ale o energii tvrdí, že je dobrým prediktorem druhového bohatství.

Korelace mezi dostupnou energií a počtem druhů začala být dokumentována napříč různými taxony (Currie 1991). Ekologové se ptali, kolik variability v druhovém bohatství dokáže energie vysvětlit nebo nakolik je vztah diverzity s energií obecný napříč taxony. Mnohé diskuze se vedly nad otázkou, jaký má vztah počtu druhů a energie vlastně tvar. A dále, zda a jak je tato povaha vztahu ovlivněna prostorovým měřítkem či tím, jakou veličinu použijeme k vyjádření energie. Tyto otázky budou diskutovány dále.

Wright ve své práci nastínil možný způsob, jakým energie ovlivňuje druhovou diverzitu. Postupně však byla pod *species-energy relationship* řazena celá řada dalších mechanismů, které mohou vytvářet pozitivní (nebo jiný) vztah mezi energií a počtem druhů.

2.2. Mechanismy

Hypotéza více jedinců (Srivastava a Lawton 1998). Tato hypotéza dává do vztahu energii (produktivitu) prostředí, počet jedinců a počet druhů. Její nejobecnější verze říká, že vyšší produktivita umožňuje koexistenci více jedinců, kteří mohou být rozděleni mezi více druhů s životaschopnými populacemi. Autoři nejsou jednotní v názoru, jak přesně počet jedinců ovlivňuje počet druhů (podrobněji dále).

Model dynamické rovnováhy (Huston 1979). Tento model souvisí s disturbancemi ve společenstvu. Velké disturbance mohou způsobit zmenšení populací některých druhů a tím zvýšit jejich pravděpodobnost extinkce. Vyšší množství dostupné energie však zrychluje populační růst, tím zkracuje čas, po který se populace po disturbanceci vrací do původního stavu, a tak i dobu, po kterou je druh vystaven vyšší pravděpodobnosti extinkce. V prostředích s vysokou dostupností energie je tedy po disturbanceci menší intenzita extinkce, což vytváří pozitivní vztah mezi počtem druhů a energií.

Více trofických hladin. Je známo, že přenos energie mezi trofickými hladinami není účinný, to znamená, že při přenosu energie z nižší trofické hladiny do vyšší se velká část energie ztrácí. Kvůli těmto ztrátám je délka potravního řetězce omezena. Energie dostupná na základní trofické hladině (tj. primárním producentům) tedy určuje počet trofických hladin. Větší množství energie tak může umožnit existenci další trofické hladiny, tedy přítomnost dalších druhů konzumentů (Fretwell 1987). To opět vytváří pozitivní vztah mezi počtem druhů a energií.

Tlak predátorů. Předpokládejme, že zvýšené množství energie ve společenstvu zvýší abundance nebo počet druhů predátorů (jakýmkoliv ze zmíněných mechanismů). Větší tlak predátorů pak může snížit početnosti kořisti, a tak snížit pravděpodobnost kompetitivního vyloučení (Paine 1966). Tento mechanismus by mohl zesílit vztah mezi energií a druhovým bohatstvím způsobený některým z ostatních mechanismů.

Poloha ekologických nik. Toto vysvětlení dává do souvislosti dostupnou energii a množství druhů specializovaných na vzácné zdroje. V oblastech s malým množstvím energie může být množství vzácných zdrojů nedostatečné k udržení životaschopných populací specialistů na ně vázaných. Více dostupné energie může zvýšit množství vzácných zdrojů a tak zvýšit diverzitu specialistů (Abrams 1995).

Šířka ekologických nik. Tento mechanismus se opět týká specializovaných druhů. S rostoucí energií se může zvýšit množství vhodných zdrojů. Druhy se tedy mohou zaměřit na tyto výhodnější zdroje a přestat využívat ty méně výhodné. To zúží jejich ekologickou niku. Úzké ekologické niky se méně překrývají,

což snižuje míru kompetitivního vyloučení (Evans a kol. 2005). Vyšší množství zdrojů tak umožní koexistenci více druhů.

Některé ze zmíněných mechanismů mohou fungovat zároveň, jiné se naopak vzájemně vylučují. Například tlak predátorů může působit jen za podmínky, že pozitivní *species-energy relationship* je už generován některým jiným mechanismem. Naopak modely šířky nik a tlaku predátorů předpokládají, že strukturu společenstva určují hlavně interakce mezi druhy. To je nepravděpodobné na často disturbovaných územích, a tak tyto dva mechanismy nejspíš nebudou působit společně s modelem dynamické rovnováhy. Jednotlivé mechanismy se liší nejspíš i v měřítku, na kterém mohou působit. Mechanismus MIH může teoreticky fungovat na velkých i malých škálách (podle toho, jak ji formulujeme), naopak disturbance, tlak predátorů či model šířky nik mohou mít vliv nejspíš jen na menších škálách (Evans a kol. 2005).

Výčet mechanismů jistě není konečný. Mezi ekology totiž nepanuje shoda ani v tom, které mechanismy spadají pod *species-energy relationship*. Například Currie a kol. (2004) používá termín *species-energy relationship* v mnohem užším smyslu, než je popsáno zde. Vyzdvihuje význam MIH a považuje ji za synonymum *species-energy relationship*. Naopak Evans a kol. (2005) pojímá *species-energy relationship* mnohem širěji. Kromě zde zmíněných mechanismů pod *species-energy relationship* řadí i další hypotézy spojující diverzitu s klimatem, a to rozdíly v evoluční rychlosti a význam fyziologické tolerance druhů (zmíněny v úvodu). Co zařadíme pod *species-energy relationship* totiž záleží také na tom, jak si nadefinujeme energii.

2.3. Energie a produktivita

Výraz energie je v ekologických studiích na téma *species-energy relationship* stěžejní. Tato energie nemusí mít striktně povahu fyzikální energie a je pouze jakýmsi zastřešujícím pojmem pro více veličin. Tyto různé veličiny mohou mít na diverzitu odlišné účinky, a proto je potřeba mezi nimi rozlišovat.

Species-energy relationship v tom nejširším slova smyslu (dle Evans a kol. 2005) spojuje všechny hypotézy založené na vlivu klimatu na druhovou diverzitu. Klima může ovlivňovat diverzitu buď přímo, nebo přes produktivitu. Různé hypotézy se liší tím, jakou míru energie⁴ používají k vysvětlení gradientů druhové diverzity. Pojetí energie v ekologických studiích je podrobně rozebráno v několika poměrně aktuálních přehledných článcích (Evans a kol. 2005, Clarke a Gaston 2006) nebo ve studii Evans a kol. (2005a).

Teplota je významný faktor ovlivňující druhovou diverzitu (Lennon a kol. 2000, Davies a kol. 2004, Evans a kol. 2005a, Evans a kol. 2006a). Teplotu jako prediktor diverzity využívají dvě hypotézy popsané v úvodu - o fyziologické toleranci druhů a rozdílné rychlosti evoluce. Dle druhé může rychlost

⁴ Spojení „míra energie“ („míra produktivity“) je v celé práci používáno ve smyslu anglického *measure of energy a energy metric (measure of productivity a productivity metric)*.

evoluce kromě teploty ovlivnit i UV záření. Zatím nebyla zmíněna tzv. hypotéza termoregulační zátěže (Turner a kol. 1988). Ta vysvětluje gradienty diverzity endotermů teplotou. Tvrdí, že při vysokých teplotách prostředí nemusí jedinci daného druhu vynakládat tolik energie do regulace tělesné teploty, a proto jí mohou více investovat do růstu a reprodukce. To podporuje větší populace, a tak menší pravděpodobnost extinkce tohoto druhu. Kromě průměrné teploty může diverzitu ovlivňovat i její variabilita (Stevens 1989). Ve studiích (např. Currie 1991) se jsou používány i veličiny z teploty vycházející, jako je například potenciální evapotranspirace (PET). PET představuje teoretický výpar z dané oblasti, který nebere v úvahu dostupnost vody.

Produktivita vyjadřuje množství potravních zdrojů dostupné organismům. Tyto zdroje jsou odlišné pro rostliny (primární producenty) a živočichy (konzumenty), proto je potřeba mezi nimi rozlišovat. Na druhou stranu rostliny jsou zdrojem pro herbivory a herbivoři pro další konzumenty, a tak i míry produktivity pro konzumenty mohou korelovat s těmi pro rostliny. Na všech větších škálách není možné množství zdrojů přímo kvantifikovat, a tak se používají různé míry produktivity. Rostliny jsou limitovány slunečním zářením, dostupností vody a živin. Jako míra produktivity se tedy často využívá aktuální evapotranspirace (AET; např. Currie a kol. 2004). Ta vyjadřuje množství vody odpařené z dané oblasti, a tak kombinuje vliv teploty i dostupnosti vody (srážek). Naopak zdrojem pro konzumenty jsou právě rostliny. Ve studiích týkajících se živočichů se tak jako míra produktivity používá čistá primární produkce (net primary productivity, NPP) nebo normalized difference vegetation index (NDVI). Čistá primární produkce (použita např. v práci Pautasso a Gaston 2005) je aktuální rychlost tvorby rostlinné biomasy dostupné konzumentům (tedy po odečtení ztrát respirací). Vyjadřuje se jako množství organického uhlíku vyprodukovaného rostlinami na určité ploše za určitý čas. Na velkých plochách není možné NPP přímo měřit, a proto je nutné ji modelovat, přičemž se vychází právě z měř produktivity pro rostliny. Rosenzweig (1968) navrhl rovnici, která počítá NPP z AET. Dnes existují téměř dvě desítky různých modelů globální NPP (Cramer a kol. 1999). Normalized difference vegetation index (NDVI) vyjadřuje stupeň zelenosti vegetace. Je zjišťován dálkovým průzkumem a rovněž se často používá jako míra produktivity (Storch a kol. 2005, Evans a kol. 2006a).

Některé práce (Srivastava a Lawton 1998, Yee a Juliano 2007) testují MIH na malém měřítku, a tak mohou s produktivitou přímo manipulovat. Produktivitu v těchto pracích představuje přímo množství potravních zdrojů dostupných zkoumaným bezobratlým živočichům.

Takto definovaná produktivita představuje množství zdrojů. Slovo produktivita je ale někdy používáno i ve smyslu „produktivita daného taxonu“. Například Connell a Orias (1964) tvrdí, že ve stabilnějším prostředí není potřeba tolik energie vynakládat na údržbu a opravy, a tak je možno více energie vložit do produktivity. V mnoha studiích se také při zkoumání diverzity cévnatých rostlin používá jako míra produktivity rostlinná biomasa (Mittelbach a kol. 2001). Srivastava a Lawton (1998) dokonce tvrdí, že tento přístup je tradiční. Tedy, že rostlinní ekologové porovnávají druhovou diverzitu primárních

producentů s jejich vlastní produktivitou, zatímco ekologové zabývající se živočichy porovnávají diverzitu konzumentů s produktivitou nižší trofické hladiny. V této práci ale budeme produktivitu chápat tak, jak bylo popsáno výše, tedy jako množství zdrojů.

3. Hypotéza více jedinců

3.1. Definice

MIH navrhuje možný způsob, jakým vzniká pozitivní vztah mezi energií (produktivitou) a druhovým bohatstvím. Ekologové toto téma rozvinuli už ve druhé polovině 20. století, ale až Srivastava a Lawton (1998) použili název „hypotéza více jedinců“ a přesně definovali její předpoklady, proto i zde vycházím z jejich článku. Nutno poznamenat, že jimi navržený mechanismus má fungovat u živočichů.

MIH dává do souvislosti druhové bohatství produktivních stanovišť se schopností těchto stanovišť uživit velké populace přítomných druhů. Na méně produktivních místech jsou populace menší, a tak více náchylné k extinkci. MIH tedy spojuje produktivitu (P), celkový počet jedinců (J) a počet druhů (D). Autoři dále upřesňují matematickou povahu vztahů mezi těmito třemi veličinami. Nárůst produktivity má vést k nárůstu počtu jedinců. Tento vztah má být dle Wrighta (1983) lineární ($J \propto P$). Dále počet druhů má být mocninnou funkcí počtu jedinců ($\log D \propto \log J$; Preston 1962). Srivastava a Lawton tvrdí, že počet druhů může být rovněž logaritmickou funkcí počtu jedinců ($D \propto \log J$). Spojením lineárního (mezi P a J) a mocninného resp. logaritmického (mezi J a D) vztahu vzniká mocninný resp. logaritmický vztah mezi produktivitou a počtem druhů. Z této formulace vyplývají dle autorů tři testovatelné předpoklady MIH. Za prvé, počet druhů stoupá s produktivitou jako její mocninná či logaritmická funkce. Za druhé, celkový počet jedinců je přímo úměrný produktivitě. Za třetí, množství energie využitě společenstvem je úměrné dostupné energii.

3.1.1. Různé formulace hypotézy

Výše rozvedená formulace vychází z článku, ve kterém byl poprvé použit název „hypotéza více jedinců“. Vliv energie (produktivity) na druhovou diverzitu přes počet jedinců byl ale popsán už dříve (viz kapitola 3.2.). Pozdější autoři pak používají pojem „hypotéza více jedinců“, přitom často nevycházejí ze článku Srivastava a Lawton (1998). Proto v její formulaci nejsou jednotní. Existují desítky prací zmiňující MIH, ale snad v žádných dvou není formulována úplně stejně. Přesto můžeme rozlišit dvě základní formulace.

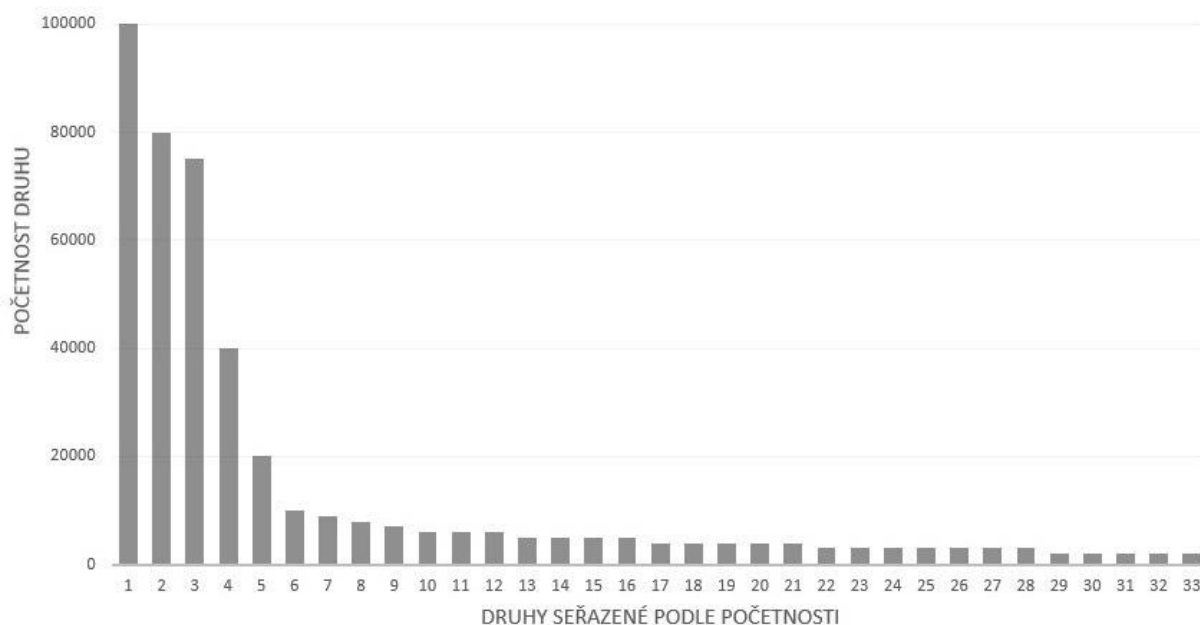
- (1) Vyšší produktivita⁵ umožňuje koexistenci více jedinců, populace přítomných druhů tak mohou být větší a tím lépe odolávat extinkci (Srivastava a Lawton 1998, Evans a kol. 2005a, b, c, Yee a Juliano 2007, Pautasso a Chiarucci 2008, Chiari a kol. 2010).
- (2) Vyšší produktivita umožňuje koexistenci více jedinců, kteří mohou být rozděleni mezi více druhů s životaschopnými populacemi (Gaston 2000, Hurlbert 2004, Gaston a Evans 2004, Marshall a Camp 2006, Šímová a kol. 2011).

⁵ Někteří autoři hovoří o „produktivě“, jiní o „dostupné energii“ nebo o „množství zdrojů“.

Tato neshoda ve formulaci je jedním ze zásadních problémů MIH. Na jednu stranu by bylo vhodné dodržovat formulaci dle článku, kde byl název poprvé použit. Na druhou stranu se nabízí používat tento název pro jakékoliv spojení mezi energií, jedinci a druhy, které přímo nemusí předjímat mechanismus, jakým je toto spojení realizováno.

V tomto ohledu je určitě vhodnější formulace (2). Ta je totiž naprosto obecná a tvrdí, že mezi energií, počtem jedinců a počtem druhů je spojitost. Říká jen, že málo jedinců nelze rozdělit mezi hodně druhů s životaschopnými populacemi (každý druh má určitou minimální velikost populace, při které je schopen se na daném místě dlouhodobě udržet). Už ale nespecifikuje, jakým způsobem je počet jedinců převeden na počet druhů. Naopak formulace (1) tento způsob specifikuje, když tvrdí, že díky většímu počtu jedinců se zvětší populace, což sníží pravděpodobnost extinkce.

Formulace (2), můžeme říkat „MIH v širokém slova smyslu“, tak pod sebe může zahrnout formulaci (1), popisující určitou dynamiku extinkce, ale i čistě statistický vliv vzorkování (*sampling mechanism*; Kaspari a kol. 2003, Evans a kol. 2005, Sanders a kol. 2007). Ten tvrdí, že čím více jedinců můžeme náhodně vybrat, tím více vybereme i druhů, protože je větší pravděpodobnost, že vybereme i nějaké druhy vzácné. Lze to ilustrovat i na grafu na obr. 1, který zobrazuje smyšlené rozložení abundancí druhů v regionálním *species pool*. Na určitém území bývá většina druhů vzácná (zastoupena málo jedinci) a jen velmi málo druhů je opravdu hojných (zastoupených mnoha jedinci). Pokud tedy budeme náhodně vybírat druhy, častěji vybereme ty hojné, ale když máme k dispozici mnoho takových „výběrů“ (tzn. hodně jedinců), občas vybereme i nějaký vzácný druh.



Obr. 1 - Hypotetické rozložení početností druhů. Na vodorovné ose je 33 smyšlených druhů seřazeno podle počtu jedinců, na svislé ose jsou vyneseny počty jedinců každého druhu.

Tomu odpovídá i popis vztahu mezi produktivitou a druhovým bohatstvím v práci Abrams (1995): za větší produktivity je početnost vzácných druhů vyšší a tím je nižší jejich pravděpodobnost extinkce; na málo produktivních místech se vzácné druhy dostanou pod potřebnou minimální velikost populace a nebudou tam tak zastoupeny. Zopakujme, že formulace (2) je obecná, očekává vyšší druhovou diverzitu při vyšším počtu jedinců a jakýkoliv mechanismus, který říká, jak tento převod mezi jedinci a druhy probíhá, pod ní může spadnout. Někteří autoři (Kaspari a kol. 2003, Sanders a kol. 2007) se poměrně přehledně vyhýbají spornému spojení „hypotéza více jedinců“ a používají názvy *abundance-extinction mechanism* (tedy MIH dle formulace (1)) versus *sampling mechanism*. Za MIH však mohou stát i jiné mechanismy než tyto dva často zmiňované.

I když se formulace dají rozdělit do dvou zmíněných skupin, stejně se i v rámci těchto skupin v detailu liší. Některé pojímají vysvětlení čistě staticky, hovoří o „plochách s vyšší produktivitou“ (Evans a kol. 2005a), jiné už v sobě zahrnují jakousi dynamiku, když začínají slovy „zvýšení produktivity způsobí“ (Honkanen 2010). Často ani není patrné, jestli se toto „zvýšení produktivity“ má dít na gradientu prostorovém nebo časovém (Mönkkönen a kol. 2006), což také souvisí se dvěma různými přístupy k testování MIH (více v kapitole 4.2.).

Z dané formulace MIH autoři vyvozují její předpoklady, které pak chtějí testovat. Dle formulace (1) budeme například očekávat větší velikosti populací v produktivnějších prostředích. Formulace (2) však toto netvrdí. Společenstvo může mít totiž tendenci dostat se do rovnovážného stavu, ve kterém jsou nejvzácnější druhy stejně početné na produktivních i méně produktivních lokalitách (Rosenzweig 1992; viz kapitola 3.2.). Tento zmatek ve formulacích je tedy jedním ze zásadních problémů MIH, protože co formulace, to jiné předpoklady. Někteří autoři MIH v závěru zamítají, jiní potvrzují, přitom se ale může stát, že testují různé ekologické děje, které pouze nazývají stejným jménem.

Názory se liší i v tom, u jakých organismů by mechanismus MIH měl fungovat. Srivastava a Lawton (1998) zavedli MIH pro konzumenty. I další autoři pak definují MIH jako mechanismus, vysvětlující druhové bohatství konzumentů pomocí energie (Kaspari a kol. 2000, Mönkkönen a kol. 2006) nebo rostlinné produktivity (Evans a kol. 2005a, c, 2006b). Není ale důvod, proč by stejný mechanismus nemohl fungovat i pro samotné rostliny a jejich zdroje. Dokonce i mechanismus operující se sníženou pravděpodobností extinkce větších populací může dost dobře fungovat i u rostlin. Na druhou stranu tento mechanismus, tedy MIH dle formulace (1), nebude nejspíš fungovat u organismů, u kterých není velikost populace zásadní pro extinkci. To mohou být například nepohlavně se množící organismy nebo organismy s dobrou schopností šíření (Evans a kol. 2005). Zato obecně formulovaná MIH, která hovoří o rozdělení více jedinců mezi více druhů s životaschopnými populacemi, může teoreticky fungovat u jakýchkoliv organismů.

3.2. Historie hypotézy

Srivastava a Lawton publikovali MIH v roce 1998, jejich myšlenky však nebyly zcela nové. Ve starší literatuře lze nalézt mnoho zmínek o tom, jak produktivita ovlivňuje počet jedinců, počet jedinců druhovou diverzitu nebo jak je životaschopnost populace ovlivněna její velikostí.

Již Charles Darwin si kladl otázku, co způsobuje rozdíly v druhové diverzitě. Ve své knize (Darwin 1859) píše: „The amount of life (I do not mean the number of specific forms) supported on an area must have a limit, depending so largely as it does on physical conditions.“ Myšlenka o limitaci organismů prostředím pochází tedy už od něj. „Množství života“ můžeme interpretovat jako biomasu, možná i jako počet jedinců. Darwin pak dodal: „Therefore, if an area be inhabited by very many species, each or nearly each species will be represented by few individuals; and such species will be liable to extermination from accidental fluctuations in the nature of the seasons or in the number of their enemies.“ Nepředpokládal tedy, že by větší množství jedinců mělo podporovat větší populace. Zároveň ale zmínil další z klíčových součástí MIH, když tvrdil, že druhy zastoupené málo jedinci jsou náchylné k sezónním fluktuacím nebo tlaku „nepřátel“. Celkově tedy můžeme říct, že dvě myšlenky, zásadní pro MIH, pochází už od Darwina. První, že prostředí limituje počet jedinců a druhá, že menší populace jsou náchylnější k extinkci.

George Evelyn Hutchinson se ve své významné stati (Hutchinson 1959) ptal, jak je možná koexistence tolika druhů organismů. Položil v ní základy mnoha později rozpracovaných hypotéz, vysvětlujících gradienty diverzity, včetně *species-energy relationship*. V jedné části Hutchinson řešil otázku, proč se na arktické podmínky nemůže přizpůsobit více druhů organismů. V arktických podmínkách je podle něj krátkou vegetační sezónou limitováno celkové množství biomasy, a tak se vzácné druhy stanou natolik vzácnými, že na daném místě přestanou existovat. Naznačil už tak vlastně celou spojitost mezi energií, množstvím biomasy (můžeme interpretovat i jako počet jedinců) a počtem druhů.

Mechanismus, jakým produktivita ovlivňuje počet druhů přes velikost populací (vzácných druhů), zmiňuje Hutchinson v jedné větě. Podrobně už se dá rozebrat podle Prestona (1962), jak to udělal Rosezweig (1992). Vyjděme ze stavu, kdy všechny regiony mají stejnou diverzitu. Tehdy nejvzácnější druh nejproduktivnějšího regionu je zastoupen více jedinci než v regionech chudších. Proto vzácné druhy produktivních regionů lépe odolávají náhodné extinkci. Diverzita se pak časem mění až do stavu, kdy nejvzácnější druhy mají v každém regionu stejnou pravděpodobnost extinkce. Produktivnější místa mají více energie, ta může být rozdělena na více dílů, dokud nejmenší část energie není stejně velká jako na málo produktivních místech. Tak mají energeticky bohatší regiony více druhů.

V 60. letech vznikla i další práce významná pro budoucí MIH. Joseph Connell a Eduardo Orias navrhli mechanismus, který podle nich reguluje druhovou diverzitu. V jejich modelu (Connell a Orias 1964) je klíčová stabilita prostředí. Ve stabilnějším prostředí je potřeba méně energie vynakládat na údržbu a regulaci, a tak může být více energie využito k růstu a rozmnožování. Investice do růstu

a rozmnožování vede k větším velikostem populací. Autoři přímo tvrdí, že jakékoliv zvýšení množství energie vede ke zvýšení početnosti nějakého druhu (kdekoli v potravní síti). Dále podrobně popisují, jak podle nich ovlivňuje velikost populace množství druhů. Předpokládají, že organismy s většími populacemi mají větší vnitrodruhovou genetickou variabilitu. Tato vnitrodruhová variabilita má být převedena do mezidruhové (nárůstu počtu druhů) následujícím způsobem. Zvýšení početnosti druhu může vést k vytvoření nových vztahů mezi organismy. Jako příklady uvádějí stromy, kde druhy stromů s většími populacemi hostí více druhů hmyzu, nebo ryby, kde početnější druhy mají více druhů parazitů. Tato nově vytvořená vazba mezi druhy nabízí nový typ habitatu, a tak tento proces může vést ke speciaci a zvýšení počtu druhů. Autoři už nevysvětlují, jak přesně nový typ habitatu vede ke vzniku nového druhu. Connell a Orias tedy spojují množství energie, počet jedinců (velikost populace) a počet druhů. Zásadní rozdíl oproti MIH je však v tom, že dle tohoto pohledu velikost populace diverzitu zvyšuje (vyšší pravděpodobnost speciace ve větších populacích), kdežto v MIH jde spíše o udržování diverzity (menší pravděpodobnost extinkce větších populací).

Species-energy relationship, jak jej zavedl Wright (1983), funguje víceméně mechanismem MIH. Wright předpokládá, že množství jedinců všech druhů přítomných na ostrově je úměrné celkové energii dostupné na ostrově. Dále tvrdí, že na ostrovech s malým množstvím energie budou populace menší a tím náchylnější k extinkci. Naopak ostrovy s vyšším množstvím energie budou podporovat větší populace, a tak menší pravděpodobnost extinkce přítomných druhů.

Currie (1991) testoval, které míry energie jsou nejlepším prediktorem druhové diverzity. Samozřejmě také popsal, jak podle něj energie ovlivňuje diverzitu a jím popsaný mechanismus odpovídá obecné formulaci MIH. Životaschopná populace musí mít určitý minimální počet jedinců. Každý jedinec potřebuje jisté množství energie, a tak i celá populace vyžaduje minimální množství energie. Toto rozdělení dostupné energie mezi přítomné populace limituje jejich počet, a tak množství energie určuje maximální počet přítomných druhů. Currie rovněž zdůraznil význam energie jako takové oproti Wrightovu modelu, ve kterém stále figuruje i plocha.

Klíčovým předpokladem pro MIH je skutečnost, že velikost populace ovlivňuje pravděpodobnost extinkce daného druhu. Jak bylo uvedeno, už Darwin dává tyto dvě veličiny do souvislosti. Vztah velikosti populace a extinkce je rovněž klíčový pro teorii ostrovní biogeografie (MacArthur a Wilson 1963). Podle ní je intenzita extinkce závislá na velikosti ostrova. Na menších ostrovech je vyšší intenzita extinkce, protože druhy zde mají menší populace, které jsou náchylnější k extinkci. Problematika extinkce druhů je důležitá pro ochránářskou biologii, a tak byla intenzivně zkoumána a koncem 70. let se objevila potřeba kvantifikovat životaschopnost malých populací (Brook a kol. 2006). Shaffer (1981) vymezil čtyři možné příčiny extinkce (demografickou a genetickou stochasticitu, stochasticitu prostředí a přírodní katastrofy). Dále tvrdil, že všechny tyto příčiny působí silněji na menší populace. Ve svém

článku představil svůj koncept minimální velikosti životaschopné populace. Lande (1993) ukázal povahu vztahu mezi velikostí populace a pravděpodobností extinkce.

Můžeme tedy shrnout, že vztah mezi energií (produktivitou, zdroji) a množstvím biomasy (jedinců) zmiňuje už Darwin (1859). Celou spojitost mezi produktivitou, počtem jedinců a počtem druhů poprvé popisuje Hutchinson (1959) a brzy po něm Connell a Orias (1964). *Species-energy relationship* (Wright 1983) už má fungovat mechanismem totožným s jednou z formulací MIH. Tento mechanismus se také objevil v několika učebnicích ekologie ještě před rokem 1998, kdy byl popsán jako „hypotéza více jedinců“ autory Srivastava a Lawton.

4. Testování hypotézy více jedinců

Kevin Gaston ve svém článku o globálních patrnostech⁶ diverzity (Gaston 2000) psal o MIH jako o jednom z klíčových mechanismů ovlivňujících druhové bohatství⁷. To způsobilo zvýšený zájem o tuto hypotézu a množství autorů ji začalo různými přístupy testovat.

Základní způsob, jakým lze ověřovat MIH, je sledovat vztahy mezi produktivitou, abundancí a počtem druhů v reálných společenstvech. Hypotézu samozřejmě nemůžeme takto přímo potvrdit, ale můžeme si upřesnit představu o tom, zda nebo za jakých okolností se reálná společenstva „chovají“ tak, jak MIH předpokládá. Řada autorů z definice MIH odvozuje její další předpoklady (Currie a kol. 2004, Evans a kol. 2005b) a testuje i ty. Mnohé studie také mezi sebou srovnávají různé mechanismy, které mohou stát za *species-energy relationship* (viz kapitola 2.2.). Kromě přímého testování předpokladů jednoho mechanismu se tak dá i posílit podpora pro jeden mechanismus a oslabit pro jiný (Bonn a kol. 2004).

4.1. Navrhované předpoklady hypotézy více jedinců

Většina odborných článků věnovaných problematice MIH začíná shrnutím dosavadních publikovaných výsledků jejího testování. V této rešerši tak budeme postupovat stejně. Různé studie odvozují a testují různé předpoklady MIH. Tyto předpoklady samozřejmě nemusí být splněny všechny. Některé jsou nutné pouze pro určitou formulaci MIH, ale pro nejobecněji formulovanou MIH není jejich platnost potřeba (např. větší populace na místech s vyšší produktivitou).

4.1.1. Druhové bohatství stoupá s energií (produktivitou)

Zvyšující se druhové bohatství se stoupající produktivitou (energií) není ani tak předpoklad MIH, jako jev, který se MIH snaží vysvětlit. Vztah mezi produktivitou a počtem druhů však není univerzální a obecně se má za to, že na menších škálách je častěji unimodální (druhové bohatství nejdříve roste s produktivitou a pak klesá) a na škále regionální či kontinentální je pozitivní (Šímová a kol. 2013). Shrnutí literatury (Mittelbach a kol. 2001) však ukázalo, že ani toto často neplatí a na různých škálách jsou pozorovány různé vztahy mezi produktivitou a počtem druhů. Toto téma je stále předmětem intenzivního bádání a je nad rámec této práce se jím podrobněji zabývat. Můžeme se spokojit s tím, že pokud pozorujeme pozitivní vztah mezi produktivitou a druhovým bohatstvím, může být způsoben mechanismem MIH.

Dle práce Srivastava a Lawton (1998) má počet druhů stoupat s produktivitou jako její logaritmická (logaritmus počtu druhů je úměrný produktivitě) nebo mocninná (logaritmus počtu druhů je úměrný logaritmu produktivity) funkce. Pokud ale přesně nespecifikujeme mechanismus, jakým je počet jedinců převeden na počet druhů, můžeme se spokojit s jakoukoliv stoupající funkcí. Mnoho prací tak

⁶ Výraz „patrnost“ je v celé práci používán ve smyslu anglického výrazu *pattern*.

⁷ Gaston mluví o „hypotéze více jedinců v širokém slova smyslu“, tedy dle formulace (2) v kapitole 3.1.1.

dokumentuje obecně pozitivní konkávní vztah (pod který spadne i zmíněný logaritmický nebo mocninný s exponentem menším než jedna).

Currie a kol. (2004) ukázal pozitivní vztah mezi AET a počtem druhů stromů na globální škále i mezi AET a počtem druhů severoamerických ptáků. Naopak Šimová a kol. (2011) pro stromy v globálním měřítku ukazuje, že často užívané míry produktivity (AET, NPP, NDVI) jsou jen slabými prediktory diverzity a že diverzitu stromů nejlépe predikuje kombinace minimální teploty, minimálních srážek a průměrné roční teploty.

Počet druhů hmyzu v dendrotelmách (prohlubně ve stromech vyplněné vodou) stoupá s množstvím zdrojů, ale povaha vztahů se liší během doby trvání pokusu a mezi různými studii (Srivastava a Lawton 1998, Hurlbert 2006, Yee a Juliano 2007). Logaritmy počtu druhů severoamerických obojživelníků, plazů, ptáků a savců stoupají konkávně s PET a druhové bohatství severoamerických stromů stoupá lineárně s AET (Currie 1991). Počet druhů mravenců pozitivně koreluje s NPP, ale síla tohoto vztahu klesá se zvyšujícím se prostorovým měřítkem (Kaspari a kol. 2000). Teplota je lepším prediktorem druhové diverzity britských ptáků než NDVI, autoři to vysvětlují tím, že (1) NDVI nemusí být dobrou mírou produktivity pro britská ptačí společenstva, protože velkou část rostlinné produkce odebere člověk, a že (2) produktivitu v Británii predikuje zejména teplota a ne srážky, tudíž teplota je vlastně mírou produktivity (Evans a kol. 2005a, Evans a kol. 2008). S NDVI naopak stoupá diverzita jihoafrických ptáků (Bonn a kol. 2004) i hnízdicích ptáků Severní Ameriky, diverzita severoamerických zimujících ptáků stoupá se zimním NDVI (Evans a kol. 2006a).

Výsledky studií jsou tedy ve většině případů v souladu s první předpokladem, i když se tvar a síla vztahu mezi energií a druhovým bohatstvím liší mezi taxony a prostorovými měřítky, práce také používají různé míry energie.

4.1.2. Počet jedinců stoupá s energií (produktivitou)

Tato podmínka vychází z předpokladu, že plochy s vyšším přísunem energie užijí více biomasy (Darwin 1859, Hairston a kol. 1960). To pak umožní koexistenci více jedinců (Gaston 2000). Tento převod předpokládá, že na místech s vyšším přísunem energie nebudou v průměru větší jedinci, než na těch s menší dostupností energie. Pak by celkový počet jedinců s energií nemusel vůbec růst (rostla by jen velikost jedinců).

Počet jedinců hmyzu v dendrotelmách roste s množstvím zdrojů (Hurlbert 2006, Yee a Juliano 2007), hustota jedinců mravenců stoupá po gradientu NPP od pouště po tropický les (Kaspari 2000), počet jedinců ptáku travnatých biotopů Severní Ameriky pozitivně koreluje s NDVI (Hurlbert 2004), abundance severoamerických hnízdicích ptáků rostou s NDVI a abundance zimujících ptáků rostou se

zimním NDVI (Evans a kol. 2006a). Dle Mönkkönen a kol. (2006) denzita evropských i severoamerických ptáků pozitivně koreluje s AET.

Naopak dle studie Srivastava a Lawton (1998) počet jedinců hmyzu v dendrotelmách nekoreluje s množstvím zdrojů. V tomto případě to bylo dáno právě tím, že na produktivnějších místech žili větší jedinci. Počet jedinců ještěřů nekoreluje s NPP (Buckley a Jetz 2010), abundance ptáků lesních biotopů Severní Ameriky nekoreluje s NDVI (Hurlbert 2004) a hustota jedinců motýlů nekoreluje s AET (Currie a kol. 2004). Dle této práce také hustota jedinců stromů a severoamerických ptáků vykazuje jen velmi slabý vztah s AET.

Výsledky prací jsou tedy smíšené, počet jedinců často nesouvisí s množstvím energie.

4.1.3. Počet druhů stoupá s počtem jedinců

To, že počet druhů je nějakým způsobem určován nebo regulován počtem jedinců, je nejzásadnější předpoklad obecně formulované MIH. Srivastava a Lawton (1998) tvrdí, že by vztah mezi počtem jedinců a počtem druhů měl být mocninný nebo logaritmický. Currie (2004) odvozuje z práce Prestona i přesný očekávaný sklon tohoto vztahu v logaritmicko-logaritmickém měřítku (0,26). Pokud ale nspecifikujeme, jakým přesně mechanismem má MIH fungovat, opět se spokojíme s tím, že počet druhů stoupá s počtem jedinců.

Abundance je nejlepším prediktorem diverzity říčních ryb (Angermeier a Schlosser 1989, Grenouillet a kol. 2002), diverzita pozitivně koreluje s denzitou jedinců mravenců (Kaspari a kol. 2000 a 2003) i evropských a amerických ptáků lesních biotopů (Mönkkönen a kol. 2006) a finských lesních ptáků (Honkanen a kol. 2010). V Severní Americe je počet druhů ptáků mocninnou funkcí počtu jedinců v zimujících i hnízdicích společenstvech (Evans a kol. 2006a). Diverzita pozitivně koreluje s abundancí ptačího společenstva v urbanizovaných i přírodních biotopech (Pautasso a kol. 2011).

Currie a kol. (2004) tvrdí, že počet druhů stoupá s denzitou u stromů i severoamerických ptáků s mnohem větším sklonem, než předpověděl (druhy tedy přibývají mnohem rychleji, než by měl vysvětlit pouhý nárůst počtu jedinců). Naopak Hurlbert (2004) ukazuje, že vztah mezi počtem jedinců a počtem druhů severoamerických ptáků má přibližně předpovězený sklon (0,18 pro lesní společenstva; 0,33 pro společenstva pastvin). I dle studie Pautasso a kol. (2011) jsou sklony blízké předpovězenému (pro různé typy ekosystémů 0,29; 0,35; 0,36).

Diverzita motýlů na většině rozsahu dat koreluje negativně s počtem jedinců (Currie 2004) a počet druhů ještěřů nekoreluje s počtem jedinců (Buckley a Jetz 2010, Nimmo a kol. 2011).

Výsledky prací jsou tedy opět smíšené, i když častěji se ukazuje, že kde je více jedinců, tam je více druhů. Pouhá korelace však samozřejmě ještě neznamená kauzalitu a sama o sobě nestačí k potvrzení MIH.

4.1.4. Síla vztahů mezi energií, počtem jedinců a počtem druhů

Vztahy mezi energií a počtem jedinců a mezi počtem jedinců a počtem druhů by měly být relativně silné, zatímco vztah mezi energií a počtem druhů by měl být slabší, protože tyto veličiny mají být spojeny pouze nepřímo, přes vliv počtu jedinců (Currie a kol. 2004). To se dá testovat porovnáním korelačních koeficientů daných vztahů nebo sledováním změny vztahu mezi druhovým bohatstvím a energií po odfiltrování vlivu počtu jedinců.

Vztah mezi produktivitou a počtem druhů byl vždy silnější než mezi produktivitou a počtem jedinců u stromů i severoamerických ptáků (Currie a kol. 2004). Rovněž Šimová a kol. (2011) ukazuje, že počet jedinců je horší prediktor druhového bohatství než různé míry energie a navíc energie nedokáže predikovat počet jedinců tak dobře, jako dokáže predikovat počet druhů. Vztah mezi druhovým bohatstvím a zkoumanou mírou energie se rovněž zachoval i po odfiltrování vlivu počtu jedinců u severoamerických ptáků (Hurlbert 2004), u ptáků lesních biotopů celého světa (Pautasso a Gaston 2005) a u mravenců na menším prostorovém měřítku (Sanders a kol. 2007).

Splněn byl tento předpoklad ve společenstvech hmyzu v dendrotelmách (Yee a Juliano 2007). Dráhová analýza ukázala, že nepřímý efekt produktivity na druhové bohatství přes počet jedinců byl důležitý a že přímé spojení mezi produktivitou a druhovým bohatstvím nebylo potřeba. Také u evropských a severoamerických ptáků jsou předpokládané bližší vztahy (energie – počet jedinců, počet jedinců – počet druhů) silnější než vztah mezi energií a počtem druhů (Mönkkönen a kol. 2006).

Mnoho prací testujících MIH tento předpoklad vůbec nediskutuje, přitom nám může velmi pomoci v pohledu na problematiku. Pokud zjistíme, že je diverzita ovlivněna dostupností energie, ale mnohem méně počtem jedinců, pak v daném systému MIH nemůže fungovat. Výsledky prací jsou často opravdu v nesouladu s tímto předpokladem.

4.1.5. Množství energie využitá společenstvem je přímo úměrné dostupné energii

Toto je podle práce Srivastava a Lawton (1998) jeden ze tří nutných předpokladů MIH. Tedy (za předpokladu platnosti MIH) na místech s vyšším množstvím energie jí také dané společenstvo více využije.

Množství energie využitá společenstvem hmyzu v dendrotelmách sice většinou rostlo s produktivitou, ne však lineárně. Produktivita působila spíše jako horní limit, ale většina společenstev využila méně energie, než měla k dispozici (Srivastava a Lawton 1998). Množství energie spotřebované společenstvem lesních ptáků stoupá s AET nelineárně k asymptotě (Mönkkönen a kol. 2006). Společenstva energeticky bohatých míst tak nedokáží využít stejnou část dostupné energie jako ta z chudších míst a musí být tedy limitována něčím jiným než energií. Naopak Evans a kol. (2006a) ukazuje přímou úměru mezi NDVI a spotřebou energie ve společenstvech severoamerických ptáků.

Některé práce tento předpoklad potvrzují, jiné jen částečně a naznačují, že některá společenstva jsou limitována energií (a tak možná i počtem jedinců) jen na místech málo nebo středně produktivních, zatímco na místech s vysokou produktivitou mohou být tato společenstva limitována něčím jiným.

4.1.6. Průměrný počet jedinců na druh stoupá s energií (produktivitou)

Toto je jeden z předpokladů odvozených v práci Currie a kol. (2004). Dle autorů však téměř neexistují data o celkovém počtu jedinců jednotlivých druhů, ale můžeme jej odhadnout jako populační hustotu násobenou velikostí areálu. Hustota jedinců některých skupin živočichů však klesá s dostupnou energií (Currie a Fritz 1993), také průměrný počet jedinců na druh stromu je nejnižší blízko rovníku (Niklas a kol. 2003, podle Currie a kol. 2003). K tomu Rapoportovo pravidlo tvrdí, že areály jsou obecně menší v tropech. Z toho by vyplývalo, že v tropech (s vysokou dostupností energie) jsou populační velikosti v průměru menší, což je v protikladu k původnímu předpokladu (Currie a kol. 2004).

Currie a kol. (2004) tedy tvrdí, že hustota jedinců na druh obecně klesá s rostoucí energií. Jiné práce toto ale nepotvrzují. Pautasso a Gaston (2005) ukazují na globálních datech o společenstvech ptáků lesních biotopů, že počet jedinců na druh s energií nekoreluje. Další dvě práce tvrdí, že mezi hustotou jedinců na druh a energií je jen velmi slabý vztah (Evans a kol. 2006a, 2008).

Předpoklad byl splněn v jedné z prací testujících MIH v dendrotelmách. V produktivnějších dendrotelmách měly druhy průměrně více jedinců (Yee a Juliano 2007). Místo vztahu mezi energií a abundancí druhů můžeme naopak sledovat vztah mezi abundancí druhů a druhovým bohatstvím. Druhově bohatší společenstva mravenců mají vyšší abundance na druh (Sanders a kol. 2007). Naopak druhově bohatší společenstva ještěřů mají nižší abundance na druh (Buckley a Jetz 2010).

Co se týká tohoto předpokladu, výsledky studií jsou opět smíšené. Ekologové dlouho považovali větší populační velikosti na produktivnějších místech za jasný následek mechanismu MIH. Pokud formulujeme MIH jako: „na produktivnějších místech mohou být populace větší a proto lépe odolávat extinkci, což podporuje druhové bohatství“, pak jsou větší populační velikosti produktivnějších míst jasným předpokladem. Ale i autoři, kteří MIH definovali volněji, často tvrdili, že mechanismus MIH by měl vést k větším populacím (Currie a kol. 2004, Bonn a kol. 2004, Gaston a Evans 2004, Storch a kol. 2005). Společenstva však mohou mít tendenci se vždy dostat do rovnovážného stavu, kdy nejvzácnější druhy mají stejně velkou pravděpodobnost extinkce (tedy i stejně velké populace) na produktivních i méně produktivních místech (Rosenzweig 1992; podrobněji na straně 10). Produktivnější místa však mohou podporovat populaci *více*, a proto na těchto místech může být více druhů, byť jsou zde populace průměrně stejně velké jako na méně produktivních místech.

4.1.7. Míra extinkce je nižší v oblastech s vyšší dostupností energie

Tento předpoklad navrhl Karl Evans a testoval jej na datech o distribuci ptáků v Británii mezi lety 1968 a 1991 (Evans a kol. 2005c). Za extinkci považoval to, že druh, pozorovaný v základním kvadrátu, v něm

nebyl zaznamenán o rok později. Míra extinkce všech posuzovaných ptačích druhů opravdu klesala se zvyšující se energií prostředí (Evans a kol. 2005c).

Kdyby míra extinkce skutečně klesala se stoupající energií, pak by to mohlo znamenat, že na místech s vyšší dostupností energie jsou populace opravdu větší (pokud považujeme malou velikost populace za hlavní příčinu extinkce). To ale není v souladu s řadou výsledků týkajících se předchozího předpokladu. Závislost míry extinkce na dostupnosti energie (pokud je mi známo) podobně netestoval nikdo jiný, a tak z tohoto jednoho výsledku nemůžeme usuzovat mnoho. Pokud platí představa vysvětlená v předchozí podkapitole, tedy že všechna společenstva mají tendenci dostat se do rovnovážného stavu, kdy nejvzácnější druhy mají vždy stejně velkou pravděpodobnost extinkce, pak by míra extinkce s dostupností energie neměla vůbec souviset.

4.1.8. Vzácné druhy vykazují silnější species-energy relationship

Tento předpoklad opět vyvodil Karl Evans a vysvětluje jej následovně. Produktivnější místa podporují větší populace, které lépe odolávají extinkci. Dané zvýšení energie tak neúměrně sníží pravděpodobnost extinkce u vzácných druhů. Proto MIH předpokládá, že nejvzácnější druhy by měly vykazovat nejsilnější *species-energy relationship* (Evans a kol. 2005b).

Tento předpoklad testoval opět na britských ptácích. Skupina běžných druhů vykazovala daleko silnější *species-energy relationship* než skupina vzácných druhů. I skupina složená z náhodně vybraných druhů měla silnější *species-energy relationship* než stejně velká skupina vzácných druhů a slabší než stejně velká skupina běžných druhů (Evans a kol. 2005b). Podobné výsledky přinesly i jiné práce. *Species-energy relationship* je nejsilnější u běžných druhů a jeho síla klesá směrem k druhům vzácným (Evans a kol. 2005a). Evans a kol. (2005c) ukázal, že míra extinkce obecně klesá se stoupajícím množstvím energie prostředí. Když toto ale posuzoval zvláště pro různě abundantní druhy, zjistil, že míra extinkce běžných druhů silně negativně koreluje s energií, míra extinkce středně abundantních druhů také (ale ne tak těsně) a míra extinkce vzácných druhů dokonce vykazuje slabý pozitivní vztah s energií. Tedy intenzita extinkce je nižší v oblastech s vyšší energií prostředí, ale tento vztah je nejsilnější pro běžné (tzn. početné) druhy. I další práce ukazují, že nejvzácnější druhy nevykazují nejsilnější *species-energy relationship* (Evans a kol. 2006a, b, Honkanen a kol. 2010).

Tento předpoklad byl tedy opakovaně vyvrácen. Evans a kol. (2005b) to vysvětluje tak, že běžné druhy mají velké populace, které mají velké energetické nároky, na rozdíl od vzácných druhů, jejichž malé populace mohou uspokojit své energetické požadavky i v oblastech s nízkou dostupností energie (Evans a kol. 2005b). Pro běžné druhy je tak množství dostupné energie důležitější a může omezovat jejich výskyt, a proto vykazují silnější *species-energy relationship*. Vysvětlení však může být ještě jednodušší. Běžné druhy prostě více přispívají k celkovým patrnostem druhového bohatství (Lennon a kol. 2004) a to i z čistě statistických důvodů (Šizling a kol. 2009).

4.2. Metodika a různé přístupy k testování MIH

Existují přibližně tři desítky studií testujících MIH (Web of Science). Ty se mezi sebou liší v prostorovém rozsahu, na kterém MIH testují. Tak můžeme najít práce zabývající se společenstvy bezobratlých živočichů v dendrotelmách (Yee a Juliano 2007), práce testující mechanismy MIH na globální škále (Šímová a kol. 2011) a samozřejmě řadu prací věnujících se regionální diverzitě (Evans a kol. 2005b). I při zběžném pohledu na jednotlivé práce rozlišíme dvě skupiny studií. Studie s malým prostorovým rozsahem, kde se většinou manipuluje se zdroji (tedy s dostupností energie), a studie regionální a globální, ve kterých jsou užívány různé míry energie. Při podrobnějším zkoumání metodiky a závěrů prací však zjistíme, že se tyto dvě skupiny studií zásadně liší v pohledu na problematiku a v otázkách, na které odpovídají. Do první skupiny budeme řadit práce experimentální. Ty studují změny ve společenstvech při zvýšení nebo snížení množství zdrojů. Do druhé skupiny budeme řadit práce observační, které sledují prostorové patrnosti v druhové diverzitě podél gradientu energie. Tyto dva přístupy nejsou samozřejmě zcela oddělené. Prvotní záměr ekologů byl vysvětlení prostorových gradientů diverzity na povrchu Země (to řeší druhá skupina prací). Přitom nás ale zajímá, jak jednotlivá společenstva reagují na různé množství dostupné energie, tedy jakým způsobem vlastně vzniká a mění se námi pozorované prostorové gradienty diverzity na povrchu Země (na to se ptá naopak první skupina prací). Každopádně tyto dva přístupy řeší naprosto odlišné otázky, přičemž žádný z autorů na tuto skutečnost neupozorňuje. Kaspari (2000) okrajově zmiňuje, že MIH byla využívána k vysvětlení patrností v rámci habitatu, ale nabízí vhled i do problematiky rozdílů mezi habitaty. Jenže mnohem zásadnější rozdíl je v tom, že první typ prací se ptá, jestli MIH může v principu fungovat, a druhý, jestli MIH dokáže vysvětlit pozorované prostorové patrnosti druhového bohatství. Celá předchozí kapitola tedy dávala do souvislosti dvě různé věci. Například to, že počet jedinců hmyzu byl vyšší v dendrotelmách s více zdroji (Yee a Juliano 2007) je informace naprosto odlišná od té, že počet jedinců severoamerických ptáků stoupá s NDVI (Evans a kol. 2006a). První říká, že společenstvo hmyzu reaguje na zvýšení množství zdrojů zvýšením celkové abundance. Druhá říká, že prostorová variabilita v početnostech ptačích společenstev by mohla být vysvětlena variabilitou v produktivitě. Pokud autoři prací v úvodu článků shrnují dosavadní výsledky testování MIH, tak toto vůbec nerozlišují.

4.2.1. Experimentální studie

Autoři těchto prací většinou manipulují s množstvím zdrojů na přírodních nebo uměle vytvořených stanovištích. Studie nejčastěji pokrývají jen malý prostorový rozsah. Nesnaží se tedy popsat a vysvětlit gradienty diverzity na povrchu Země, ale sledují reakce společenstev na různé množství zdrojů.

Srivastava a Lawton (1998) ve své studii manipulovali se zdroji (tedy s produktivitou) ve společenstvech vodního hmyzu obývajících dendrotelmy. Tento habitat je podle nich vhodný pro testování MIH, protože v něm lze dobře odlišit vliv mechanismu navrhovaného MIH od případného vlivu jiného mechanismu, který by mohl stát za pozitivním vztahem mezi produktivitou a druhovým bohatstvím.

V dendrotelmách žijí jen larvální stádia hmyzu (hmyz se zde tedy nerozmnožuje), a tak je jeho početnost výsledkem výběru místa ke kladení vajíček dospělci a následné limitace larev zdroji, ale není spojena s populačním růstem. Proto v nich nemůže fungovat model dynamické rovnováhy (viz kapitola 2.2.), který s populačním růstem souvisí. Naopak zde funguje klíčový předpoklad MIH – druhy s málo jedinci mají větší pravděpodobnost lokální extinkce. *Species-energy relationship* nemůže být v dendrotelmách produkován ani mechanismem více trofických hladin či tlakem predátorů (viz kapitola 2.2.), protože zde žádní predátoři nežijí. Autoři dále připouštějí možný vliv mechanismů týkajících se specialistů (šířka a poloha ekologických nik; viz kapitola 2.2.). Ty předpokládají výskyt specialistů spíše v produktivnějších habitatech (a jejich lepší přežívání a vyšší početnost v těchto habitatech) a výskyt generalistů spíše v méně produktivních habitatech (a jejich lepší přežívání a vyšší početnosti v těchto habitatech). Dle výsledků studie však přežívání a abundance většiny druhů nekoreluje s produktivitou. Z těchto důvodů mají být společenstva dendrotelm (a podobných malých vodních habitatů) vhodná pro testování MIH.

Umělá stanoviště napodobující dendrotelmy byla rozmístěna po lokalitě výskytu přírodních dendrotelm. Tato stanoviště měla shodný objem, ale různou produktivitu (množství rostlinného opadu), a byla kolonizována larvami různých druhů (většinou dvoukřídlého) hmyzu. Autoři kvantifikovali počet jedinců a druhů na jednotlivých stanovištích a testovali tři jimi navržené předpoklady MIH, a to mocninný (nebo logaritmický) vztah mezi produktivitou a počtem druhů, lineární vztah mezi produktivitou a počtem jedinců a lineární vztah mezi produktivitou a množstvím energie využitým společenstvem. První předpoklad byl vždy splněn, druhové bohatství rostlo jako mocninná nebo logaritmická funkce produktivity. Absolutní počet jedinců však nekoreloval s produktivitou. Zásadní předpoklad MIH tak nebyl podpořen, na produktivnějších stanovištích nežilo více jedinců. Ani třetí předpoklad nebyl splněn. Množství energie využitá společenstvem sice většinou rostlo s produktivitou, ne však lineárně. Produktivita působila spíše jako horní limit, ale většina společenstev využila méně energie, než měla k dispozici. Pouze ve společenstvech, které byly limitovány experimentálním snížením produktivity, byly předpoklady MIH splněny. Počet jedinců i množství využitá energie v nich byl lineární funkcí produktivity, jak MIH předpokládá.

Autoři diskutují další potíže MIH. (1) Larvy pestřenek s velkou velikostí těla byly časté v produktivnějších habitatech a dominovaly tam ve využití energie, ale přitom tvořily jen malé procento přítomných jedinců. Tak jejich nepřítomnost v méně produktivních dendrotelmách znamenala výrazný pokles v počtu druhů a množství využitá energie, ale jen malý pokles počtu jedinců. MIH by tak podle autorů měla předpokládat stejnou velikost těla přítomných druhů, což v přirozených společenstvech nebývá splněno. (2) S produktivitou může souviset nejen počet jedinců, ale i jiné důležité skutečnosti. V případě dendrotelm například mohou dospělci upřednostňovat ke kladení produktivnější stanoviště, protože by mohly být stabilnější (mít menší pravděpodobnost vyschnutí). Proč by ale produktivnější stanoviště – ty s větším množstvím rostlinného opadu – měly být stabilnější, už dále nevysvětlují.

(3) Autoři dále upozorňují na to, že MIH vyzdvihuje vliv extinkce na druhové bohatství, ale už opomíjí možný vliv kolonizace. Některé předpoklady MIH nebyly výsledky studie podpořeny, a tedy již v práci, kde byla MIH postulována, byl její vliv na druhové bohatství zpochybněn.

Výsledky jedné pozdější studie, manipulující s produktivitou v umělých dendrotelmách, jsou naopak mnohem více v souladu s předpoklady MIH (Yee a Juliano 2007). Počet jedinců i počet druhů vždy stoupal se stoupající produktivitou (i když přesná matematická povaha těchto vztahů se lišila mezi měsíci). Autoři dále provedli dráhovou analýzu, jejíž výsledky podpořily MIH, protože ukázaly silný nepřímý vliv produktivity na druhové bohatství přes celkový počet jedinců, přičemž přímé spojení mezi produktivitou a druhovým bohatstvím nebylo nutné. Rozdílnost výsledků oproti studii Srivastava a Lawton (1998) mohla být způsobena odlišnou metodikou, kdy v novější studii autoři vytvořili větší gradient produktivity a tu také měřili nejenom jako množství rostlinného opadu, ale i jako konduktivitu vody, rychlost metabolismu mikroorganismů a množství bakteriální biomasy. Výsledky této studie vlastně říkají, že v reálných společenstvech mohou fungovat předpoklady MIH.

Dendrotelmy (a podobné dočasné malé vodní habitaty, jako fytotelmy nebo láčky masožravých rostlin) jsou často využívány v ekologických studiích, protože v nich lze poměrně snadno manipulovat s veličinami, které nás zajímají. Existuje tedy množství literatury o společenstvech, které je obývají. I když tyto studie netestují přímo MIH, lze v nich najít výsledky, které podporují nebo vyvracejí její předpoklady. Mnoho studií například porovnává vliv predace (regulace shora) a produktivity (regulace zdola) na skladbu společenstva (Kitching 2001). Například Yanoviak (2001) manipuloval s produktivitou (přidání resp. odebrání rostlinného opadu) a s predací (odebrání larev vážek). Přidání (resp. odebrání) rostlinného opadu zvýšilo (resp. snížilo) počet druhů přítomných makroorganismů, ale rozdíly v počtu jedinců většinou nebyly signifikantní. Tento výsledek je shodný s výsledkem studie Srivastava a Lawton (1998) – produktivita ovlivňuje počet druhů, ale ne vždy počet jedinců. Podobná studie (Kneitel a Miller 2002) zkoumala společenstva obývající láčky rostliny druhu *Sarracenia purpurea*. Zde naopak zvýšení produktivity vedlo ke zvýšení počtu druhů i počtu jedinců protozoí, což je v souladu s MIH (vyzdvihuje McGlynn a kol. 2010). Při pročtení tohoto článku však zjistíme, že produktivitu představovalo množství přidaného organického materiálu (mrtví mravenci), který je primárně zdrojem pro bakterie a až ty jsou pak zdrojem pro zmíněná protozoa. Druhové bohatství bakterií však s produktivitou nevzrostlo a počet jedinců jen minimálně. Množství zdrojů pro protozoa se tak neměnilo, tudíž zde nebyl žádný gradient produktivity, takže tyto výsledky vlastně nemají vztah k MIH.

Hurlbert (2006) studoval uměle vytvořené habitaty larev rodu *Drosophila*. Počet jedinců octomilek byl mocninnou funkcí produktivity (MIH předpokládá lineární vztah) a počet druhů rovněž (potvrzuje předpoklad MIH). Předpoklady MIH zde tedy fungovaly opět jen částečně (alespoň dle formulace v práci Srivastava a Lawton 1998).

Se zdroji se dá samozřejmě manipulovat i v terestrických habitatech. To provedl McGlynn a kol. (2010), když přidal nebo ubral potravní zdroje pro mravence ve čtvercích 1 m × 1 m vytyčených v nížinném tropickém deštném lese v Kostarice. Autoři chtěli testovat MIH v tomto prostředí, protože očekávali možný rozdíl ve fungování společenstva v produktivnějším a různorodějším prostředí tropického lesa oproti společenstvům mírného pásu (Srivastava a Lawton 1998 i Yee a Juliano 2007). Vytvořili tři skupiny čtverců – bohaté na zdroje (přidání potravy), chudé na zdroje (ubrání potravy) a kontrolní (nemanipulované). Z výsledných dat o abundancích a počtech druhů ve čtvercích pak vyvodili závěry pro MIH. Problémem, který autoři už nediskutují, je, že tyto čtverce nejsou žádnými izolovanými jednotkami, jeden čtverec není obýván jedním společenstvem, jako je tomu u dendrotelm. Pokud by čtverce byly rozmístěny na přirozeném gradientu produktivity (tedy i na větším geografickém rozsahu, jako například u Kaspari a kol. 2000), bylo by spíše možno vyvozovat z abundancí a diverzity závěry pro MIH. Přidáním potravy však autoři dokázali pouze triviální skutečnost, že kde je více potravy, tam je více mravenců.

Mezi tyto práce můžeme zařadit i studii Drever a kol. (2009). Autoři využili data získaná dlouhodobým počítáním ptáků na deseti plochách (15-35 ha) v jehličnatém lese v Britské Kolumbii (Kanada). Data o abundancích i druhovém bohatství ptáků byla k dispozici pro roky 1997-2007, přičemž v posledním roce byla zaznamenána populační exploze kůrovce. Časový gradient dostupnosti zdrojů (kůrovec) tak vytvořil jakýsi přírodní experiment. Autoři poukázali na signifikantní vzrůst abundancí i druhové diverzity v gildě hmyzožravých ptáků v tomto roce, zatímco u ostatních gild nebyl zaznamenán rozdíl oproti předchozím letům. To podle nich podporuje platnost MIH. Tento výsledek však říká jen to, že vzrůst abundancí a počtu druhů neodporuje předpokladům MIH. Nelze ovšem říci, jestli tento vzrůst byl způsoben přímo mechanismem MIH. To ovšem opět záleží na tom, jak MIH definujeme a jak má podle nás přesně fungovat, na jakých škálách má působit. Což nikdy není pořádně upřesněno a je to (jak už bylo řečeno) jedna z hlavních potíží celé MIH. V tomto konkrétním případě může být výsledek vysvětlen i triviálně (jako v předchozím případě u mravenců), na nárůst potravního zdroje v oblasti populační exploze kůrovce mohly individuálně reagovat jednotlivé druhy, které byly v širší oblasti tak či tak přítomny. Naopak MIH by měla spíše předpokládat (ale málokdy to bylo explicitně řečeno) jakousi dynamiku společenstva jako celku.

Srivastava a Lawton (1998) při postulování MIH tvrdili, že tento experimentální pohled je vhodný k jejímu testování. Přesně vysvětlili, proč jsou podle nich k tomuto testování vhodné dendrotelmy. V tomto článku byla MIH definována dle formulace (1), hlavní roli má tedy hrát větší pravděpodobnost extinkce menších populací. V dendrotelmách však žijí jen juvenilní stádia (hmyz se zde nerozmnožuje), a tak je zde důvod extinkce málo abundantních druhů čistě stochastický. V reálných společenstvech jsou však i demografické a genetické důvody extinkce populací, které se týkají problémů s rozmnožováním v malých populacích (a o takových důvodech mluví například Evans a kol. 2005). To samozřejmě neznamená, že dendrotelmy vůbec nejsou vhodné k testování předpokladů MIH, jen musíme být opatrní

v zobecnování výsledků takových prací. Celkově lze tedy shrnout, že experimentální studie se ptají, zda v pozorovaných společenstvech mohou fungovat předpoklady MIH a ukazují, že v některých případech mohou.

4.2.2. Observační studie

Tyto studie si kladou otázku, zda jsou opravdové patrnosti druhové diverzity na povrchu Země způsobeny variabilitou v počtu jedinců. Observační studie tedy většinou studují velké prostorové škály, na kterých se musí nutně spokojit s odhady různých veličin.

Výhoda většiny experimentálních studií je ta, že se dá přesně kvantifikovat množství zdrojů (produktivita). Ve velkém měřítku observačních studií však samozřejmě nelze měřit ani NPP, natož přímo potravní zdroje pro zkoumaný taxon. Používají se tedy různé veličiny, které mají s produktivitou korelovat, a to zejména NPP (odhadnuté modelem; Buckley a Jetz 2010, Hurlbert a Jetz 2010), AET (Currie a kol. 2004, Mönkkönen a kol. 2006) a NDVI (Hurlbert 2004, Storch a kol. 2005). V některých pracích je dokonce jako míra produktivity využívána teplota (Lennon a kol. 2000, Evans a kol. 2005b, c), tedy naprosto odlišná forma energie, než je ta, kterou představuje produktivita. Autoři to vysvětlují tím, že geografická variabilita rostlinné produkce na zkoumaném území (Británie) souvisí pouze s teplotou a ne s dostupností vody, a tak vlastně využívají teplotu jako míru produktivity. Když tedy množství zdrojů nemůžeme přímo určit (jako ve studiích v předchozí podkapitole), ale používáme nějakou veličinu odhadující produktivitu, musíme předpokládat dvě věci. (1) Nami používaná veličina opravdu odpovídá skutečné produktivitě a (2) část z celkové energie, kterou nami zkoumaný taxon dokáže využít, je přímo úměrná produktivitě (Mönkkönen a kol. 2006). Další otázkou je, zda MIH musí nutně vycházet z produktivity (potravních zdrojů), jak zavedli Srivastava a Lawton (1998) nebo Wright (1983). Můžeme zvažovat obecně vliv energie. Například vztah mezi teplotou, počtem jedinců a druhů může teoreticky fungovat u endotermů například následujícím způsobem. Při vyšší teplotě mohou mít endotermové menší energetické nároky (protože nepotřebují tolik energie pro termoregulaci), a tak může za dané produktivity (ale vyšší teploty) koexistovat více jedinců⁸ (Evans a kol. 2006a). Teplota se tak nemusí používat jen jako náhrada za produktivitu, ale prostě jako míra energie. Otazníky ohledně produktivity vyvstávají i v pracích zkoumajících patrnosti diverzity rostlin. Šimová a kol. (2011) zdůrazňuje, že obvykle užívané míry produktivity (NPP, NDVI) nejsou vhodným prediktorem diverzity stromů, a tedy že druhové bohatství stromů s produktivitou spíše nekoreluje. Jenže tyto veličiny vyjadřují spíše rostlinnou biomasu, která vlastně není pro rostliny zdrojem. Tím je zejména sluneční záření, voda a živiny. To si můžeme přiblížit sledováním teploty a srážek, ale vždy bude záviset i na vlastnostech půdy (míra zadržování vody) a na limitaci živinami. A tyto informace pro takovéto velkoškálové studie samozřejmě nejsou k dispozici.

⁸ Tato argumentace je téměř shodná s tou, kterou používá tzv. hypotéza termoregulační zátěže (viz kapitola 2.3.).

I v rámci observačních studií můžeme rozlišit dva různé přístupy k problematice. První skupina prací sleduje kontinuální gradient dostupnosti energie v nějakém regionu, pro který existují data o výskytu druhu na celém jeho území (Bonn a kol. 2004, Evans a kol. 2005a, b, c, Storch a kol. 2005). Práce druhé skupiny sledují izolované plochy na různých místech světa (Pautasso a Gaston 2005, Šimová a kol. 2011, Pautasso a kol. 2011).

První skupina prací nejčastěji využívá data o distribuci ptáků v Británii (Evans a kol. 2005a, b, c, 2006b). Z atlasu britských ptáků lze zjistit přítomnost nebo nepřítomnost druhu v každém ze čtverců $10 \text{ km} \times 10 \text{ km}$, pokrývajících celé území Británie. Z toho lze odvodit počet druhů ve čtverci. Ze stejného zdroje však nelze zjistit počet jedinců. Hustotu jedinců autoři odvodili z dostupných informací o velikosti populací britských ptáků, předpokládají přitom korelaci mezi velikostí populace a lokální hustotou jedinců. Dále jsou ve studiích využívána data o výskytu ptáků v jižní Africe (Jihoafrická republika a Lesotho; Bonn a kol. 2004, Storch a kol. 2005). Atlas jihoafrických ptáků opět obsahuje údaje o výskytu druhů, ale v kvadrátech $15' \times 15'$ (přibližně 676 km^2). Místo abundance pak Bonn a kol. (2004) používají *reporting rate* (počet zaznamenaných pozorování každého druhu ve čtverci). Je tedy zřejmé, že při tomto přístupu se autoři musí spokojit s odhady nejen energie, ale i abundance.

Bonn a kol. (2004) ukazují, že druhové bohatství jihoafrických ptáků roste s dostupnou energií. Tento růst však není spojen s počtem jedinců, protože není pozorován vyšší *reporting rate* (který má korelovat s hustotou jedinců) ve čtvercích s vyšší dostupností energie (NDVI). Většina druhů ale vykazuje vzrůstající *okupanci* směrem k produktivnějším oblastem (v produktivnějších oblastech jsou přítomny ve více čtvercích), díky čemuž pozorujeme vyšší druhové bohatství produktivnějších čtverců. Naopak dle Evans a kol. (2008) hustota jedinců britských ptáků skutečně pozitivně koreluje s dostupnou energií. Tyto práce se tak ptají, jestli lze pozorované patrnosti v druhovém bohatství přičíst variabilitě v počtu jedinců. Další práce sledující druhové bohatství kontinuálně nedávají přímo do vztahu počet jedinců s energií (nebo druhovým bohatstvím), ale spíše sledují sílu *species-energy relationship* pro různé skupiny ptáků (Evans a kol. 2005 a, b, c, 2006b). Autoři opakovaně ukazují, že nejvzácnější druhy nevykazují nejsilnější *species-energy relationship*, jak původně předpokládali (viz kapitola 4.1.8.).

Druhá skupina prací porovnává počty jedinců a druhů různých izolovaných ploch mezi sebou. Takovou prací je například Pautasso a Gaston (2005), ve které autoři získali z dostupné literatury údaje o počtu druhů a jedinců ptáků na 569 plochách (velikosti mezi $0,005$ a 104 km^2) z různých částí světa. Currie a kol. (2004) a Šimová a kol. (2011) využívají data o počtech jedinců a druhů stromů na několika stech plochách o rozloze $0,1 \text{ ha}$ vytyčených na všech zalesněných kontinentech (ale zejména v neotropické oblasti, viz mapa Šimová a kol. 2011). V těchto případech se předpokládá, že zkoumané plochy jsou reprezentativním vzorkem celého společenstva. Tyto studie tedy řeší otázku, zda jsou rozdíly mezi společenstvy (stejně skupiny organismů) různých částí světa (tedy s různým přísunem

energie), způsobeny rozdíly v počtu jedinců. Pautasso a Gaston (2005) ukazují, že druhové bohatství ptáků stoupá s celkovým počtem jedinců a ten stoupá s dostupností energie. Naopak Šímová a kol. (2011) zjistila, že patrnosti druhové diverzity stromů jsou zachovány i po odfiltrování vlivu počtu jedinců, a tedy že počet jedinců není zásadní determinantou druhového bohatství stromů. Evans a kol. (2006a) zkoumá různá ptačí společenstva v rámci Severní Ameriky a ukazuje, že stoupající druhové bohatství a energie jsou spojeny se vzrůstajícím počtem jedinců.

Do této skupiny můžeme zařadit i práce využívající soubor dat ze Severní Ameriky, kde probíhá dlouhodobé sčítání ptáků. Na území USA a Kanady existuje asi 3000 (Currie a kol. 2004) zkoumaných tras. Trasa je dlouhá 40 km a každých 800 m je na ní po tři minuty zaznamenáván každý ptačí jedinec v okruhu 400 m. Data tak obsahují údaje o druhovém bohatství i abundancích podél těchto tras a jsou rovněž často využívána pro testování MIH. Currie a kol. (2004) na těchto datech ukazuje, že počet druhů sice stoupá s NPP i s počtem jedinců, ale vztah je silnější s NPP (takže počet jedinců není tak důležitá determinanta druhového bohatství jako energie). Stejný soubor dat využívá i jedna z nejcitovanějších prací testujících MIH (Hurlbert 2004). Autor upozorňuje na skutečnost, že když zkoumáme korelaci mezi dvěma veličinami, může obě ovlivňovat nějaká veličina třetí, kterou nebereme v úvahu. Za takovou matoucí veličinu při výzkumu MIH považuje heterogenitu habitatu. Podél gradientu produktivity se zvyšuje i heterogenita habitatu (např. les je více heterogenní prostředí než step) a tato heterogenita nejspíš ovlivňuje i druhové bohatství (místa s více heterogenním rostlinným porostem mohou hostit více druhů konzumentů). I v práci Srivastava a Lawton (1998) přidání rostlinného opadu vlastně zvýšilo prostorovou heterogenitu dané dendrotelmy. Autorovým hlavním záměrem tedy bylo zjistit, jestli pozitivní *species-energy relationship* nemůže být způsoben jen tím, že by produktivita i druhové bohatství rostly s rostoucí heterogenitou habitatu. Ze zmíněného souboru dat autor vybral 658 tras v málo heterogenním prostředí (pastviny a pouště) a 1184 tras v heterogenním prostředí lesa. Tak mohl do analýzy zahrnout heterogenitu habitatu jako další faktor. Jak předpovídá MIH, pozorované počty jedinců na pastvinách rostly s NDVI (ale logaritmicky, ne lineárně), oproti předpovědi MIH však počet jedinců v lesních habitatech vykazoval slabý negativní vztah s NDVI (to ale autor vysvětlil metodikou, kdy v lese není možné registrovat ptáky v tak velkém okruhu jako ve volné krajině). Pozorovaný počet druhů byl mocninou funkce počtu jedinců, což sice podporuje další předpoklad MIH, ale v lesních habitatech tento růst nebyl spojen s růstem počtu jedinců (a nemůžeme s jistotou říci, že to bylo opravdu způsobeno metodikou). Další výsledky studie také naznačují, že na druhové bohatství musí mít vliv i nějaký jiný mechanismus. (1) Přesná povaha vztahů mezi produktivitou a počtem jedinců a mezi produktivitou a počtem druhů se lišila mezi lesem a pastvinou. To naznačuje, že heterogenita habitatu opravdu hraje určitou roli. (2) MIH předpokládá zvýšení počtu druhů díky zvýšení počtu jedinců. Pokud se tak děje mechanismem vzorkování (*sampling*), pak by s produktivitou mělo přibýt vzácných druhů. V produktivnějších prostředích byla ale společenstva vyrovnanější (nebyla tam taková dominance několika málo nejčastějších druhů oproti zbytku vzácných). A tak byl daný počet jedinců

v produktivnějších prostředích rozdělen mezi více druhů než v méně produktivních prostředích. Po odfiltrování vlivu habitatu tedy druhové bohatství rostlo podél gradientu produktivity jako výsledek dvou jevů: vyššího počtu jedinců a vyrovnanější distribuce abundancí (která vede k tomu, že stejný počet jedinců je rozdělen mezi více druhů).

Kromě heterogenity habitatu by další veličinou vstupující do vztahu mezi energií, počtem jedinců a druhů mohla být plocha (Hurlbert a Jetz 2010). Studie Storch a kol. (2005) poukázala na vzájemně provázané vlivy energie a plochy na druhovou diverzitu. Sklon *species-area relationship* (v regionálním měřítku Británie a jižní Afriky) je nižší v oblastech s vyšší dostupnou energií a sklon *species-energy relationship* je nižší na větších plochách. Dle autorů je to způsobeno tím, že vysoká dostupnost energie zvyšuje *okupance* jednotlivých druhů (množství základních kvadrátů, ve kterých byl druh zaznamenán) a tím sníží sklon *species-area* křivky v oblastech s vysokou dostupností energie. Neboli velké množství dostupné energie umožní druhům, aby se vyskytovaly na více místech, tím se sníží prostorový *turnover* (prostorová změna v druhové skladbě společenstva), a tak dalším zvětšováním plochy nezaznamenáváme tolik nových druhů.

Kromě ptáků jsou další zkoumanou skupinou například ještěři (Buckley a Jetz 2010, Nimmo a kol. 2011). V osmnácti národních parcích USA byli počítáni jedinci ještěřů, přičemž autoři předpokládají, že ještěři jednoho parku představují jedno společenstvo. Abundance ještěřů je v těchto pracích odhadnuta jako průměrný počet jedinců ještěřů na osobu (provádějící sčítání). Tyto práce diskutují možné odlišnosti ve vztazích mezi produktivitou, abundancí a druhovým bohatstvím mezi endotermny a ektodermy. Autoři předpokládají, že ektotermové se svými menšími energetickými nároky nemusí vykazovat tak silný vztah mezi produktivitou a celkovým počtem jedinců. Tento rozdíl bychom ale mohli pozorovat jen v případě, že by tyto nižší energetické nároky vedly k tomu, že zkoumaná společenstva využijí jen zlomek měřené energie, tudíž se další zvýšení energie na jejich abundancích nemůže projevit. Každopádně v obou pracích nekoreluje počet jedinců s počtem druhů. Diverzita se zvyšuje s teplotou a Buckley a Jetz (2010) pozorují vyšší vyrovnanosti (*evenness*) společenstva při vyšších diverzitách, proto předpokládají, že společenstva bohatší na druhy si rovnoměrněji rozdělila zdroje. Naopak Nimmo a kol. (2011) pozorují opačný (negativní) vztah mezi vyrovnaností a počtem druhů společenstev ještěřů. Po odstranění třech nejdominantnějších druhů z analýzy dokonce počet druhů signifikantně koreloval s počtem jedinců. Toto „oddělení abundancí a druhového bohatství“ je tedy podle nich způsobeno negativním vztahem mezi počtem druhů a vyrovnaností. Podle Hurlberta (2004) je zásadním předpokladem MIH konstantní relativní distribuce abundancí, což je podle těchto prací ve zkoumaných společenstvech ještěřů porušeno.

Dvě práce sledují vliv urbanizace na druhové bohatství ptáků a testují při tom i MIH. Chiari a kol. (2010) analyzovala data o počtech hnízdících párů na více než 100 čtvercích (1 km²) pokrývajících kontinuálně území Florencie. Ukázala signifikantní kladný lineární (v logaritmicko-logaritmickém měřítku) vztah

mezi počtem druhů a počtem jedinců. Vztahy mezi počtem jedinců a počtem druhů vynesené zvlášť pro plochy s méně než 50% a více než 50% zastavěním měly stejný slon, jen přímkou pro urbanizovanější plochy měla signifikantně nižší intercept. Tyto výsledky podle autorů podporují MIH, která tak má být vhodným vysvětlením pro patrnosti diverzity i v člověkem modifikovaných habitatech. Korelace mezi počtem jedinců a počtem druhů mohla ovšem opět vyvstat pouze z toho, že když bylo na nějakém čtverci pozorováno více druhů, bylo na něm automaticky napočítáno i více jedinců. Možná vhodnější způsob sledování dopadů urbanizace na patrnosti diverzity je porovnání přirozených a urbanizovaných ekosystému ve větším měřítku. Pautasso a kol. (2011) porovnávali ptačí společenstva obývající urbanizované a člověkem méně ovlivněné plochy celého světa. Diverzita společenstva vždy pozitivně koreluje s jeho abundancí a tento vztah je stejný pro urbanizované i přírodní plochy. To naznačuje, že i v rámci člověkem ovlivněných území by mohl patrnosti v druhovém bohatství vysvětlit počet jedinců. Na rozdíl od společenstev přírodních ploch však společenstva urbanizovaných ploch nevykazují pozitivní *species-energy relationship*. To může být způsobeno například tím, že NDVI nemusí být dobrou mírou produktivity pro urbanizované plochy, protože na nich mohou být důležitější energetické zdroje plynoucí z lidské činnosti.

Salmon a kol. (2008) zmiňují MIH ve své práci o společenstvech půdních bezobratlých živočichů. Zjistili, že vzorek společenstva z jižně orientovaného svahu obsahuje více jedinců i druhů bezobratlých živočichů než stejně velký vzorek ze svahu orientovaného na sever. Předpokládají, že větší přísun sluneční energie vede na jižně orientovaných místech k vyšším teplotám půdy, které vytváří lepší podmínky pro přežití a vývoj mikroorganismů, které pak představují potravní zdroje pro půdní živočichy. Proto podle autorů ve zkoumaných společenstvech fungují předpoklady MIH. To je opět problematické, protože vzorky ze dvou míst nereprezentují pořádný gradient energie, takže nemůžeme pozorovat vzrůst počtu jedinců a počtu druhů systematicky podél gradientu. V tomto případě mohlo být také z jakéhokoliv důvodu na jednom místě více druhů, což vedlo k tomu, že tam bylo i více jedinců. To je ovšem obecný problém MIH. Kauzalita vztahu mezi jedinci a druhy může být často opačná, než MIH předpokládá. Na určitém místě může žít více jedinců právě proto, že tam žije více druhů.

Shrňme, že observační studie se ptají, zda je skutečné rozložení druhového bohatství na Zemi možno přičítat MIH, tedy variabilitě v celkovém počtu jedinců. Některé opravdu ukazují korelaci mezi celkovým počtem jedinců a druhovým bohatstvím. Mnoho prací však tvrdí, že druhové bohatství je s počtem jedinců spojeno slaběji než s energií (vše shrnuto v kapitole 4.1.). Do vztahu mezi energií, počtem jedinců a počtem druhů také vstupují i další veličiny, jako např. heterogenita habitatu (Hurlbert 2004) nebo plocha (Hurlbert a Jetz 2010).

4.3. Studie zohledňující prostorové měřítko

Některé observační studie sledují stejné společenstvo na více prostorových škálách, proto jsou uvedeny v samostatné kapitole. Povaha a síla pozorovaných vztahů může být ovlivněna prostorovým měřítkem neboli tím, s jakým rozlišením daný systém pozorujeme. Na různých škálách mohou diverzitu ovlivňovat různé procesy. Obecně se má za to, že na malých škálách je druhové bohatství určováno spíše biotickými interakcemi mezi druhy, zatímco na velkých škálách diverzitu určuje například klima (či energie). Proto se může měnit i povaha vztahu mezi energií a druhovým bohatstvím, na malých škálách je často pozorován unimodální vztah (Rosenzweig 1992), zatímco na velkých spíše monotonně stoupající (Currie 1991). Toto samozřejmě není univerzální pravidlo, *species-energy relationship* může být způsoben mnoha faktory, které jej ovlivňují na různých škálách (Šimová a kol. 2013). Výsledky studií testujících MIH se tak často různí a může to být i tím, že se tyto práce liší ve velikosti použité základní jednotky. Rovněž je důležité si uvědomit, na jakých škálách vlastně MIH může působit. To ovšem záleží i na tom, jak MIH formulujeme a jaký mechanismus má za vztahem mezi energií, jedinci a druhy stát. Autoři často nespecifikují, jak by MIH měla přesně fungovat. Mechanismus náhodného vzorkování působí spíše na menších škálách. Naopak pokud má za MIH stát určitá dynamika společenstva a očekáváme, že druhové bohatství kolísá okolo rovnovážného stavu (ovlivněného počtem jedinců), pak bude MIH působit na relativně velkých škálách. Na druhou stranu, i když pozorujeme těsný vztah mezi počtem jedinců a počtem druhů, je těžké rozlišit, jaký mechanismus za ním stojí. Proto jsou velmi přínosné práce, které studují *species-energy relationship* napříč prostorovými měřítky v jednom a tom samém společenstvu.

Takovou prací je například studie diverzity mravenců (Kaspari a kol. 2000), která podpořila mnohé předpoklady MIH. Na 15 různých místech Ameriky autoři zaznamenávali diverzitu a denzitu mravenců v 330m transektu, který byl vytvořen ze čtverců 1 m × 1 m vytyčených každých 10 m. Druhové bohatství mravenců tak kvantifikovali pro tři různá měřítka – základní čtverec, transekt a habitat (statisticky odhadnuto). Na všech škálách diverzita korelovala s NPP a NPP rovněž vysvětlilo 84 % variability v hustotě jedinců. Ještě těsněji než s NPP diverzita stoupala s hustotou jedinců, a to na všech třech škálách (což podporuje základní předpoklad MIH). Schopnost hustoty jedinců vysvětlit variabilitu v druhovém bohatství však klesala se stoupající prostorovou škálou. Na úrovni základního čtverce hustota jedinců vysvětlila téměř veškerou variabilitu v druhovém bohatství (90 %), dle práce s obdobnou metodikou (Kaspari a kol. 2003) vysvětlila dokonce 99,5 %. Na tomto malém měřítku je tedy druhová diverzita určována nejspíš náhodným vzorkováním. Na středním měřítku (úroveň transektu) pak hustota jedinců vysvětlila 78 % (resp. 85 % v pozdější práci) variability v druhovém bohatství. Schopnost hustoty jedinců vysvětlit variabilitu v druhové diverzitě pak klesla na úrovni habitatu, kde vysvětlila 70 % variability (Kaspari a kol. 2000), zatímco dle práce Kaspari a kol. (2003) už druhové bohatství na této úrovni s hustotou jedinců téměř nekoreluje a je určováno průměrnou měsíční teplotou a ekoklimatickou zónou (tropická, subtropická, temperátní, boreální). Tyto rozdílné výsledky jsou dány

tím, že druhové bohatství na úrovni habitatu bylo v každé práci odhadováno jinou metodou. Na větších prostorových škálách tak diverzita mravenců není ovlivněna jen počtem jedinců a mechanismus MIH tedy pro mravence nejspíš funguje hlavně na malém měřítku a to mechanismem náhodného vzorkování.

Naopak u rostlin na malých škálách nejspíš mechanismus MIH nefunguje vůbec (Šimová a kol. 2013). Autoři ukázali, že na úrovni čtverce $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ druhové bohatství rostlin klesá s produktivitou a na lokální úrovni s ní vůbec nekoreluje. Na úrovni čtverce s produktivitou klesá i počet jedinců. Druhové bohatství tedy na tomto nejmenším měřítku pozitivně koreluje s počtem jedinců, což je opět nejspíš způsobeno pouhým náhodným vzorkováním. V mechanismu náhodného vzorkování jde o vztah mezi jedinci a druhy, ale v tomto případě chybí pozitivní vztah těchto veličin s energií (jak předpovídá MIH).

Studie věnované diverzitě ptáků (tedy většinou zkoumající velký prostorový rozsah) se často liší ve velikosti základního kvadrátu. Evans a kol. (2008) sledoval *species-energy relationship* britských ptáků na škálách $1\text{ km} \times 1\text{ km}$, $2\text{ km} \times 2\text{ km}$ a $10\text{ km} \times 10\text{ km}$. Vztah mezi energií a druhovým bohatstvím se téměř neliší mezi škálami (druhové bohatství stoupalo jako konkávní funkce energie, jak předpovídá MIH). Počet jedinců zde autoři určili na škále $1\text{ km} \times 1\text{ km}$ jako hustotu jedinců a na škále $10\text{ km} \times 10\text{ km}$ jako celkovou okupanci (tedy počet $2\text{ km} \times 2\text{ km}$ čtverců, na kterých byl pozorován daný druh, sečtený pro všechny druhy). Obě tyto veličiny pozitivně korelovaly s energií. Na malé i velké škále tedy s energií pozitivně koreluje počet druhů i počet jedinců, mohla by zde tak fungovat MIH. Autoři už ale neupřesňují, jak těsný je vztah mezi počtem jedinců a počtem druhů.

Celkově tedy tyto práce ukazují, že na malých škálách počet jedinců ovlivňuje druhovou diverzitu, na těchto škálách je to ale nejspíš způsobeno čistě náhodným vzorkováním (*sampling*). Na větších škálách už diverzita s počtem jedinců často nekoreluje (Kaspari a kol. 2003, Šimová a kol. 2013). Evans a kol. (2008) ukazují, že na větších škálách s energií stoupá počet jedinců i počet druhů, ale už neupřesňují sílu vztahu mezi počtem jedinců a počtem druhů, takže to opět může být i tak, že s energií stoupá počet druhů a tím pádem i počet jedinců.

5. Závěr

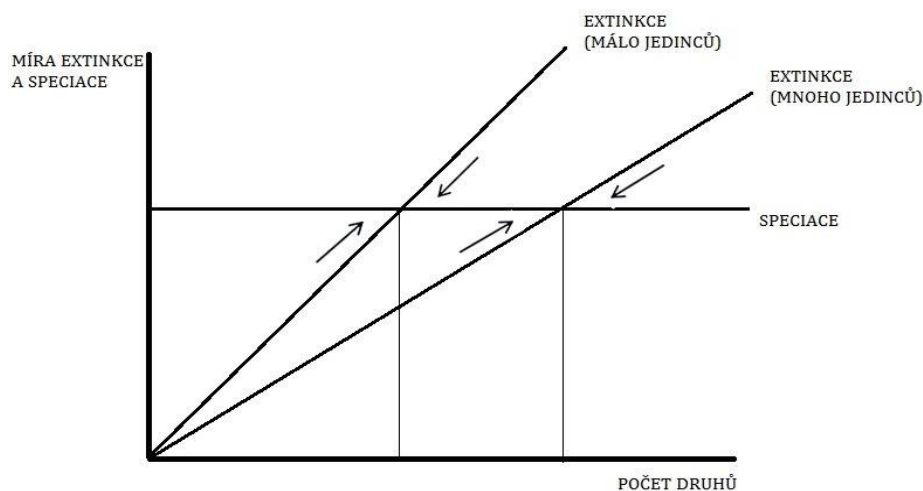
Tato bakalářská práce si kladla zejména dva cíle, a to vysledovat historii MIH ve starší literatuře a na základě současné literatury zhodnotit její relevanci. Myšlenky o limitaci počtu jedinců prostředím a větší náchylnosti menších populací k extinkci vyslovil již Charles Darwin (1859). Ve druhé polovině 20. století se v pracích několika autorů objevila celá spojitost mezi energií, počtem jedinců a počtem druhů (Hutchinson 1959, Connell a Orias 1964). *Species-energy relationship*, jak jej postuloval David Wright (1983), už má fungovat stejným mechanismem jako MIH⁹, zavedená v práci Srivastava a Lawton (1998). Zvýšený zájem o MIH nastal po publikování přehledného článku, ve kterém Kevin Gaston vyzdvihuje její význam pro vytváření patrností druhového bohatství na Zemi (Gaston 2000). Většina prací testujících MIH byla publikována během deseti let po vydání tohoto článku. Poslední dobou se pozornost ekologů od MIH spíše odvrátila, a to kvůli nedostatku důkazů na její podporu. Ukázalo se, že do vztahu mezi energií, počtem jedinců a počtem druhů vstupují i další veličiny, jako např. heterogenita habitatu (Hurlbert 2004) nebo plocha (Hurlbert a Jetz 2010). Téměř žádné předpoklady MIH nebyly podpořeny při analýze třech souborů dat v jedné z nejobsáhlejších prací týkajících se MIH (Currie a kol. 2004). Na patrnosti diverzity má také v mnohých případech vliv samotná energie, bez potřeby spojení přes počet jedinců (Šimová a kol. 2011). Kromě toho se poslední dobou díky dostupnosti fylogenetických informací stále zvyšuje zájem o historická vysvětlení gradientů diverzity. Naopak pomalý pokrok v testování a rozvíjení teorií týkajících se vlivu energie na druhové bohatství vede k rostoucí nedůvěře v tyto teorie (Hurlbert a Stegen 2014).

MIH byla vždy rozporuplná (Šimová a kol. 2011). (1) První zásadní problém vyvstává hned z faktu, že této hypotéze chybí řádný teoretický základ. Srivastava a Lawton (1998) sice při zavedení názvu „hypotéza více jedinců“ vysvětlili princip, jakým má fungovat, ale později pod tento název začal spadat jakýkoliv mechanismus, který spojuje energii, počet jedinců a počet druhů. Studie se proto různí ve formulaci MIH, a tak často testují odlišné předpoklady. Občas ani není jasné, zda autoři svým přístupem vůbec dokázali MIH otestovat (Drever a kol. 2009, McGlynn a kol. 2010, Chiari a kol. 2010). (2) Dlouho také převažoval názor, že MIH předpokládá přítomnost větších populací v oblastech s vyšší dostupností energie (Kaspari 2000, Bonn a kol. 2004, Evans a kol. 2008), což ale nutně z nejobecněji formulované MIH nevyplývá (viz Rosenzweig 1992). (3) Další potíž je v neshodě ohledně pojmu energie. Někteří zastávají názor, že počet jedinců je ovlivněn množstvím zdrojů – produktivitou (Srivastava a Lawton 1998, Hurlbert 2004). Jiní tvrdí, že může jít o jakoukoliv formu energie, která umožní koexistenci více jedinců (Evans a kol. 2006a). Navíc jsou využívány různé míry produktivity, o kterých se neví, zda skutečně korelují s množstvím potravních zdrojů pro zkoumanou skupinu organismů. (4) Srovnání dostupné literatury rovněž ukázalo, že zmíněné „testování MIH“ vlastně znamená dvě odlišné věci. Jedna skupina prací testuje, jestli mechanismus MIH může fungovat

⁹ Wrightův mechanismus má určovat druhové bohatství na ostrovech, MIH jako taková by měla být aplikovatelná na jakékoliv plochy.

v reálných společenstvech. Z výsledků těchto studií vyplývá, že ano (Yee a Juliano 2007), což ale není příliš překvapivé. Jiné práce se však ptají, zda MIH dokáže vysvětlit prostorové rozložení druhové diverzity na povrchu Země. To spíše nedokáže (Currie a kol. 2004, Šímová a kol. 2011). Nikdo z autorů na tento zásadní rozdíl v přístupu k testování MIH neupozorňuje. (5) Dále je zde velká nejistota ohledně kauzality vztahů. MIH předpokládá, že počet druhů je ovlivněn počtem jedinců. Z pouhé korelace mezi těmito dvěma veličinami však nelze usuzovat na směr kauzality. Ten totiž může být ve skutečnosti opačný. Pokud je někde (díky vyšší dostupnosti energie nebo z jiného důvodu) více druhů, je dost pravděpodobné, že zde bude i více jedinců.

Přes všechny zmíněné problémy stojí toto téma za další výzkum. Počet jedinců je (nezávisle na směru kauzality) s počtem druhů jistě spojen. Předpokládejme, že dostupnost energie určuje absolutní počet přítomných jedinců. Pak, i kdyby byl počet druhů primárně určován čímkoliv jiným, může být počtem jedinců regulován.



Obr. 2 – Schéma znázorňuje míru speciace a extinkce vůči počtu druhů. Intenzita extinkce je vyšší na místech, kde je méně jedinců. Počet druhů je dán rovnováhou mezi speciací (imigraci zanedbáme) a extinkcí.

To můžeme podrobněji vysvětlit dle schématu¹⁰ na obr. 2. Představme si, že je na určitém místě přítomen konstantní počet jedinců (který je určen například dostupností energie). Z jakékoliv příčiny se může měnit počet druhů. Pokud se počet druhů zvýší, při konstantním počtu jedinců se zmenší populace, čímž převáží extinkce nad speciací a počet druhů opět klesá. Když je druhů málo, populace jsou naopak větší, speciace převáží nad extinkcí a počet druhů opět roste. Tak má počet druhů tendenci se stále dostávat do rovnovážného stavu, ve kterém je speciace vyrovnaná s extinkcí. Prvotní determinanta počtu druhů může být jakákoliv. Výsledný počet druhů je však regulován počtem jedinců (David Storch, osobní sdělení). Tato představa si jistě zaslouží další pozornost a rozpracování, bez ohledu na to, že MIH jako taková už při výzkumu patrnosti diverzity ustoupila do pozadí.

¹⁰ Tím se ovšem dostáváme zpět na začátek historie MIH. Toto schéma je totiž pouhou formalizací myšlenek, které vyslovil Charles Darwin (viz doslovná citace v kapitole 3.2.).

6. Zdroje

Sekundárně citovaná literatura označena *

- Abrams P. A.** (1995): Monotonic or unimodal diversity-productivity gradient: what does competition theory predict? *Ecology* **76**: 2019-2027.
- Angermeier P. L., Schlosser I. J.** (1989): Species-area relationship for stream fishes. *Ecology* **70**: 1450-1462.
- Bonn A., Storch D. a Gaston K. J.** (2004): Structure of the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **271**: 1685–1691.
- Brook B. W., Traill L. W. a Bradshaw C. J. A.** (2006): Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. *Ecology Letters* **9**: 375–382.
- Brown J. H.** (1981): Two decades of Homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* **21**: 877-888.
- Buckley L. B. a Jetz W.** (2010): Lizard community structure along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology* **79**: 358–365.
- Chiari C., Dinetti M., Licciardello C., Licitra G. a Pautasso M.** (2010): Urbanization and the more-individuals hypothesis. *Journal of Animal Ecology* **79**: 366-371.
- Clarke A. a Gaston K. J.** (2006): Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 2257-2266.
- Connell J. H. a Orias E.** (1964): The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* **98**: 399-414.
- Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A., Moore B., Churkina G., Nemry B., Ruimy A. a Schloss A. L.** (1999): Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology* **5**: 1-15.
- Currie D. J.** (1991): Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* **137**: 27-49.
- Currie D. J. a Fritz J.** (1993): Global patterns of animal abundance and species energy use. *Oikos* **67**: 56–68.
- Currie D. J., Mittelbach G. G., Cornell H. V., Field R., Guégan J. F., Hawkins B. A., Kaufman D. M., Kerr J. T., Oberdorff T., O'Brian E. A a Turner J. R. G.** (2004): Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* **7**: 1121–1134.
- Darwin C.** (1859): On the origin of species by means of natural selection. *J. Murray, Londýn*.
- Davies T. J., Barraclough T. G. Savolainen V. a Chase M. W.** (2004): Environmental causes for plant biodiversity gradients. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **359**:1645–1656.
- Drever M. C., Goheen J. R. a Martin K.** (2009): Species-energy theory, pulsed resources, and regulation of avian richness during a mountain pine beetle outbreak. *Ecology* **90**: 1095-1105.
- Evans K. L., Warren P. H. a Gaston K. J.** (2005): Species-energy relationship at the macroecological scale: a review of mechanisms. *Biological Reviews* **80**: 1-25.
- Evans K. L., Greenwood J. J. D. a Gaston K. J.** (2005a): Dissecting the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**: 2155-2163.

- Evans K. L., Greenwood J. J. D. a Gaston K. J.** (2005b): Relative contribution of abundant and rare species to species–energy relationships. *Biology Letters* **1**: 87-90.
- Evans K. L., Greenwood J. J. D. a Gaston K. J.** (2005c): The roles of extinction and colonization in generating species-energy relationship. *Journal of Animal Ecology* **74**: 498–507.
- Evans K. L., James N. A. a Gaston K. J.** (2006a): Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 372–385.
- Evans K. L., Jackson S. F., Greenwood J. J. D. a Gaston K. J.** (2006b): Species traits and the form of individual species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 1779–1787.
- Evans K. L., Newson S. E., Storch D., Greenwood J. J. D. a Gaston K. J.** (2008): Spatial scale, abundance and the species-energy relationship in British birds. *Journal of Animal Ecology* **77**: 395–405.
- Fretwell S. D.** (1987): Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* **50**: 291-301.
- Gaston K. J.** (2000): Global patterns in biodiversity. *Nature* **405**: 220-227.
- Gaston K. J. a Evans K. L.** (2004): Birds and people in Europe. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **271**: 1649–1655.
- Grenouillet G., Pont D. a Seip K. L.** (2002): Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* **25**: 641-650.
- Hairston N. G., Smith F. E. a Slobodkin L.B.** (1960): Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* **94**: 421-425.
- Honkanen M., Roberge J. M., Rajasärkkä A. a Mönkkönen M.** (2010): Disentangling the effects of area, energy and habitat heterogeneity on boreal forest bird species richness in protected areas. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 61–71.
- Hurlbert A. H.** (2004): Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* **7**: 714-720.
- Hurlbert A. H.** (2006): Linking species-area and species-energy relationship in *Drosophila* microcosm. *Ecology Letters* **9**: 287–294.
- Hurlbert A. H. a Jetz W.** (2010): More than “more individuals”: the nonequivalence of area and energy in the scaling of species richness [online]. *American Naturalist* **176**: E50-E65. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/650723>.
- Hurlbert A. a Stegen J. C.** (2014): When should species richness be energy limited, and how would we know? *Ecology Letters* **17**: 401-413.
- Huston M.** (1979): A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**: 81-101.
- Hutchinson G. E.** (1959): Homage to Santa Rosalia or why are there so many kind of animals? *American Naturalist* **93**: 145-159.
- Kaspari M., O'Donnell S. a Kercher J. R.** (2000): Energy, density, and constraints to species richness: Ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* **155**: 280-293.
- Kaspari M., Yuan M. a Alonso L.** (2003): Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants. *American Naturalist* **161**: 459–477.
- Kitching R. L.** (2001): Food webs in phytotelmata: “Bottom-up” and “top-down” explanation of community structure. *Annual Review of Entomology* **46**: 729-760.

- Kneitel J. M. a Miller T. E.** (2002): Resource and top-predator regulation in the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *Ecology* **83**: 680-688.
- Lande R.** (1993): Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* **142**: 911-927.
- Lennon J. J., Greenwood J. J. D., Turner J. R. G.** (2000): Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species–energy hypothesis. *Journal of Animal Ecology* **69**: 581–598.
- Lennon J. J., Koleff P., Greenwood J. J. D. a Gaston K. J.** (2004): Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters* **7**: 81-87.
- MacArthur R. H. a Wilson E. O.** (1963): An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387.
- Marshall J. L. a Camp C. D.** (2006): Environmental correlates of species and genetic richness in lungless salamanders (family plethodontidae). *Acta oecologica* **29**: 33-44.
- McGlynn T. P., Weiser M. D. a Dunn R. R.** (2010): More individuals but fewer species: testing the ‘more individuals hypothesis’ in a diverse tropical fauna. *Biology Letters* **6**: 490-493.
- Mittelbach G. G., Steiner C. F., Scheiner S. M., Gross K. L., Reynolds H. L., Waide R. B., Willig M. R., Dodson S. I. a Gough L.** (2001): What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* **82**: 2381-2396.
- Mönkkönen M., Forsman J. T. a Bokma F.** (2006): Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species–energy theory. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 290–302.
- *Niklas K. J., Midgley J. J. a Rand R. H.** (2003): Size-dependent species richness: trends within plant communities and across latitude. *Ecology Letters* **6**: 631–636.
- Nimmo D. G., James S. G., Kelly L. T., Watson S. J., Bennett A. F.** (2011): The decoupling of abundance and species richness in lizard communities. *Journal of Animal Ecology* **80**: 650–656.
- Paine R. T.** (1966): Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* **100**: 65-75.
- Pautasso M. a Gaston K. J.** (2005): Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters* **8**: 282–289.
- Pautasso M. a Chiarucci A.** (2008): A test of the scale-dependence of the species abundance–people correlation for veteran trees in Italy. *Annals of Botany* **101**: 709–715.
- Pautasso M., Böhning-Gaese K., Clergeau P., Cueto V. R., Dinetti M., Fernández-Juricic E., Kaisanlahti-Jokimäki M. L., Jokimäki J., McKinney M. L., Sodhi N. S., Storch D., Tomialojc L., Weisberg P. J., Woinarski J., Fuller R. A. a Cantarello E.** (2011): Global macroecology of bird assemblages in urbanized and semi-natural ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 426–436.
- Preston F. W.** (1962): The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* **43**: 185-215 a 410-432.
- Rohde K.** (1978): Latitudinal gradients in species diversity and their causes II. Marine parasitological evidence for a time hypothesis. *Biologisches Zentralblatt* **97**: 405-418.
- Rohde K.** (1992): Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* **65**: 514-527.
- Rosenzweig M. L.** (1968): Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* **102**: 67-74.

- Rosenzweig M. L.** (1992): Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy* **73**: 715-730.
- Salmon S., Artuso N., Frizzera L. a Zampedri R.** (2008): Relationships between soil fauna communities and humus forms: Response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biology & Biochemistry* **40**: 1707–1715.
- Sanders N. J., Lessard J. P., Fitzpatrick M. C. a Dunn R. R.** (2007): Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 640–649.
- Shaffer M. L.** (1981): Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* **31**: 131-134.
- Srivastava D. S. a 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.
- Stevens G. C.** (1989): The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* **133**: 240-256.
- Storch D., Evans K. L. a Gaston K. J.** (2005): The species–area–energy relationship. *Ecology Letters* **8**: 487–492.
- Šimová I., Storch D., Keil P., Boyle B., Phillips O. L. a Enquist B. J.** (2011): Global species energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 842–856.
- Šimová I., Li Y. M. a Storch D.** (2013): Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology* **101**: 161–170.
- Šizling A., L., Šizlingová E., Storch D., Reif J. a Gaston K. J.** (2009): Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns. *American Naturalist* **174**: 82-93.
- Turner J. R. G., Lennon J. J., Lawrenson J. A.** (1988): British bird species distribution and the Energy Theory. *Nature* **335**: 539-541.
- *Wallace A. R.** (1878): Tropical Nature and Other Essays. *MacMillan, Londýn*.
- Wright D. H.** (1983): Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**: 496-506.
- Yanoviak S. P.** (2001): Predation, resource availability, and community structure in Neotropical water-filled tree holes. *Oecologia* **126**: 125-133.
- Yee D. A. a Juliano S. A.** (2007): Abundance matters: a field experiment testing the more individuals hypothesis for richness–productivity relationships. *Oecologia* **153**:153–162.