

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Petra Kačabová**

Hory jako ostrovy  
Mountains as islands

Bakalářská práce

Školitel: Prof. David Storch, Ph.D.

Praha 2015

**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, 13. 8. 2015

**Poděkování:**

Děkuji svému školiteli Prof. Davidu Storchovi, Ph.D. za cenné rady při vypracovávání této práce. Velký dík patří také mojí mamince, která mi mimo jiné byla i velkou psychickou oporou. Děkuji také všem, kteří mi poradili být jedinou větou, kteří mě povzbuzovali a v neposlední řadě také všem, kteří mě v době psaní této práce dokázali dostat ven a mohla jsem si tak vyčistit hlavu a všimnout si, že je venku vlastně léto.

## **Abstrakt:**

V této práci se zabývám ostrovní biogeografií a její aplikovatelností na izolované vrcholy hor jako na ekologický ekvivalent skutečných ostrovů<sup>1</sup>. Pojednávám o skutečných i horských ostrovech co do způsobu vzniku a ovlivnění dlouhodobým vývojem zemského klimatu. Podtrhávám některé vlastnosti horských ostrovů způsobené jejich topografií a odlišností bariér obou typů ostrovů. Zjišťuji, že společenstva horských i skutečných ostrovů mohou i nemusejí mít rovnovážný počet druhů, způsobený rovnováhou imigrace a extinkce druhů na ostrov. Pakliže nemají rovnovážný počet druhů, není extinkce druhů vyrovnávána jejich imigrací. Věnuji se patrnostem<sup>2</sup> ostrovních společenstev, převážně pak nestedness, která byla na horských i skutečných ostrovech hojně zkoumána. Diskutuji patrnosti v rozšíření bezobratlých živočichů. Nakonec se zaměřuji na způsoby zkoumání horských ostrovů v recentní době a diskutuji problematiku izolovanosti horských ostrovů v souvislosti s globálním oteplováním.

## **Klíčová slova:**

hory, ostrovy, ostrovní biogeografie, horské ostrovy, druhová bohatost, nestedness, imigrace, extinkce

---

<sup>1</sup> Je nutné rozlišovat ostrovy nacházející se v mořích nebo oceánech od ostrovů horských, avšak termín „oceánský ostrov“ je konkrétní typ ostrova vzniklý určitým způsobem (vysvětleno v kapitole 2). V angličtině se proto pro ostrovy nacházející se v mořích nebo oceánech používá termín *true islands*, čemuž nejlépe vyhovuje český ekvivalent skutečné ostrovy.

<sup>2</sup> Slovo patrnost používám ve významu anglického slova *pattern* = schéma, systém, struktura.

**Abstract:**

In this paper I deal with island biogeography and its applicability to isolated mountaintops, as an ecological equivalent of true islands. I discuss both true and mountain islands regarding their origin and the influence of long-term climate evolution on Earth. I underline some features of mountain islands, resulting from their topography and the dissimilarities of both types of island barriers. I find that mountain and true island communities might or might not have a number of species in a state of equilibrium, caused by balance between species immigration on island and their extinction. If the number of species on island is not in equilibrium, species extinction is not balanced by species immigration. I consider patterns of island communities, mainly nestedness, which has been frequently studied on mountain, as well as true islands. I discuss distribution patterns concerning invertebrates. And finally, I concentrate on recent methods of mountain island research and discuss mountain island isolation issues in terms of global warming.

**Key words:**

mountains, islands, island biogeography, sky islands, species richness, nestedness, immigration, extinction

# Obsah

1	Úvod.....	1
2	Definice a vznik ostrovů .....	2
2.1	Skutečné ostrovy.....	2
2.2	Horské ostrovy.....	3
3	Co plyne z odlišností skutečných a horských ostrovů a mezilehlých bariér.....	4
3.1	Nové zdroje druhů .....	4
3.2	Mechanismy disperze .....	5
3.3	Rysy horských systémů ovlivňující disperzi .....	6
4	Faktory determinující druhové početnosti .....	6
4.1	Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie.....	6
4.2	Vztah počtu druhů a plochy, na které se vyskytují, v souvislosti se způsoby vzniku ostrovů .....	8
4.2.1	Oceánské ostrovy a jejich horské paralely .....	8
4.2.2	Pevninské ostrovy a jejich horské paralely .....	9
5	Nestedness.....	11
5.1	Nestedness jako důsledek selektivních extinkcí .....	11
5.2	Nestedness jako důsledek selektivních imigrací .....	12
5.3	Výjimky z patrnosti nestedness .....	13
6	Hmyz jako zástupce bezobratlé fauny v horských systémech .....	14
7	Současné pokroky biogeografie horských ostrovů .....	15
8	Vliv globálního oteplování .....	16
9	Závěr .....	17
10	Seznam literatury .....	19

# 1 ÚVOD

Ostrovy představují pro svou početnost, izolovanost, snadnou kvantifikovatelnost počtu druhů nebo rozlohy relativně snadno studovatelné objekty. Usnadňují nám tak analýzu složitých ekologických vztahů a obohacují naše poznatky na poli biogeografie, ekologie, evoluční biologie i ochrany přírody (MacArthur & Wilson 1967, Whittaker & Fernández-Palacois 2007). Alfred Russel Wallace (1902) z těchto důvodů dokonce ve své knize *Island life* označil ostrovy za přírodní laboratoře.

Vztahy týkající se ostrovní biogeografie do jisté míry platí i v oblastech, které jsou svou izolovaností ostrovům analogické: jeskyně, rašeliniště, galeriové lesy, potoky, ale i oázy v pouštích nebo právě izolované vrcholy hor (MacArthur & Wilson 1967, Brown 1971).

Od šedesátých let, kdy vznikla stěžejní teorie o ekologickém fungování ostrovů (MacArthur & Wilson 1963, 1967), se její platností na izolovaných vrcholcích hor, pro které se v anglické literatuře vžilo označení *sky islands*, nebeské ostrovy<sup>3</sup>, zabývaly mnohé práce. Jejich průřez dále uvádím a srovnávám s fenomény nalezenými na ostrovech. Pokusím se zjistit, zda na ostrovech i na horách fungují stejné principy a čím je to způsobeno.

Na rozdíl od skutečných ostrovů, kterým se věnuje hlavní pozornost a na nichž bylo nalezeno mnoho fenoménů, bylo na izolovaných horách studováno především druhové bohatství, diverzita a distribuce, a proto jsou toto hlavní témata mé práce. Taktéž rozebírám způsoby vzniku skutečných i horských ostrovů, které jsou pro pochopení počtu a distribuce druhů, které se na nich vyskytují, zcela zásadní.

---

<sup>3</sup> V dalším textu nepoužívám doslovný překlad termínu *sky islands*, nýbrž termín horské ostrovy.

## 2 DEFINICE A VZNIK OSTROVŮ

Ostrov, ať už skutečný nebo horský, definujeme jako jakýkoliv izolovaný habitat, obklopený „mořem“ odlišného habitatu, který brání v disperzi organismům, pro něž jsou vhodné podmínky na habitatu izolovaném. Ostrov pak může být kolonizován organismy schopnými odlišný habitat (bariéru) překonat, nebo za podmínek, kdy bariéra dočasně zanikne (Brown 1978).

Skutečné i horské ostrovy vznikají různými způsoby a jsou po dobu své existence ovlivňovány dlouhodobými environmentálními změnami, které určují distribuci organismů, probíranou v dalších kapitolách.

### 2.1 Skutečné ostrovy

Skutečné ostrovy se v základu dělí na

- i) kontinentální, pevninské ostrovy (*landbridge*): fragmenty vznikající z kontinentálního šelfu, které jsou proto od kontinentu odděleny mělkým mořem
- ii) oceánské ostrovy: vznikají podmořskou vulkanickou aktivitou, a nikdy proto s kontinenty spojeny nebyly
- iii) kontinentální fragmenty: dříve byly součástí kontinentu a před miliony let se od něj oddělily díky působení deskové tektoniky (Wallace 1902, Whittaker & Fernández-Palacois 2007).

Pro cíl mé práce jsou podstatné první dva jmenované typy ostrovů, u nichž se podle nejvyšší hloubky moře, které je odděluje od pevniny, nebo od okolních ostrovů, liší způsob, jakým na ně mohly migrovat organismy. Když tato hloubka přesahuje 120 m, mluvíme o oceánských ostrovech. Když je moře mělčí než 120 m, mluvíme o kontinentálních ostrovech. Termín *Land bridge* znamená pevninský most a vystihuje způsob, jakým se organismy mohly v dobách snížené hladiny moře šířit na pevninské ostrovy. Poslední výrazné pohyby mořské hladiny se odehrály cca před 10 000 lety v pleistocénu a moře ustoupilo nejvíce o zmíněných 120 m. Následkem toho se ostrovy, oddělené mělkým mořem (tj. kontinentální ostrovy), propojily. Organismy tak mohly po vzniklých pevninských

mostech migrovat mnohem efektivněji, dokud se mořská hladina opět nezvedla (Lawlor 1986, Patterson 1987, Diamond 1988, Millien-Parra & Jaeger 1999).

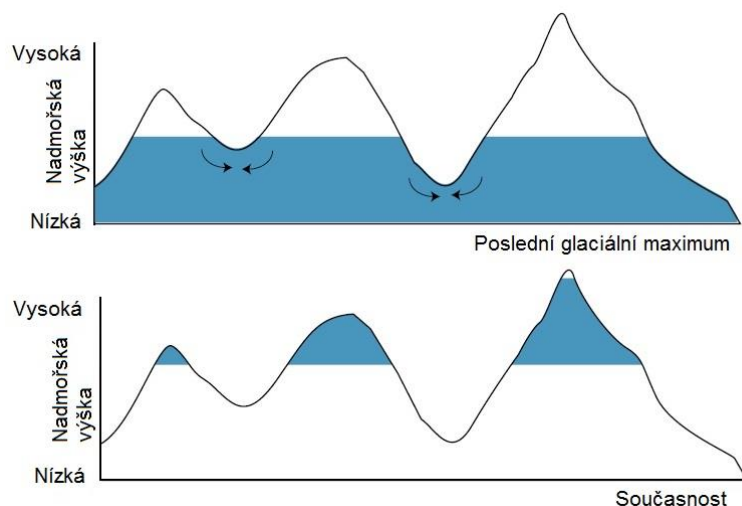
## 2.2 Horské ostrovy

Horské ostrovy jsou tvořeny vysokohorskými habitaty, oddělenými od sebe „mořem“ v podobě nížin. Komplexů těchto ostrovů (dalo by se říci souostroví) existuje na světě zhruba 20 a nejpodrobněji byly zkoumány v temperátním pásmu Severní Ameriky (Gillespie & Clague 2009). Na rozdíl od skutečných ostrovů, jejichž hranice s okolním biotem je jasně daná rozhraním moře a země, se hranice horských ostrovů musejí stanovit uměle. Většinou se podle topografických map stanoví nadmořská výška, která zhruba odpovídá předělu dvou ekosystémů – horského, zpravidla chladnějšího a vlhčího, a nížinného, suššího a teplejšího (Brown 1971, Vuilleumier 1970, Cook 1974, Riebesell 1982, Nore 1995, Ortiz & Browne 2011, Anderson a kol. 2012).

„Pevninu“ reprezentuje nejbližší ekosystém s dostatečně velkou rozlohou, nabízející organismům stejné, nebo velice podobné podmínky. Tento ekosystém může sloužit jako potenciální zdroj druhů. Většinou to bývají celkově výše položené oblasti, kde od sebe vrcholy hor nejsou navzájem izolované (Lomolino a kol. 1989).

Mnoho komplexů horských ostrovů bylo také ovlivněno klimatickými změnami během pleistocénu, a to procesem zcela analogickým se zvyšováním mořské hladiny u skutečných ostrovů. Díky chladnému klimatu v tomto období se vertikálně pohybovaly hranice horských ekosystémů, a měnilo se tak jejich rozložení. Chladnější ekosystémy se rozšířily do nížin, vytvořil se kontinuální habitat a organismům byla umožněna migrace mezi jednotlivými horskými vrcholy. S nastupivším interglaciálem, který přinesl postupné oteplení a zaridnění klimatu, se rozlehlý horský ekosystém posouval podél gradientu zeměpisné šířky i nadmořské výšky, čímž se vytvořily horské ostrovy chladného klimatu vystupující z údolí: **obr. 1** (Brown 1971, Mayr & Diamond 1976, Brown 1978, Boggs & Murphy 1997, Barrantes a kol. 2011, Anderson a kol. 2012). Na rozdíl od celosvětového poklesu mořské hladiny se míra, o kolik se hranice ekosystémů posunuly, v různých horských systémech liší podle jejich topografie a zeměpisné šířky; např. v Great Basin v Severní Americe o 610 metrů (Brown 1978), v severní Venezuele o 1000 metrů (Cook 1974). Naopak v některých oblastech (Sierra Pampeanas) jsou výškové rozdíly tak velké, že ke vzniku kontinuálního habitatu nikdy nedošlo (Nore 1995). Největší vliv na horské ostrovy měly pleistocénní klimatické změny především v temperátním pásmu (Gillespie & Clague 2009).





**Obr. 1:** Rozložení horských ekosystémů v pleistocénu (poslední glaciální maximum) a v současnosti. V glaciálech se horské druhy vyskytovaly v nižších polohách a mohly se šířit skrz údolí, což je na obrázku naznačeno šipkami. V interglaciálech, jako např. nyní, jsou horské druhy omezeny na vrcholky hor (Waltari & Guralnick 2009).

### 3 CO PLYNE Z ODLIŠNOSTÍ SKUTEČNÝCH A HORSKÝCH OSTROVŮ A MEZILEHLÝCH BARIÉR

#### 3.1 Nové zdroje druhů

Moře tvoří zcela odlišný habitat než skutečné ostrovy, a tudíž zde žijí i zcela odlišné organismy, logicky neschopné obývat oba typy habitatů.

Avšak v případě horských ostrovů mohou i bariéry, totiž mezilehlé nížiny, v některých případech představovat potenciální zdroj nových druhů (Mayr & Diamond 1976, Billings 1978, Norres 1995, Warren a kol. 2015). K tomu může dojít i na základě neschopnosti soužití některých druhů (Diamond 1975, Mayr & Diamond 1976, Norres 1995). V takovém případě může být jedním z mechanismů vykompetování z nížin. Například jedním hlavním kompetitorem, nejčastěji příbuzným ze stejného rodu, anebo souhrnným efektem překryvu nik více druhů, může-li efektivně koexistovat jen určité složení druhů. Některé druhy nedokáží koexistovat s více než určitým počtem jiných druhů. Podobných důvodů, proč se druhy stěhují

z nížin do hor, lze v tomto systému najít více: druhy, které vyžadují větší nosnou kapacitu prostředí, se mohly přestěhovat do hor v oblastech, kde je větší poměr rozlohy hor vůči nížinám (Mayr & Diamond 1976).

### 3.2 Mechanismy disperze

Jedna z možností, jak mohou druhy přes moře dosáhnout skutečného ostrova, je pomocí tzv. nášlapných kamenů (*stepping stones*), menších ostrůvků, které umožnily organismům se efektivněji rozšířit i na vzdálenější ostrovy. Nášlapné kameny nemusejí představovat optimální místo pro život, avšak poskytnou organismům místo k odpočinku, doplnění zdrojů a celkovému nabrání sil (MacArthur & Wilson 1967, Whittaker & Fernández-Palacois 2007).

Analogie nášlapných kamenů můžeme najít i na horských ostrovech. Buď v podobě mezilehlého údolí (Vuilleumier 1970), nebo v podobě níže položených vrcholků hor v období pleistocénu. Výše popsaným mechanismem se podél gradientu nadmořské výšky posouvaly vegetační hranice. Horský systém tak mohl vzniknout i na níže položených vrcholcích hor, které tak mohly plnit funkci nášlapných kamenů (Cook 1974). Zde opět vyvstává paralela s kontinentálními ostrovy, u nichž mohla mít snížená mořská hladina obdobný efekt.

Opomeneme-li nášlapné kameny a pevninské mosty, kde organismy v šíření přes nevhodný habitat zvyhodňuje pevnina, tak mezi skutečnými ostrovy rozeznáváme několik základních způsobů disperze. První je přes vodu a to buď aktivně, nebo pasivně, kdy organismus může být přes moře přenášen na přírodním „raftu“, voru (Whittaker & Fernández-Palacois 2007). Zde analogie mezi ostrovy a horami logicky hledat nemůžeme.

Avšak u dalšího způsobu disperze, totiž vzduchem, kde opět existuje aktivní i pasivní cesta, se v podstatě jedná o tentýž proces. Takto se šíří buď organismy schopny aktivní disperze, tj. živočichové schopni letu, nebo organismy přenášeny větrem, tj. vzdušný plankton, malí bezobratlí, nebo semena rostlin. U rostlin je pak důležitý i přenos pomocí živočichů, tzv. zoochorie, která se prokázala být zásadní i v některých horských systémech (Mayr & Diamond 1976, Riebesell 1982, Whittaker & Fernández-Palacois 2007).

Avšak existují i způsoby disperze mezi horskými ostrovy, jejichž paralely nenajdeme na skutečných ostrovech. Jedná se o trousení se druhů skrz nížiny, *trickling*. Tím se šíří druhy, které jsou schopné v nížinách přežít, avšak ne po dlouhý čas a nejsou schopny se v nížinách množit (Mayr & Diamond 1976).

### 3.3 Rysy horských systémů ovlivňující disperzi

Poslední dobou se pro šíření druhů mezi horskými ostrovy ukazuje zásadní důležitost koridorů v podobě vlhčích habitatů nebo v okolí vodních toků. Takové koridory podstatně usnadňují pohyb organismů v jinak teplejším a sušším údolí. V moři najdeme koridory pouze u pevninských ostrovů v období snížené hladiny moře.

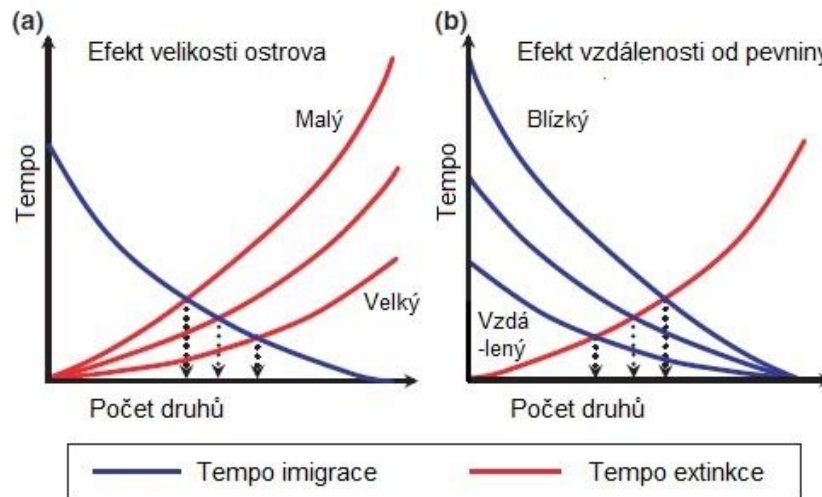
Důležitost koridorů pro dispersi organismů mezi horskými ostrovy byla prokázána studii na savcích (Ditto & Frey 2007, Waltari & Guralnick 2009), na sedentárních ptácích (Johnson 1975), hmyzu (Fleishman a kol. 2001, Mitchell & Ober 2013), ale i na rostlinách (Hadley 1987).

Zásadním atributem hor je i jejich tvar – pohoří bývají z podstaty svého vzniku vrásněním orientovaná jedním směrem. To může v jednom směru bránit šíření organismů a ve směru kolmém mu napomáhat (Vuilleumier 1970, Billings 1978, Schultheis a kol. 2012).

## 4 FAKTORY DETERMINUJÍCÍ DRUHOVÉ POČETNOSTI

### 4.1 Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie

Jedním ze základních ekologických vztahů a nejvíce probádaných fenoménů ekologie vůbec je vztah počtu druhů a rozlohy území, na kterém se vyskytují. S rostoucí rozlohou se počet druhů zvětšuje (Arrhenius 1921). Mezi prvními, kdo začal tento vztah studovat v izolovaném prostředí, konkrétně na ostrovech, byli MacArthur & Wilson (1963, 1967) a se svou rovnovážnou teorií ostrovní biogeografie usměrnili vývoj biogeografie na mnoho desetiletí dopředu (Warren a kol. 2015). Vytvořili model, který vysvětluje počet druhů na ostrovech na základě rozlohy ostrova a jeho izolovanosti od pevniny, neboli potenciálního zdroje nových druhů: **obr. 2**.



**Obr. 2:** Zobrazení předpokladů rovnovážné teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1963, 1967). (a) Křivka extinkce je funkce velikosti ostrova a (b) Křivka imigrace je funkce vzdálenosti ostrova od pevniny. Klesající křivka tedy ukazuje tempo, jakým druhy imigrují na ostrov. Jelikož časem druhů na ostrově přibývá, šance, že je nový imigrant druhem, který se na ostrově ještě nenachází, se zmenšuje. Tato křivka klesá až do bodu, kdy jsou na ostrově přítomny všechny druhy ze zdrojové oblasti. Vzrůstající křivka udává tempo, kterým druhy na ostrově vymírají. Čím více je na ostrově přítomných druhů, tím je každý konkrétní druh vzácnější, a tudíž je i pravděpodobnost, že vyhyne, větší. Obrázek převzatý z Warrena a kol. (2015).

Čím je ostrov menší, tím se zvyšuje i pravděpodobnost, že druhy, které se na něm nalézají, vyhynou. Naopak čím je ostrov větší, tím méně druhů na něm vymře, a proto na velkých ostrovech nalézáme více druhů. Čím je ostrov od pevniny dál, pravděpodobnost, že na něj imigruje nějaký druh, klesá. Proto se na vzdálených ostrovech vyskytuje méně druhů.

Počet druhů na ostrově je pak dynamický a je udržován výměnou jednotlivých druhů prostřednictvím kolonizace ostrova novými druhy a jejich extinkce při zachování zhruba stejné druhové početnosti. Když se křivky kolonizace a extinkce protnou, je míra kolonizace a extinkce vyvážená. V tomto momentě, kdy počet druhů významně neklesá ani nestoupá, mluvíme o ostrově v rovnovážném stavu. Jakákoliv odchylka od rovnovážného počtu druhů je procesy kolonizace a extinkce opět navracena na svoji původní hodnotu, na **obr. 2** naznačeno

tečkovanými šipkami. Na různě velkých ostrovech s odlišnou vzdáleností od pevniny bude tato hodnota rozdílná (MacArthur & Wilson 1963, 1967).

## 4.2 Vztah počtu druhů a plochy, na které se vyskytují, v souvislosti se způsoby vzniku ostrovů

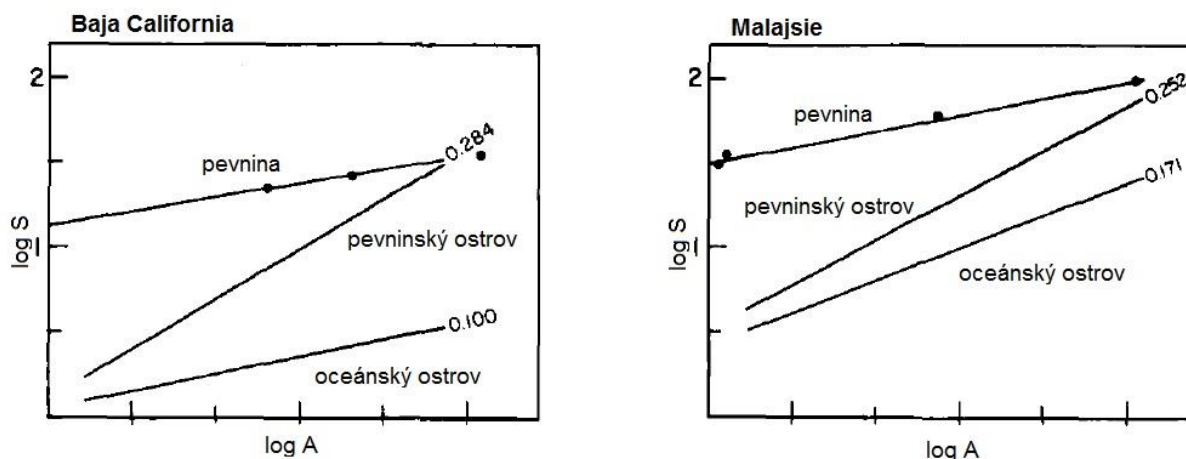
Nejznámější matematické vyjádření obecného vztahu počtu druhů a plochy, na které se vyskytují, je Arrheniova rovnice:  $S = cA^z$ , kde  $S$  představuje počet druhů,  $A$  rozlohu území,  $c$  je taxonově specifická konstanta a  $z$  je konstanta určující sklon regresní přímky, jsou-li plocha i počet druhů znázorněny v logaritmickém měřítku. Při malých hodnotách  $z$  je sklon regresní přímky mírný (Arrhenius 1921, Preston 1962, MacArthur & Wilson 1967).

Nárůst počtu druhů s rozlohou, vyjádřený touto přímkou, se pak mění podle izolovanosti konkrétního systému: **obr. 3**. V málo izolovaných systémech je kolonizační schopnost organismů velká, a proto zde i v malých oblastech (na malých ostrovech) najdeme relativně velké množství druhů, což je vyjádřeno pozvolným vzestupem regresní přímky. Např. v rámci kontinentů, kde je efekt izolace malý až mizivý a migrace (kolonizace) je tak téměř neomezená, nacházíme i na malých plochách velký počet druhů, včetně těch vzácných, a sklon  $z$  bývá v rozmezí 0,12 až 0,17 (MacArthur & Wilson 1967, Brown 1971, Barbour & Brown 1974).

U ostrovů v rovnovážném stavu již nacházíme větší efekt izolace, a proto je i tempo imigrace nižší. Vymřelé druhy na ostrovech jsou zde sice nahrazovány druhy jinými, ale ne takovým tempem, aby se vytvořila diverzita odpovídající kontinentům. Hodnota  $z$  by se zde proto měla pohybovat v rozmezí 0,20 až 0,35 (MacArthur & Wilson 1967, Brown 1971, Barbour & Brown 1974).

### 4.2.1 Oceánské ostrovy a jejich horské paralely

Bioty vyskytující se na oceánských ostrovech, které nikdy nebyly v přímém kontaktu s kontinenty, jsou limitovány kolonizací. Najdeme zde tedy pouze vagilní druhy, schopné disperze přes oceán. Oceánské ostrovy pak většinou odpovídají rovnovážnému modelu, kdy jsou vyhynulé druhy nahrazovány druhy nově přichozími. Naopak např. fauny savců, kteří mají omezenou schopnost disperze přes vodu, jsou zde proto sice druhově chudé, ale díky vyrovnávání počtu druhů kolonizací stále produkují malou hodnotu koeficientu  $z$ , tedy pozvolné sklony křivky vyjadřující vztah rozlohy a ostrova: **obr. 3** (MacArthur & Wilson 1963, 1967, Barbour & Brown 1974, Lawlor 1986, Patterson 1987).



**Obr. 3:** Vztah počtu druhů ( $S$ ) a plochy, na které se vyskytují ( $A$ ), pro nelétavé savčí fauny dvou souostroví, srovnaný s tímto vztahem na nejbližší pevnině. Obě souostroví obsahují pevninské i oceánské ostrovy. Čísla označují hodnoty  $z$  u jednotlivých typů ostrovů (Lawlor 1986).

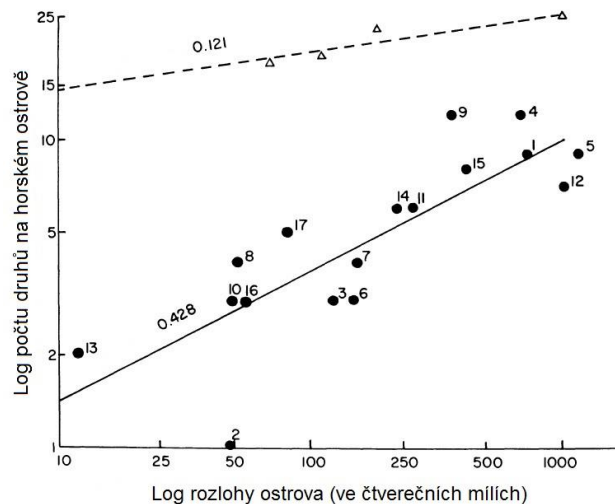
Rovnovážný stav může existovat v systému ostrovů horských i skutečných, avšak pouze u organismů s dostačující schopností disperse, a to bez ohledu na vznik ostrova. Velice často se proto jedná o ptáky (Vuilleumier 1970, Johnson 1975, Nores 1995), nebo rostliny (Riebesell 1982, Hadley 1987).

#### 4.2.2 Pevninské ostrovy a jejich horské paralely

Důsledkem snížené hladiny moří v pleistocénu se mohly organismy kontinuálně rozšířit po vzniklé pevnině. Při opětovném vzestupu mořské hladiny zůstaly málo vagilní organismy uvězněny na ostrovech s omezenou velikostí, na které nemohly přežít všechny druhy, jež se sem rozšířily. Brzy po vytvoření pevninských ostrovů jsou tedy fauny druhově přesycené a extinkce je zde převládající proces. Díky izolovanosti nově vzniklých ostrovů nemohou být vyhynulé druhy s malou schopností disperse nahrazeny druhy nově příchozími. Organismy zde tedy pouze vymírají, a jelikož je tempo extinkce neúměrně větší na malých ostrovech, vznikne tak prudký sklon regresní přímky  $z$ : **obr 3**. V takových případech, kdy extinkce druhů není vyrovnávána jejich kolonizací, mluvíme o *relaxovaných* biotách a tento stav nazýváme nerovnovážný (Brown 1971, Diamond 1972, Barbour & Brown 1974, Lawlor 1986). Jelikož je extinkce funkcí rozlohy, zatímco imigrace je funkcí izolovanosti ostrova (MacArthur a Wilson 1963), tak v tomto nerovnovážném modelu koreluje počet druhů

s rozlohou ostrova, nikoliv však s jeho izolovaností (Millien-Parra & Jaeger 1999, Mancina a kol. 2013).

Výše popsaný mechanismus, vedoucí ke vzniku nerovnovážného stavu ostrovních biot, existuje i na horských ostrovech, kde byl také původně popsán (Brown 1971). Díky kontinuitě zdejšího horského ekosystému v pleistocénu se na vrcholy hor dostaly organismy z okolních pohoří a s oteplením klimatu kvůli omezující se rozloze horských vrcholů vymíraly ty druhy, které byly pro takové oblasti hůře přizpůsobené. Opět se jedná především o druhy s malou schopností disperze (Brown 1971, 1978, Holycross & Douglas 2007, Cianferoni a kol. 2013). Sklon křivky  $z$  je tudíž pro tyto druhy opět prudší, např. v původní Brownově studii na savcích (1971), ve studii Jonese a kol. na plazech (1985)  $z \approx 0,43$ : **obr. 4**, srovnej s pevninskými ostrovy, **obr. 3**.



**Obr. 4.:** Plná čára reprezentuje vztah rozlohy horského ostrova ( $\log A$ ) a počtu druhů, které se na něm vyskytují ( $\log S$ ) na 17 horských ostrovech (tečky). Přerušovaná čára reprezentuje tentýž vztah pro nejbližší pevninu (trojúhelníky). Čísla pak značí hodnotu  $z$  (Brown 1971).

Stejně tak v horských nerovnovážných systémech, kde vymřelé druhy nejsou nahrazovány novými imigranty, nenacházíme korelaci počtu druhů s izolací ostrova, pouze s jeho rozlohou (Brown 1971, Jones a kol. 1985, Frey a kol. 2007, Anderson a kol. 2012).

Takto podobné mechanismy vzniku relaxovaných biot vedly i k podobným patrnostem distribuce organismů v těchto oblastech, konkrétně *nestedness* (Patterson & Atmar 1986). *Nestedness* je patrností natolik výraznou, že jí věnuji samostatnou kapitulu.

## 5 NESTEDNESS

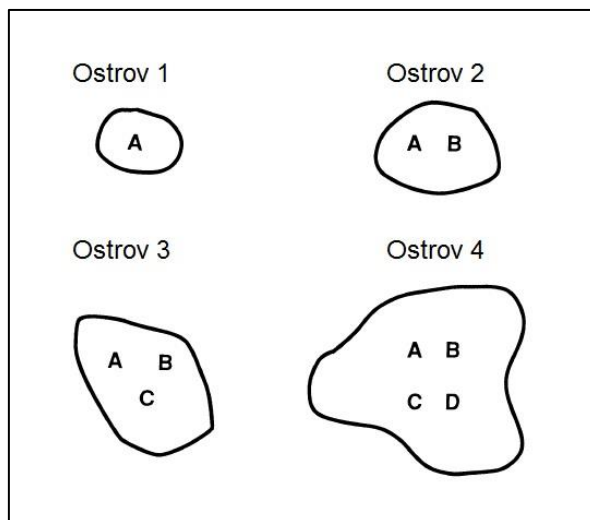
### 5.1 *Nestedness* jako důsledek selektivních extinkcí

*Nestedness* či „*nested subset hypothesis*“, hypotéza „vnořených podmnožin“, popisuje patrnosti ve strukturách izolovaných společenstev ve stavu relaxace (Patterson & Atmar 1986, Patterson 1987). Relativně malá rozloha spolu s izolací výše zmíněných ostrovů či vrcholů hor bránila rekolonizaci, a počty druhů tak v čase klesaly. Druhy vyžadující více zdrojů či prostoru, neboli druhy větší tělesné velikosti, potravně specializované, nebo na vrcholu potravního řetězce, zde vymřely (Brown 1971, Lomolino a kol. 1989, Lomolino 1996, Millien-Parra & Jaeger 1999). Teorie praví, že druhy, vyskytující se v menších společenstvech, by v takovém případě měly být čisté podmnožiny druhově bohatších společenstev na daném souostroví a těch na nejbližší pevnině. Tyto ostrovy, seřazené podle druhové bohatosti, by na souostroví měly tvořit „*nested series*“, vnořené série, řady. Čili každý druh, přítomný na druhově chudších ostrovech, by se měl vyskytovat na všech ostrovech s většími počty druhů: **obr. 5** (Patterson & Atmar 1986, Patterson 1987, Cutler 1991, Watson 2003, Mancina a kol. 2013). Vycházíme-li z původních početností jednotlivých druhů, jejich habitatové tolerance, ekologické valence, potravní specializace či schopnosti se šířit, jsou pak díky podobným selekčním tlakům v dané geografické oblasti na oddělených (horských i pevninských) ostrovech posloupnosti vymírání jednotlivých druhů srovnatelné a v daném čase vždy podporují podobná společenstva. Proto se těmto extinkcím říká selektivní (Patterson & Atmar 1986, Patterson 1987, Watson 2003, Hadly & Maurer 2001, Barrantes a kol. 2011). Nejrozšířenějšími druhy v případě selektivních extinkcí jsou z výše popsaných důvodů potravní generalisté a vyskytují se i na malých ostrovech, kde jim stačí omezené potravní zdroje (Brown 1971, Andrén 1994, Watson 2003, Mancina a kol. 2013).

Jelikož extinkce je funkcí rozlohy ostrova (MacArthur & Wilson 1963) a patrnosti relaxovaných společenstev byly vytvořeny extinkcemi, počet druhů na ostrově je daný jeho



velikostí a celé souostroví, resp. horský systém, tak vytváří nested pattern: **obr. 5** (Patterson & Atmar 1986).



**Obr. 5:** Znárodnění nestedness jako důsledku selektivních extinkcí. Ostrovy 1 – 4 mohou reprezentovat ostrovy jak pevninské, tak horské. Písmena A – D reprezentují druhy vyskytující se na těchto ostrovech (Cutler 1991).

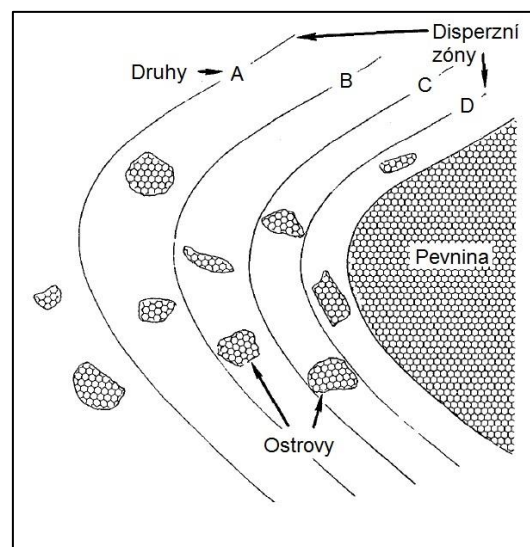
Kvůli podobnému vývoji obou ostrovních systémů najdeme tuto patrnost jak v systémech ostrovů pevninských (Patterson & Atmar 1986, Millien-Parra & Jaeger 1999, Mancina a kol. 2013), tak horských (Jones a kol. 1985, Hadly & Maurer 2001, Watson 2003, Barrantes a kol. 2011 Anderson a kol. 2012).

## 5.2 Nestedness jako důsledek selektivních imigrací

Nestedness jako důsledek selektivních imigrací je méně častá, než nestedness jako důsledek selektivních extinkcí (Patterson 1987, Watling & Donnelly 2006), avšak za určitých podmínek může být pro utváření ostrovních společenstev významnější (Lomolino 1996, Conroy a kol. 1999). Většinou vzniká u taxonů s dobrými, ale rozdílnými disperzními schopnostmi, a vnořené řady pak nalzáme v závislosti na vzdálenosti ostrovů od pevniny: **obr. 6** (Lomolino 1996, Dennis a kol. 2012). Tuto patrnost však lze nalézt i u méně vagilních taxonů, a to v ostrovních systémech, kde hrála kolonizace ve formování ostrovních společenstev důležitou roli. Příkladem mohou být ostrovy vyšších zeměpisných šířek, které

byly během glaciálů zaledněné a jejich bioty vznikly následnou kolonizací těchto ostrovů (Conroy a kol. 1999).

V každém případě je v těchto systémech klíčová rozdílná imigrační schopnost druhů. Jelikož imigrace je funkcí izolovanosti ostrovů od pevniny, nestedness pramenící ze selektivních imigrací lépe koreluje s izolovaností jednotlivých ostrovů od pevniny: **obr. 6** (MacArthur a Wilson 1963, Patterson & Atmar 1986, Lomolino 1996). Ze své podstaty se tato patrnost vyskytuje na ostrovech horských (Cutler 1991, Nores 1995) i skutečných (Conroy a kol. 1999, Dennis a kol. 2012).



**Obr 6.:** Nestedness jako důsledek selektivních imigrací. Nejlépe se šířící druhy se budou vyskytovat ve všech disperzních zónách (jejichž hranice jsou označeny písmeny A – D) a ostatní druhy pak budou zastoupeny podle schopností disperze od pevniny až k hranici své disperzní zóny. Bioty vzdálenějších ostrovů tak budou podmnožiny ostrovů nalézajících se blíže pevnině (Cutler1991).

### 5.3 Výjimky z patrností nestedness

Patrnost nestedness, ať už vyvstává ze selektivních extinkcí, nebo imigrací, nebývá většinou stoprocentní. U selektivních extinkcí je v této patrnosti více nečekaných absencí druhů na ostrovech. Jinak řečeno, z ideální patrnosti nestedness občas nějaký druh na některém ostrově chybí, což můžeme přisuzovat jisté míře stochasticity extinkcí (Brown 1971, Cutler 1991).

Naopak u selektivních imigrací jsou převážně nečekané prezence druhů, tj. druhy nadbytečné vzhledem k ideální nestedness (Cutler 1991, Watson 2003).

Nestedness nebývá ideální také kvůli tomu, že distribuci druhů ovlivňuje mnoho jiných faktorů (Patterson 1987). Mohou to být různé ekologické nároky druhů a fakt, že ne všechny ostrovy mohou druhům poskytnout to, co nutně potřebují k životu, např. vodní toky (Nores 1995).

## **6 HMYZ JAKO ZÁSTUPCE BEZOBRATLÉ FAUNY V HORSKÝCH SYSTÉMECH**

Z důvodu odlišnosti této skupiny živočichů a důsledků, které z ní plynou pro patrnosti distribuce bezobratlých živočichů v horských systémech, jsem se této skupině rozhodla věnovat samostatnou kapitolu. Hmyz se od obratlovců liší v mnoha ohledech, jako je potřeba absolutně menšího prostoru nebo schopnost disperze, která je u různých taxonů velice rozdílná (Wilcox a kol. 1986, Tschamtko a kol. 2002). Hmyz je také více ovlivněn mikrohabitatem, jehož vliv se v měřítkách, ve kterých se horské ostrovy studují, ztrácí. Také může být ovlivněn přítomností vodních toků nebo nadmořskou výškou. Ve vyšších polohách se pro hmyz zhoršují podmínky pro let a reprodukci (Fleishman a kol. 2001).

Jelikož ve skupině hmyzu najdeme zástupce se zcela odlišnými disperzními schopnostmi, plynou z nich pak i odlišné typy prostorové distribuce, a to i v rámci jednoho řádu (Wilcox a kol. 1986, Boggs & Murphy 1997).

Některé studie nepodporují vikarianci populací v pleistocénu a naopak podporují současné šíření druhů (Mitchell & Ober 2013).

Naopak např. u pošvatek, s malou schopností disperze i v dospělém okřídleném stadiu, je genetická variabilita nezávislá na geografické vzdálenosti i na spojeních vodními toky, důležitými pro jejich životní cyklus. Předpokládá se tudíž nezávislá evoluce populací na horských vrcholech, způsobená divergencí menších taxonů v post-pleistocénním období oteplování klimatu (Schultheis a kol. 2012). V dalších studiích počty druhů nekorelují s izolovaností, ale pouze s rozlohou horských ostrovů. Proto se i tyto studie přiklání k teorii,

že se zde druhy již nešíří a počet druhů je dán jen extinkcemi (Boggs & Murphy 1997, Ortiz & Browne 2011). V jiných studiích je vztah mezi počtem druhů a rozlohou, na které se vyskytují, slabší, což je připisováno jednak příčinám popisovaným v úvodním odstavci této kapitoly a jednak krátkým relaxačním dobám bezobratlých živočichů. Pleistocénní změny zajisté ovlivnily všechny organismy, avšak oproti obratlovcům jsou relaxační doby bezobratlých faun krátkodobé a jejich počty jsou rychle nahrazeny kolonizací nových druhů. Navíc jsou na srovnatelné ploše populace bezobratlých početnější než populace obratlovců, a proto méně podléhají extinkcím (Wilcox a kol. 1986, Fleishman a kol. 2001).

O disperzních schopnostech jednotlivých skupin bezobratlých je stále známo málo, a i když zde nalézáme jisté paralely s různě vagilními taxony obratlovců, zasloužily by si další zkoumání (Wilcox a kol. 1986, Tscharrntke a kol. 2002).

## **7 SOUČASNÉ POKROKY BIOGEOGRAFIE HORSKÝCH OSTROVŮ**

Watson (2003) poznamenal, že většina ekologických studií v těchto systémech byla provedena před 20 lety (tj. dnes před více než 30 lety). Od té doby se vyvinulo množství nových technik, které nám je mohou pomoci studovat (Floyd a kol. 2005, Frey a kol. 2007, Holycross & Douglas 2007, Waltari & Guralnick 2009, Cianferoni a kol. 2013).

Vskutku jsou dnes pomocí efektivnějšího modelování šíření druhů v krajině, pokročilejších statistických programů, nebo aplikací molekulární biologie velice často přepisovány mnohé domněnky o fungování konkrétních horských systémů; principy se nemění, jen se vynořují nová fakta.

Například situace v Great Basin se od úvodní Brownovy práce (1971) neustále posouvala až k dnešním poznatkům, kdy máme na distribuci a migraci savců v této lokalitě díky jmenovaným metodám mnohem reálnější pohled. Od studie Lawlora (1998), který zde našel slabou korelaci mezi počtem druhů a rozlohou horských ostrovů a slabý nested pattern, nabyly naše znalosti značně na objemu. Molekulární studie nalézají vztah mezi geografickou vzdáleností mezi jednotlivými horskými ostrovy a genetickou vzdáleností populací, které tyto vrcholy obývají, a genetickou diverzitu na jednotlivých horských vrcholech jednoznačně poukazující na současnou migraci druhů (Floyd a kol. 2005). Nacházíme mnohem efektivnější

cesty, jak poznat minulé a dnešní rozložení habitatů a odhalovat podle něj minulé i současné migrační trasy, koridory (Waltari & Guralnick 2009).

Recentní studie nám potvrzují, že i v současné době zde dochází k migracím, ukazují nám reálnější vzdálenost, kterou musí jedinci překonat, na rozdíl od metody využívané ve starších studiích měření vzdálenosti nejkratší možnou cestou, které ne u všech taxonů odpovídají realitě (Ditto & Frey 2007, Waltari & Guralnick 2009). Dokáží posoudit možnosti disperse jednotlivých druhů s ohledem na jejich konkrétní fyziologické tolerance, habitatové požadavky nebo schopnosti disperse (Waltari & Guralnick 2009).

Další studie propojují historickou a ekologickou biogeografii, a ukazují nám tím významnou a často tolik přehlíženou důležitost časového rozměru v uspořádání společenstev a druhových početností na horských vrcholech (Hadly & Maurer 2001, Frey a kol. 2007). Frey a kol. (2007) určuje stáří horských ostrovů podle výšky mezilehlých údolí. Tato výška totiž značí čas, kdy vznikaly jednotlivé horské ostrovy (čím vyšší je mezilehlé údolí, tím později horský ostrov vznikl), a odpovídá druhové početnosti dokonce lépe než rozloha (která je díky významnosti extinkce v těchto systémech také neopomenutelným faktorem). Zde si můžeme povšimnout pěkné paralely s pevninskými ostrovy, kde hraje hloubka mezilehlých moří také podstatnou roli v utváření ostrovních společenstev a počtu druhů (Millien-Parra & Jaeger 1999).

Právě kvůli svému relativnímu stáří nám horské ostrovy nabízí vhled do budoucnosti ostatních habitatových ostrovů, které v současné době prodělávají fragmentaci. Ve srovnání s jinými habitatovými ostrovy totiž ty horské vykazují větší efekt izolace, který proto můžeme očekávat i u zmíněných habitatových ostrovů (Watling & Donnelly 2006).

## **8 VLIV GLOBÁLNÍHO OTEPLOVÁNÍ**

Narůstající množství studií dnes poukazuje na citlivost izolovaných horských ekosystémů k evidentně nevyhnutelné globální změně klimatu. Na rozdíl od ostatních typů ostrovů mají horské systémy kuželovitý tvar, díky kterému se zde teplota rychle mění podél gradientu nadmořské výšky. Proto budou horské systémy změnou klimatu ovlivněny jako první a dále popsané jevy budou mít rychlejší průběh. Rychlý vertikální ústup ekosystémů

povede nejen ke zmenšení jejich rozlohy, ale i k úbytku množství dostupných habitatů a zhoršení jejich kvality. Zmenší se populace i počty druhů a jejich genetická variabilita. Zvětší se izolace jednotlivých horských ostrovů jednak díky jejich větší vzdálenosti a jednak díky zaridnění mezilehlých nížin. Všechny tyto vlivy povedou k extinkcím (Andrén 1994, Boggs & Murphy 1997, Ditto & Frey 2007, Mitchell & Ober 2013). Proto je horským druhům třeba věnovat zvýšenou pozornost. O to více je třeba se zaměřit na druhy málo vagilní, potravně specializované, vzácné nebo druhy nacházející se vysoko na trofické pyramidě, na jejichž populační hustoty a pravděpodobnost přežití budou mít extinkce nejvýraznější vliv (Boggs & Murphy 1997, Tschardtke a kol. 2002).

## 9 ZÁVĚR

Mezi skutečnými a horskými ostrovy nacházíme paralely plynoucí z podobného ovlivnění environmentálními změnami v pleistocénu a následujícím období i z migračních schopností konkrétních taxonů. Nacházíme zde rozdíly plynoucí z topografie hor a rozdílnosti mezilehlých bariér, které mohou na horských ostrovech, na rozdíl od těch skutečných, sloužit jako nášlapné kameny i jako zdroje nových druhů. Mechanismy disperze pak opět plynou z odlišnosti mezilehlých bariér. Jediná shodná migrační cesta je cesta vzduchem a pomocí zoochorie. Pro šíření horských druhů jsou zcela zásadní koridory, které mezi skutečnými ostrovy v současnosti nenalzáme.

Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie platí na skutečných i horských ostrovech vždy jen pro druhy s dostatečnou schopností disperze na danou vzdálenost.

Pevninské a horské ostrovy jsou pak ovlivněny klimatickými změnami v pleistocénu, kdy se pohybovala hladina moří i vertikální rozložení horských ekosystémů. S konečným vzestupem hladiny moří i horských ekosystémů se vytvořily ostrovy. Organismy, které byly dříve schopny migrovat skrz kontinuální habitat, zůstaly na těchto ostrovech uvězněny. Pro druhy se sníženou schopností disperze zde pak má převažující vliv extinkce, která není dorovnáována kolonizací, jelikož tyto druhy již nejsou schopny migrovat mezi ostrovy. To vede k nerovnovážnému stavu společenstev včetně patrnosti z něj plynoucích, tj. nestedness

jako důsledek selektivních extinkcí. Protože extinkce je funkcí velikosti ostrova, nacházíme zde vnořené série tvořené ostrovy o různé velikosti.

Nestedness můžeme najít na skutečných i horských ostrovech rovněž v důsledku selektivních imigrací, které ovlivňuje pouze migrační schopnost jednotlivých druhů. Proto vnořené série tvoří ostrovy o různé vzdálenosti od pevniny.

Při porovnávání pevninských a horských ostrovů je nutné brát v úvahu, že pohyb hladiny je vždy celosvětově stejný, zatímco horské ostrovy byly ovlivněny podle zeměpisné šířky, ve které se nacházejí. Podle té se totiž mění míra, o kolik se vegetační zóny posouvaly. Komplexů horských ostrovů existuje na světě zhruba 20 a zkoumány byly především ty nacházející se v temperátním pásmu Severní Ameriky. Proto by bylo nanejvýš vhodné se zabývat i systémy horských ostrovů ležících mimo temperátní pásmo (kde měly klimatické pleistocénní fluktuace největší vliv), abychom lépe poznali fenomény ovlivňující druhové početnosti a patrnosti na těchto ostrovech, a mohli je tak i lépe srovnat se skutečnými ostrovy.

Skupina bezobratlých se na horských ostrovech částečně vymyká patrnostem týkajících se obratlovců, pravděpodobně kvůli absolutní velikosti těchto živočichů vzhledem ke zkoumané ploše, jejich rozdílné disperzní schopnosti, ovlivnění zejména mikrohabitatem a krátkými relaxačními časy po fragmentaci kontinuálního habitatu a vzniku ostrovů.

Recentní studie přinášejí do horské biogeografie mnoho nových poznatků. Mění naše vnímání fungování jednotlivých horských systémů. Zjišťují, že je důležitá i doba oddělení jednotlivých horských i pevninských ostrovů. Umí efektivněji rozpoznat migrační cesty jednotlivých druhů, ale také varují nad hrozbami globálního oteplování, které bude mít na horské systémy větší vliv než na ostatní typy ostrovů, jelikož zde budou změny teplot kvůli tvaru hor více patrné.

## 10 SEZNAM LITERATURY

- Anderson R. P., Gutiérrez E. E., Ochoa-G. J., García F. J. & Aguilera M.** (2012): Faunal nestedness and species–area relationship for small non-volant mammals in “sky islands” of northern Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 47(3): 157-170
- Andrén H.** (1994): Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3): 355-366
- Arrhenius O.** (1921): Species and area. *Journal of Ecology*, 9(1): 95-99
- Barbour C. D. & Brown J. H.** (1974): Fish Species Diversity In Lakes. *The American Naturalist*, 108(962): 473-489
- Barrantes G., Yglesias M. & Fuchs E. J.** (2011): The roles of history and habitat area in the distribution and composition of avian species assemblages in the highlands of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 27(04): 421-428
- Billings W. E.** (1978): Alpine phytogeography across the Great Basin. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 2: 105-117
- Boggs C. L. & Murphy D. D.** (1997): Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distributions. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(1): 39-48
- Brown J. H.** (1971): Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist*, 105(945): 467-478
- Brown J. H.** (1978): The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 2: 209-227
- Cianferoni F., Yáñez R. P., Palma R. E., Garin C. F. & Torres-Pérez F.** (2013): Deep Divergences within *Liolaemus nigroviridis* (Squamata, Liolaemidae) Lineages Associated with Sky Islands in Central Chile. *Zootaxa* 3619(1): 059-069
- Conroy Ch. J., Demboski J. R. & Cook J. A.** (1999): Mammalian Biogeography of the Alexander Archipelago of Alaska: A North Temperate Nested Fauna. *Journal of Biogeography*, 26(2): 343-352
- Cook R. E.** (1974): Origin of the Highland Avifauna of Southern Venezuela. *Systematic Zoology*, 23(2): 257-264
- Cutler A.** (1991): Nested Faunas and Extinction in Fragmented Habitats. *Conservation Biology*, 5(4): 496-505
- Dennis R. L. H., Hardy P. B. & Dapporto L.** (2012): Nestedness in island faunas: novel insights into island biogeography through butterfly community profiles of colonization ability and migration capacity. *Journal of Biogeography*, 39(8): 1412-1426



**Diamond J. M.** (1972): Biogeographic Kinetics: Estimation of Relaxation Times for Avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69(11): 3199-3203

**Diamond, J.M.** (1975): Assembly of species communities in *Ecology and evolution of communities*, Harvard University Press, Cambridge

**Diamond J. M.** (1988): Factors Controlling Species Diversity: Overview and Synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1): 117-129

**Ditto A. M. & Frey J. K.** (2007): Effects of ecogeographic variables on genetic variation in montane mammals: implications for conservation in a global warming scenario. *Journal of Biogeography*, 34(7): 1136-1149

**Fleishman E., Austin G. T. & Murphy D. D.** (2001): Biogeography of Great Basin butterflies: revisiting patterns, paradigms, and climate change scenarios. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(4): 501-515

**Floyd Ch. H., Van Vuren D. H. & May B.** (2005): Marmots on Great Basin mountaintops: using genetics to test a biogeographic paradigm. *Ecology*, 86(8): 2145-2153

**Frey J. K., Bogan M. A. & Yates T. L.** (2007): Mountaintop Island Age Determines Species Richness of Boreal Mammals in the American Southwest. *Ecography*, 30(2): 231-240

**Gillespie R.G. & Clague D.A.** (2009): *Encyclopedia of Islands*. University of California Press, Berkeley

**Hadley K. S.** (1987): Vascular Alpine Plant Distributions within the Central and Southern Rocky Mountains, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*, 19(3): 242-251

**Hadly E. A. & Maurer B. A.** (2001): Spatial and temporal patterns of species diversity in montane mammal communities of western North America. *Evolutionary Ecology Research*, 3(4): 477-486

**Holycross A. T. & Douglas M. E.** (2007): Geographic isolation, genetic divergence, and ecological non-exchangeability define ESUs in a threatened sky-island rattlesnake. *Biological Conservation*, 134(1): 142-154

**Johnson N. K.** (1975): Controls of Number of Bird Species on Montane Islands in the Great Basin. *Evolution*, 29(3): 545-567

**Jones K. B., Kepner L. P. & Martin T. E.** (1985): Species of Reptiles Occupying Habitat Islands in Western Arizona: A Deterministic Assemblage. *Oecologia*, 66(4): 595-601

**Lawlor T. E.** (1986): Comparative biogeography of mammals on islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28 (1-2): 99-125

**Lawlor T. E.** (1998): Biogeography of Great Basin Mammals: Paradigm Lost? *Journal of Mammalogy*, 79(4): 1111-1130

- Lomolino M. V.** (1996): Investigating Causality of Nestedness of Insular Communities: Selective Immigrations or Extinctions? *Journal of Biogeography*, 23(5): 699-703
- Lomolino M. V., Brown J. H. & Davis R.** (1989): Island Biogeography of Montane Forest Mammals in the American Southwest. *Ecology*, 70(1): 180-194
- MacArthur R. H. & Wilson E. O.** (1963): An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17(4): 373-387
- MacArthur R.H. & Wilson E.O.** (1967): *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton
- Mancina C. A., Batista D. R. & E. Rojas R.** (2013): Spatial distribution patterns of terrestrial bird assemblages on islands of the Sabana–Camagüey Archipelago, Cuba: evaluating nestedness and co-occurrence patterns. *Animal Biodiversity and Conservation*, 36(2): 195-207
- Mayr E. & Diamond J. M.** (1976): Birds on Islands in the Sky: Origin of the Montane Avifauna of Northern Melanesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 73(5): 1765-1769
- Millien-Parra V. & Jaeger J.- J.** (1999): Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna. *Journal of Biogeography*, 26(5): 959-972
- Mitchell S. G., Ober K. A.** (2013): Evolution of *Scaphinotus petersi* (Coleoptera: Carabidae) and the role of climate and geography in the Madrean sky islands of southeastern Arizona, USA. *Quaternary Research*, 79(2): 274-283
- Nores M.** (1995): Insular Biogeography of Birds on Mountain-Tops in North Western Argentina. *Journal of Biogeography*, 22(1): 61-70
- Ortiz C. Ch. & Browne R. A.** (2011): Carabidae (Ground Beetle) Species Composition of Southern Appalachian Spruce-Fir Forests. *Southeastern Naturalist*, 10(4): 591-608
- Patterson B. D.** (1987): The Principle of Nested Subsets and Its Implications for Biological Conservation. *Conservation Biology*, 1(4): 323-334
- Patterson B. D. & Atmar W.** (1986): Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(1-2): 65-82
- Preston F. W.** (1962): The canonical distribution of commonness and rarity Part II. *Ecology*, 43(3): 410-432
- Riebesell J.F.** (1982): Arctic-Alpine Plants on Mountaintops: Agreement with Island Biogeography Theory. *The American Naturalist*, 119(5): 657-674
- Schultheis A. S., Booth J. Y., Perlmutter L. R., Bond J. E. & Sheldon A. L.** (2012): Phylogeography and species biogeography of montane Great Basin stoneflies. *Molecular Ecology*, 21(13): 3325-3340

- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A. & Thies C.** (2002): Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*, 17(2): 229-239
- Vuilleumier F.** (1970): Insular Biogeography in Continental Regions. I. The Northern Andes of South America. *The American Naturalist*, 104(938): 373-388
- Wallace A.R.** (1902): *Island life*, Macmillan, London
- Waltari E. & Guralnick R. P.** (2009): Ecological niche modelling of montane mammals in the Great Basin, North America: examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography*, 36(1): 148-161
- Warren B. H., Simberloff D., Ricklefs R. E., Aguilée R., Condamine F. L., Gravel D., Morlon H., Mouquet N., Rosindell J., Casquet J., Conti E., Cornuault J., Fernández-Palacios J. M., Hengl T., Norder S. J., Rijsdijk K. F., Sanmartín I., Strasberg D., Triantis K. A., Valente L. M., Whittaker R. J., Gillespie R. G., Emerson B. C. & Thébaud Ch.** (2015): Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters*, 18(2): 200-217
- Watling J. I. & Donnelly M. A.** (2006): Fragments as Islands: a Synthesis of Faunal Responses to Habitat Patchiness. *Conservation Biology*, 20(4): 1016-1025
- Watson D. M.** (2003): Long-term consequences of habitat fragmentation - highland birds in Oaxaca, Mexico. *Biological Conservation* 111(3): 283-303
- Wilcox B. A., Murphy D. D., Ehrlich P. R. & Austin G. T.** (1986): Insular Biogeography of the Montane Butterfly Faunas in the Great Basin: Comparison with Birds and Mammals. *Oecologia*, 69(2): 188-194
- Whittaker R. J. & Fernández-Palacois J. M.** (2007): *Island biogeography: ecology, evolution and conservation*, Oxford University Press, Oxford