

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

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Kateřina Szostoková**

Limitace druhové bohatosti  
Limitation of species richness

Bakalářská práce

Školitel: doc. David Storch Ph.D.

Praha, 2013

**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, 16.5.2013

Podpis

## **Poděkování**

Děkuji svému školiteli, doc. Davidu Storchovi Ph.D. za pomoc při shromažďování literatury a za cenné rady a připomínky při vypracovávání bakalářské práce.

## **Abstrakt**

V současné době lze v literatuře najít dvě hlavní hypotézy popisující dynamiku diverzity v čase – bounded a unbounded hypothesis. Podle bounded hypothesis je diverzita limitovaná zatímco podle unbounded hypothesis neexistují žádné zjevné limity diverzity. Pro tyto dvě hlavní hypotézy se hledají důkazy, nejčastěji v oblasti paleontologických výzkumů, fylogenetických studií a srovnáním lokální a regionální diverzity. Ani v jednom případě však studie nejsou jednoznačné a klíčový nevyvratitelný důkaz limitace druhové diverzity (případně její neomezenosti) stále chybí. Cílem této rešerše je uvést příklady dokladů užitých jak k potvrzení, tak vyvrácení limitace diverzity ve výše zmíněných třech oblastech biologického výzkumu a poukázat na kritiku a případné nedokonalosti jednotlivých přístupů.

## **Klíčová slova**

Druhové bohatství, originace, speciace, extinkce, diverzifikace, evidence limitace, diverzita.

## **Abstract**

Currently we can find two main hypotheses of diversity dynamics in time in literature – bounded and unbounded hypothesis. According to bounded hypothesis diversity is limited, while unbounded hypothesis says that there are no obvious limitations of diversity. Evidence for these main hypotheses comes mainly from paleontological research, studies of phylogeny and comparison of local and regional diversity. None of these approaches give us clear and incontrovertible evidence of diversity limits. The aim of this work is to show some evidence that confirm (or not) limitation of diversity in mentioned kinds of biological research. Also, I would like to point out some critics and imperfections of used methods.

## **Key words**

Species richness, origination, speciation, extinction, diversification, evidence of limitation, diversity.

## Obsah

1. Úvod.....	2
2. Fossilní důkazy .....	3
2.1. Plateau v mořské fauně.....	4
2.2. Další důkazy podporující limitaci diverzity .....	6
2.3. Důkazy vypovídající o neomezeném růstu.....	7
2.4. Kvalita fosilního záznamu .....	8
3. Fylogenetické důkazy .....	11
3.1. Nelimitovaná diverzita .....	11
3.2. Limitovaná diverzita.....	13
3.3. Některé faktory ovlivňující modely diverzity .....	16
4. Vztah lokální a regionální diverzity.....	17
4.1. Nesaturovaná společenstva.....	19
4.2. Saturace lokálních společenstev .....	20
4.3. Další problémy při analýze lokálně-regionálních vztahů .....	21
5. Závěr .....	24
Použitá literatura .....	26

# 1. Úvod

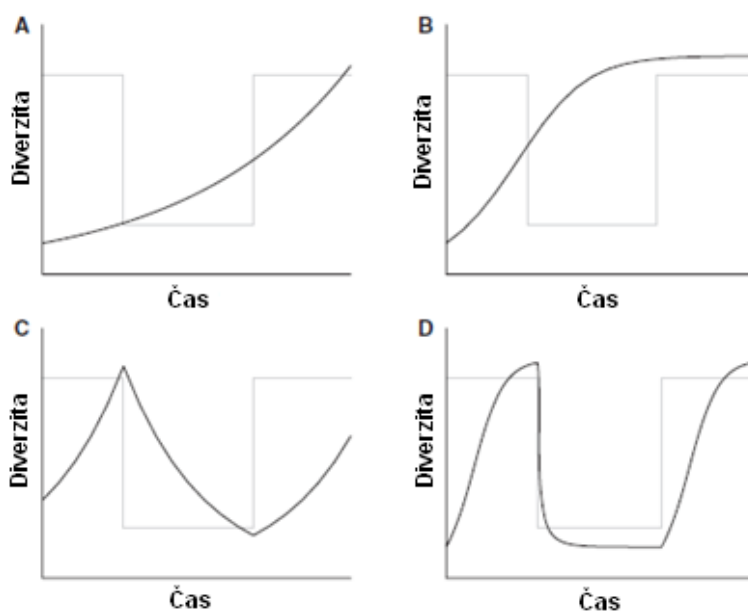
Mezi základní procesy, které regulují počty druhů na zemi, patří speciace a extinkce. Rozdíl mezi speciací a extinkcí udává diverzifikační rychlost. V paleontologických studiích se využívá místo speciace tzv. proces originace. Ten se od speciace liší tím, že zatímco speciace udává čistě počet vzniklých druhů (či jiných zkoumaných taxonomických jednotek), u originace nevíme, kolik kladů přesně vzniklo a kolik jich tedy mohlo už vyhynout. Speciace a originace jsou jevy projevující se zejména v regionálním měřítku, zatímco v rámci lokálního měřítko má na druhovou bohatost vliv imigrace. Extinkce ovlivňuje diverzitu v obou měřítkách, lokálním i regionálním.

Jednou z prvních teorií předpovídající omezený počet druhů je Teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson, 1967). Počet druhů na ostrově je dán převážně jeho velikostí a izolovaností (vliv může mít i stáří ostrova). Míra kolonizace je ovlivněna zejména izolovaností ostrova, na míru extinkce má největší vliv velikost ostrova, zatímco dostupnost zdrojů ovlivňuje extinkci pouze nepřímo. Od té doby vznikla spousta dalších teorií, které předvídají na základě různých faktorů omezenost případně neomezenost druhové bohatosti. Nejčastěji využívaným rozdělením je na tzv. „bounded“ a „unbounded hypothesis“. „Bounded hypothesis“ předpokládá, že druhová diverzita je omezená a existuje stav ekvilibria, ke kterému všechna společenstva v čase směřují. Ekvilibrium je shora určeno asymptotou. Čím je přesně daná, není jasné, nicméně vliv budou mít pravděpodobně faktory jako dostupnost potravy, dostupný prostor, tlak predátorů, a mnohé další. Je možné si je představit jako hodnotu nosné kapacity prostředí, avšak ne pro populace, ale platící pro jednotlivé taxony. Přesná definice nosné kapacity je však značně problematická. Alternativou k ohraničené diverzitě je „unbounded hypothesis“, která naopak neočekává limitaci počtu druhů. Dle této hypotézy druhy na Zemi neustále přibývají a přibývat budou, pravděpodobně exponenciálně.

V současné době je snaha najít jednoznačné a nevyvratitelné důkazy pro jednotlivé hypotézy. Cílem této práce je shrnutí nejčastějších přístupů k problematice limitace diverzity spolu s příklady jednotlivých studií z oblasti paleontologie, fylogenetiky a lokálně-regionálních vztahů a poukázat na možné nedostatky jednotlivých přístupů a použitých statistik.

## 2. Fosilní důkazy

V této části bych chtěla zmínit některé důkazy související s fosilními nálezy. Díky intenzivnímu paleontologickému zkoumání se v této oblasti poznatky neustále rozšiřují. Obvykle se využívá základního rozlišení dynamiky diverzity na dva typy - omezenou (rovnovážnou, logistickou) a neomezenou (exponenciální). Tyto dvě hypotézy jsou poměrně obecně definované. Při rozšíření těchto hypotéz můžeme dostat více aplikovatelných modelů. V paleontologických studiích se lze setkat se 4 základními modely dynamik (Obr.1) (Alroy, 2010). První – diverzita je výsledkem speciace a extinkce, které se jeví náhodné (VanValen, 1973 – Red Queen). Druhá, diverzita může narůstat náhodně (a tedy exponenciálně), ale zdá se být limitována, protože je omezována masovými extinkcemi (Benton, 2009). První dva modely rozvíjejí „unbounded hypothesis“. Následující dva modely dynamiky diverzity vycházejí z „bounded hypothesis“.



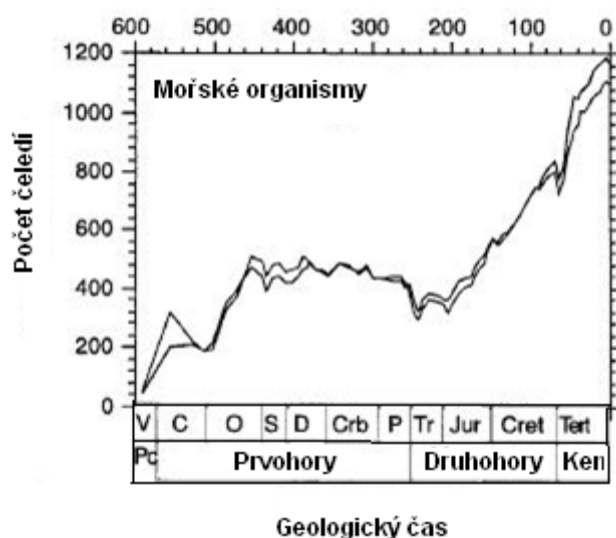
Obr. 1. Alternativní pohledy na dynamiku diverzity. Černé linie vyjadřují diverzitu v logaritmickém měřítku; šedé linie udávají klíčový vnější faktor jako paleogeografickou či environmentální proměnnou nebo diverzitu jiné taxonomické skupiny. A, čistý exponenciální nárůst bez vnějších nebo vnitřních vlivů (Red Queen model). B, logistický růst s žádnými vnějšími faktory, ale s limitem druhové bohatosti daným vlivem vnitřních faktorů, jako např. kompeticí. C, exponenciální růst rychlosti, která je ovlivňována vnějšími faktory. D, logistický růst omezený vnějšími faktory. C a D poukazují na důležitost vlivu environmentálních faktorů nezávisle na existenci limitace. Převzato a upraveno podle Alroy (2010)

Podle třetího modelu může mít diverzita stanovené pevné limity, které jsou dány ekologickými interakcemi, jako např. kompeticí. Pokud jsou všechny ostatní faktory stejné, diverzifikace by měla růst, dokud nebude dosaženo ekvilibrium při dosažení nosné kapacity a míra turnoveru nebude vyrovnaná (Sepkoski, 1978). Poslední z uváděných hypotéz říká,

že diverzita může sledovat fyzikální faktory, jako je třeba zeměpisná šířka nebo obyvatelný geografický areál (např. Thuy et al., 2012). Díky variabilitě v těchto faktorech (jako např. dostupnost pevniny; Mannion et al., 2012) může být přítomná ekvilibriální dynamika, i když křivka vyjadřující diverzitu není logistická (Alroy, 2010).

## 2.1. Plateau v mořské fauně

Jako jeden z nejsilnějších důkazů limitovaného počtu druhů je často uváděno Paleozoické plateau (Obr.2.) (Sepkoski, 1996). Jedná se o dlouhotrvající ekvilibrium,

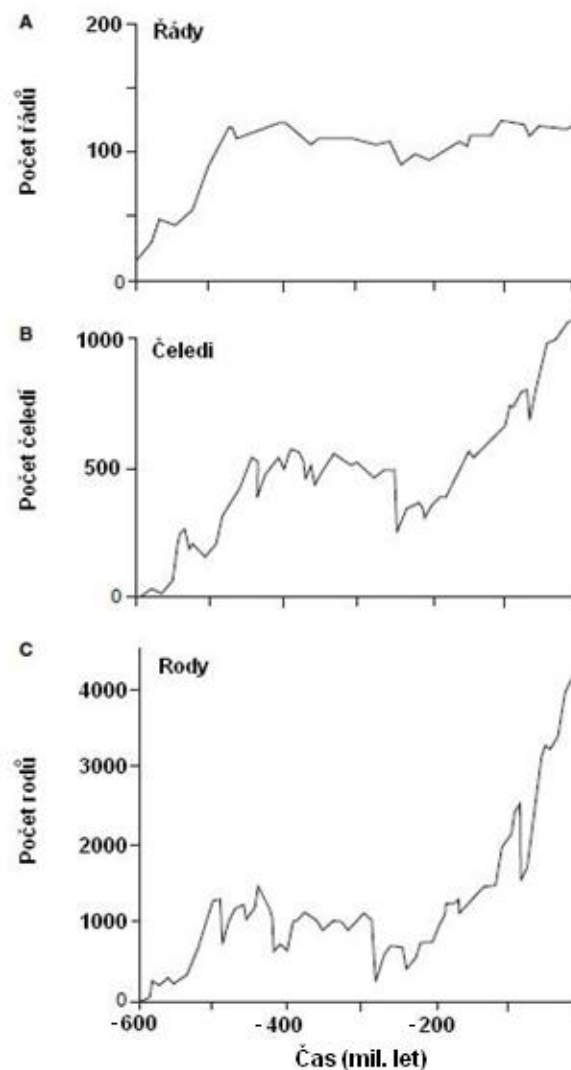


Obr.2. Diverzita čeledí ve Fanerozoiku. Převzato z Benton (2001)

kterého dosáhla mořská fauna po Kambrijské explozi, a které bylo udržováno po dobu 450 miliónů let. Doba trvání ekvilibria je však variabilní v závislosti na úrovni zkoumaného taxonu (Obr.3). Pro živočichy na úrovni řádů je plateau dlouhé přibližně 450 miliónů let. Pokud vyneseme proti geologickému času bohatost čeledí, doba trvání ekvilibria se zkrátí na 250 miliónů let. Navíc je možné pozorovat následný nárůst čeledí, který trvá až do dnešní doby. Na úrovni rodů je plateau nižší a nepravidelnější, následované exponenciálním růstem (Benton, 2001; Benton & Emerson, 2007). Pro druhy nemá tvorba podobné křivky význam, fosilní nálezy jsou příliš nekompletní a výsledná data by byla značně zkreslená. Vztah mezi diverzitou vyšších taxonů a diverzitou druhů je často nejasný (Benton, 2009), takže odvození takovéto křivky na základě údajů o vyšších taxonomických jednotkách by bylo také nepřesné. Peters & Foote (2001) zkoumali vztah mezi diverzitou a dostupností exponovaných sedimentárních hornin. Krátkodobé změny v diverzitě jsou silně korelovány se změnou



množství mořských sedimentů. Stejně tak by mohl existovat vztah mezi sedimenty a dlouhodobými změnami v diverzitě, takže by plateau nebylo důkazem limitace, ale jen artefaktem použitých analýz. Ke stejnému závěru došli i Vermeij & Grosberg (2010). Metody využívané k redukci artefaktů způsobených vzorkováním ve skutečnosti mohou ovlivnit výsledky studií směrem k asymptotické diverzitě. Například některé velké, špatně zachovalé skupiny, které byly typické pro recentní časové periody, byly vyřazeny z analýzy (Alroy, 2008 – vyřazení mořských bezobratlých, jejichž kostry byly vyztuženy aragonitem a špatně zachovány. Protože se jednalo pravděpodobně o velké a diverzifikované skupiny, po jejich vyřazení není patrná expanze mořských bezobratlých v Kenozoiku, takže se diverzita jeví falešně v rovnovážném stavu). Dále pak vzorky, ve kterých byly počítány druhy, byly často normalizované, aby obsahovaly stejný počet jedinců. To mohlo vést k podhodnocení výskytu vzácných druhů ve fosilně bohatých vrstvách. Nefiltrovaná data by tedy mohla mnohem přesněji odhalit opravdovou dynamiku diverzity (Vermeij & Grosberg, 2010).



Obr.3. Mění se druhová bohatost v závislosti na taxonomickém rozlišení. Podle Benton & Emerson (2007)

Nejčastější rozlišení pro studium taxonů v rámci paleobiologie je na úrovni čeledí či řádů. A v obou případech je déletrvajícím úsek, kdy je dosaženo ekvilibrium, zřetelný. Z grafů můžeme usoudit, že udržované ekvilibrium bylo pod nosnou kapacitou, protože je možný další nárůst, ke kterému v současné době stále dochází (Benton & Emerson, 2007). Podle Alroy (2008) základní logistický model předpokládá, že diverzita dosáhne jednoho konkrétního ekvilibria a dále již nebude narůstat. Tím pádem se model nedá aplikovat na plateau a lépe by odpovídal model umožňující více ekvilibrií.

Mořská Metazoa, řády a rody, vykazují od Fanerozoika rychlejší diverzifikaci v raných stádiích následovanou jejím zpomalením, což naznačuje, že diverzita se blíží asymptotě (Sepkoski, 1978). Jak starší data (Sepkoski, 1978; 1996) tak i novější data dokumentují pokles jak v originační tak i extinkční rychlosti ve Fanerozoiku.

## **2.2. Další důkazy podporující limitaci diverzity**

Během raného Kambria došlo k nárůstu počtu taxonů mořské fauny. Rychlost diverzifikace však po exponenciálním nárůstu s časem zpomalila. To by naznačovalo přítomnost omezení daného vnějšími limity a tím pádem i možné ekvilibrium. Snížení diverzifikační rychlosti může být v pozdější fázi diverzifikace způsobeno nárůstem kompetice, který ovlivní originaci (dojde ke snížení) a extinkci (její rychlost se zvýší). Takový stav odpovídá okamžiku, kdy logistická křivka dosáhne ekvilibria (asymptoty) (Benton & Emerson, 2007). To lze považovat za jeden z tzv. diversity-dependence jevů, kdy jsou procesy ovlivňující počet druhů závislé na diverzitě. Tyto jevy můžeme rozdělit do 3 typů podle vztahu originace, extinkce a druhové diverzity (Alroy, 2008). Za první – rychlost originace může negativně korelovat s předcházející úrovní diverzity. Když je přítomno hodně druhů rychlost originace je pomalá a naopak. Při dosažení ekvilibria jsou oba procesy v rovnováze. To platí např. pro mořské živočichy na úrovni řádů (Benton & Emerson, 2007) nebo např. pro faunu v období Paleozoika (Sepkoski, 1996). Dalším typem diverzitou ovlivňovaných procesů může být korelace mezi počtem druhů a extinkcí. Vztah bude fungovat podobně jako v prvním případě – zvýšená diverzita zapříčiní zvýšenou extinkci. V pozdním Kambriu u mořských čeledí nebyl prokázán pokles v originační rychlosti, ale zvýšený nárůst extinkce ano (Sepkoski, 1996). Třetím příkladem možného vztahu je pozitivní korelace originační a extinkční rychlosti. Nejčastěji jsou zaznamenány případy, kdy extinkce je následována prudkým nárůstem v originační rychlosti. Např. obnovení počtu druhů (a mnohdy i převýšení předchozího stavu diverzity) následující po masových extinkcích

(např. Foote, 2003; Sahney et al., 2010). Existenci limitů druhové diverzity můžeme také najít např. u dírkonošců (Ezard et al., 2011), čelistnatých obratlovců (Alfaro et al., 2009) či severoamerických savců (Alroy et al., 2000). První dvě zmíněné studie jeví známky diversity-dependence procesů, ale nevykazují silné důkazy pro limitaci. U studie na severoamerických savcích lze však najít i známky limitace. V Kenozoiku je dosaženo ekvilibrium, kolem kterého druhová diverzita kolísá. Extinkční i originační rychlost vzájemně koreluje a na úrovni savčích řádů je prokazatelné ekvilibrium trvající desítky miliónů let.

### **2.3. Důkazy vypovídající o neomezeném růstu**

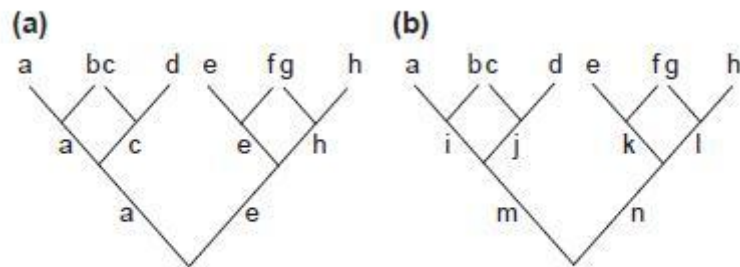
Zatímco mořské fauně lépe odpovídají modely rovnovážné (Paleozoické plateau), exponenciální nárůst diverzity bez zjevných omezení je často přisuzován terestrickým organismům (Benton, 1997; 2001). Zdá se, že na druhy bohaté terestrické taxony, jako například kvetoucí rostliny, hmyz a obratlovci, navzdory přerušením prostřednictvím masových extinkcí, diverzifikují bez dosažení asymptoty během posledních 100 miliónů let (Benton & Emerson, 2007; Vermeij & Grosberg, 2010). Diverzifikační exploze a vysoká diverzita terestrických organismů je způsobena pravděpodobně expanzí do nového ekologického prostoru (Benton, 2010). Tento názor je podpořen i studií Sahney et al. (2010), kdy autoři testovali souvislost mezi druhovou diverzitou, ekologickou diverzitou a expanzí terestrických obratlovců. K analýze bylo využito 81% všech čeledí tetrapod. Vyloučeny byly čeledi bez fosilního záznamu a čeledi obsahující pouze jeden druh. Ze všech možných kombinací velikostí živočichů, potravních návyků a základních typů obyvatelných habitatů vyšlo 288 hypotetických „modů života“. Po vyřazení nereálných kombinací (daných například nedostupností konkrétní potravy v daném typu habitatu) zbylo autorům 207 obyvatelných modů. Z nich je v současné době obývaných 75, což činí pouhých 36% možné diverzity. Proto počet druhů narůstá bez pozorovatelných omezení. Podobná studie existuje i pro mořské taxony (Bambach et al., 2007). Ty osídlily v současnosti 78% obyvatelných modů, což odpovídá stavu blízkému saturaci. Mezi další skupiny organismů vykazující exponenciální nárůst druhové bohatosti v čase patří například krytosemenné rostliny, u kterých mladší skupiny vykazují vyšší diverzifikační rychlost (Magallón & Castillo 2009), nebo hmyz (Mayhew, 2007). U hmyzu je rychlost kladogeneze střední až malá, ale je udržovaná dlouhodobě v čase, navíc míra extinkce je velmi nízká. Žádná omezení diverzifikace nebyla nalezena.

## 2.4. Kvalita fosilního záznamu

Není překvapivé, že čím starší období je předmětem studia, tím je horší dochovaný fosilní záznam. Ten sice může být užitečný coby podklad pro molekulárně fylogenetické studie, avšak sám o sobě je poměrně nekompletní, což může vést ke zkreslení v rámci některých analýz. Díky podmínkám pro sedimentaci je mořská fauna zachovaná mnohem lépe než terestrická. Je tedy otázkou, zda lze vůbec využít terestrický fosilní záznam k analýze saturace diverzity. Záznam nemusí být perfektní, dokonce ani dobrý, ale důležitým faktorem je jeho adekvátnost pro využití v konkrétních studiích (Benton, 2010). Podle Sahney et al., (2010) je terestrický fosilní záznam k analýze použitelný. U tetrapod je dobře vyvinutá kostra, která se více či méně zachová. Existují místa s vyjimečně zachovalým fosilním záznamem, jako „Early Devonian Rhynie Chert“ ve Skotsku nebo „Early Cretaceous Jehol Group“ v Číně, kde se zachoval téměř kompletní fosilní záznam dané doby, včetně živočichů s měkkými tkáněmi (Benton et al., 2000). Dobrá zachovalost fosilií pro taxony na vyšší úrovni je podpořena i molekulárně fylogenetickými studiemi, které vykazují dobrou shodu s daty. Na základě toho lze usoudit, že ne mnoho klíčových fosilií chybí, a že fosilní záznam tetrapod je srovnatelný (kvalitou) se záznamem např. ryb či ostnokožců (Benton et al., 2000). V dlouhodobém globálním měřítku na úrovni čeledí neexistuje žádný důkaz potvrzující rozdíly v kvalitě mořského a terestrického fosilního záznamu. Rozdílnost v diverzifikaci obou skupin organismů z tohoto důvodu nemůže být vysvětlována jako chyba způsobená špatným fosilním záznamem (Benton, 2001).

K dalšímu zkreslení dat může docházet i díky ne vždy jednoznačnému stanovení doby originace a extinkce druhu. O extinkcích jsou dobré záznamy ve srovnání s dochovanými záznamy o následně zvýšené rychlosti originace (období s málo exponovanými sedimentárními horninami). Druhy, které vyhynuly v období s chudým fosilním záznamem, budou těžko zachovalé v odpovídajícím konkrétním intervalu a jejich poslední nálezy budou datovány k předcházejícímu období s dobrým fosilním záznamem. To povede k nadhodnocení míry extinkce. Stejně tak stanovení prvního výskytu nového druhu bude často špatně datováno k období s dobrou zachovalostí fosilního záznamu (Peters & Foote, 2002). Míra originace se zdá být mnohem zkreslenější nekompletností a variabilitou zachovaných fosilií než extinkce. Zatímco extinkční události mají tendenci „se objevit“ v obdobích s větším potenciálem pro dochování, následné fáze originace taxonů jsou v záznamu zastoupeny mnohem méně (Foote, 2003). Problém s datováním originace může mít vliv na fylogenetický strom a tím i na odhadované stáří jednotlivých druhů (Obr.4) (Chown & Gaston, 2000).

Paleontologické nálezy také mohou být zkresleny díky rozšíření a hustotě výskytu daného taxonu. Taxony s velkými areály rozšíření budou pravděpodobněji nacházené a vzorkované než ty s malými areály, stejně tak to platí i pro početnější taxony ve srovnání s těmi druhově chudými (Kosnik et al., 2011). Např. pokud je druh hojný, ale vyskytuje se v menším areálu, pak je vysoká pravděpodobnost, že bude nalezen (Chown & Gaston, 2000).



Obr. 4. Dva hypotetické fylogenetické stromy se stejným počtem speciálních událostí. Vzdálenost mezi dvěma uzly reprezentuje časový úsek 5 miliónů let. A) je příkladem stromu se zachováním předka, b) bez zachování předka. V případě fylogenetického stromu a) se zachovanými předky jsou taxony e a h výrazně starší než v případě fylogenetického stromu b). Z toho je patrné, že bez znalosti času a místa odvětvení kladu se nedá přesně určit stáří taxonů e a h. Převzato a upraveno podle Chown & Gaston (2000).

K nadhodnocení počtu druhů lze dojít díky lišícímu se zpracování dat různými autory. Ne zřídka se může stát, že jména druhů jsou synonymem pro jiný již pojmenovaný druh, takže dojde k duplikaci jmen pro stejnou biologickou entitu. Jména, která nelze jasně přiřadit ke konkrétní biologické entitě (např. zahrnují několik různých druhů, jejich popis je moc obecný a nestačí k rozlišení jednotlivých taxonů) mohou zase způsobit podhodnocení skutečného počtu druhů (Kosnik et al., 2011). Naštěstí vliv těchto jevů na výsledky studií je malý. Nálezy v rámci menších výzkumů, které se zaměřovaly na kratší časové intervaly, bývají často v rámci analýz vyřazovány. Navíc je nepravděpodobné, že by dlouhodobé trendy v diverzitě či masové extinkce byly překryty taxonomickou revizí v rámci jedné nebo dvou dekad (Alroy, 2002).

Nejlepšího přiblížení originaci a extinkci se dá dosáhnout při kombinaci a využití paleontologických dat jako podpory pro molekulárně fylogenetické kladogramy. Kromě nalezeného Paleozoického plateau v mořské fauně se z většiny fosilních nálezů zdá, že diverzita je neomezená. V současné době však i tento dříve poměrně konzervativní model ekvilibria mořské fauny začíná být díky novým analýzám „bořen“ a nemalá část autorů se přiklání k tomu, že se jedná pouze o artefakt. Avšak i exponenciální růst fauny, který se

během posledních přibližně 200 milionů let vykazuje velké množství taxonů, může být pouze artefaktem způsobeným jevem zvaným „Pull of the Recent“ (tah přítomnosti) (Jablonski et al., 2003; Storch, 2008). Příčinou je lepší ochrana fosilií a intenzivnější sběr dat v mladších skalních vrstvách, spolu s informacemi o žijících organismech, které jsou nesrovnatelně lepší než o fosilních taxonech. Celý problém spočívá ve stanovení doby výskytu taxonů na základě prvního a posledního fosilního nálezu. Zkoumané taxony však mohou být mnohem starší než by vyplývalo z prvního nálezu (stejně tak mohly existovat déle, než je určeno posledním dochovaným nálezem). Navíc je automaticky počítáno s výskytem daného taxonu mezi krajními nálezy i v časových periodách, ze kterých nejsou dochované fosilní doklady. To může uměle zvyšovat diverzitu směrem k současnosti. A právě díky nekompletnosti záznamů (ač pro analýzy postačí, originace a extinkce jsou velmi nejisté) samotné fosilní záznamy nepřinášejí odpověď na problematiku limitace počtu druhů.

### 3. Fylogenetické důkazy

Při hledání odpovědi na otázku, zda je diverzita druhů na zemi limitovaná, mohou posloužit i výsledky fylogenetických studií. Na rozdíl od paleontologických výzkumů, může fylogenetika podávat přesnější informace o diverzifikaci a evoluci jednotlivých linií na základě kombinace paleontologických a molekulárních dat a není tak výhradně vázaná na nedostatečný fosilní záznam (McInnes et al., 2011). Některé klady jsou v koncových částech mnohem více rozvětvené než jejich sesterské linie. Takovéto rozdělení druhů mezi jednotlivými větvemi fylogenetického stromu může vzniknout působením stochastických jevů, a tudíž se jedná pouze o náhodu (Raup et al., 1973). To však již bylo několikrát vyvráceno (Cardillo et al., 2003; Cardillo et al., 2005; Stuart-Fox & Owens, 2003) – ukázalo se, že je počet druhů v jednotlivých kladech do jisté míry deterministicky určen. U bohatších kladů je možnou příčinou jejich diverzity větší míra diverzifikace, nebo jsou evolučně starší, anebo je za tím skutečnost, že pouze druhově chudé klady jsou ve své diverzifikaci omezovány. Ekologické limity v tomto případě působí na diverzifikaci tím, že ovlivní speciaci a extinkci.

#### 3.1. Nelimitovaná diverzita

Pokud počet druhů není ničím limitován, pak by hodně diverzifikované klady oproti těm méně bohatým měly být buďto evolučně starší a/nebo mít vyšší speciální rychlost než druhově chudé klady (Stephens & Wiens, 2003; McPeck & Brown, 2007; Rabosky, 2009b). Za předpokladu, že platí hypotéza přisuzující vyšší počet druhů těm kladům, které jsou evolučně starší, platí, že diverzita uvnitř kladu by měla s věkem a časem narůstat (McPeck & Brown, 2007; Morlon et al., 2010; Venditti et al., 2010). Evolučně starší klady měly totiž více času kumulovat druhy. McPeck & Brown (2007) pro členovce, strunatce a měkkýše prokázali signifikantní pozitivní korelaci mezi stářím kladu a druhovou diverzitou. Podporu pro svá data našli i ve fosilním záznamu, kdy bohatost současných druhů hmyzu a obratlovců korelovala se stářím korunové skupiny v rámci řádů. Rabosky (2009b) na základě této studie testoval znovu vztah mezi stářím kladu a počtem druhů, tentokrát s větším souborem dat. Pozitivní vztah mezi diverzitou a stářím kladu se v tomto případě projevil pouze u hmyzu. Rozdíl ve výsledcích studií může být dán signifikantním rozdílem ve stáří jednotlivých skupin, které byly k analýze využity Wiens (2011a). Stejně tak Venditti et al. (2010) – s aplikací časově kalibrovaných délek větví a parametrizovaných birth-death modelů zrekonstruovali diverzifikační patrnosti uvnitř kladů. Ze všech

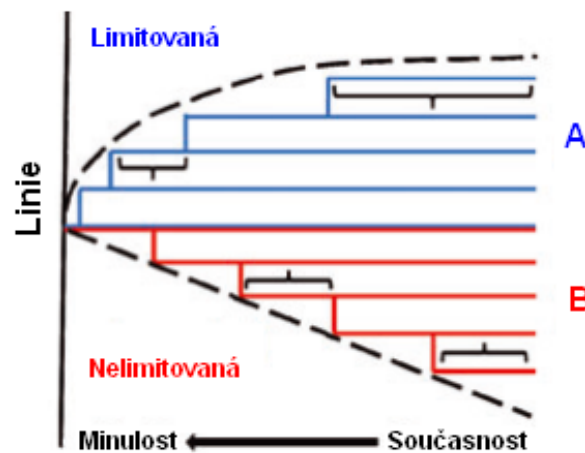
testovaných kladů 69 % odpovídá modelu, kdy druhová diverzita roste s časem. Nicméně ve studii nejsou zahrnuty vymřelé linie, takže se vlastně počet druhů ani nemusí zvyšovat, ale zůstává konstantní nebo dokonce klesá, aniž by to analýza odhalila (další kritika např. Liow et al. 2010, Morlon et al., 2010, Quental & Marshall, 2010). Morlon et al. (2010) analýzou fylogenetických stromů obojživelníků, členovců, ptáků, savců, měkkýšů a kvetoucích rostlin dospěli k tomu, že 75 % z 289 kladů, které testovali, vykazovalo známky rostoucí diverzity v čase. Podle autorů je tento jev však pouze dočasný, způsobený nedosažením ekologických limitů, protože pro zkoumané klady rychlost diverzifikace s časem klesá. Korelace stáří kladu s počtem druhů však nemusí být spolehlivým důkazem pro neexistenci limitů druhové diverzity. Pokud se druhy v čase kumulují, pak by z toho vyplývalo, že druhově chudé klady musí být mladší (měly méně času k diverzifikaci), a naopak, druhově bohaté klady budou ty staré. Lze však najít i mladé bohatě diverzifikované větve, např. Seehausen (2006) na příkladu cichlid z Afrických jezer.

Nízký počet druhů přítomný v druhově chudých kladech nemusí být způsoben limitací ekologickými ani jinými faktory. Možnou příčinou může být rozdíl ve speciální rychlosti. U diverzifikovanějších kladů je rychlost speciace vyšší a u druhově chudých kladů se jedná pouze o větve pomaleji odvětvující druhy. Vyšší speciální rychlost sama o sobě však nestačí. Aby měla vliv na rychlost diverzifikace, je třeba, aby míra extinkce nekopírovala speciaci (klesla, byla konstantní nebo rostoucí, avšak pomaleji než speciální rychlost). Při srovnání diverzifikační rychlosti mezi temperátními a tropickými druhy pěvců (Ricklefs, 2006) vykazovaly tropické druhy vyšší speciální rychlost. To by mohlo být vysvětlením vyšší druhové bohatosti pěvců v tropech. Zajímavé je, že stejně jako Morlon et al. (2010) přišla i studie na pěvcích s tendencí postupného zpomalování speciální rychlosti v čase a navíc vztah stáří kladu a diverzity nevykazoval pozitivní korelaci. Na tyto výsledky je možno se dívat jako na důkazy pro i proti limitaci diverzity. Důkaz pro limitaci diverzity - vyšší speciální rychlost je pouze dočasným jevem, v čase dojde k jejímu utlumení díky působení ekologických faktorů (například postupným zaplňováním nik) a systém dosáhne jakéhosi ekvilibria. V tu chvíli speciace (případně spolu s imigrací) bude kompenzována extinkcí a nebude prokazatelný vztah mezi stářím kladu a diverzity. Alternativní výklad podporující neomezenou diverzitu – diverzifikovanější klady za svou bohatost vděčí rychlejší diverzifikaci a neprůkaznost pozitivního vztahu mezi stářím kladu a počtem druhů nemusí nutně svědčit o jeho neexistenci (Wiens, 2011a). Mezi další studie, které zkoumají a u různých skupin předkládají důkazy o rychlejší diverzifikaci taxonů, patří např. studie na obojživelnících (Wiens, 2007; Wiens *et al.*, 2011) a australských obratlovcích



(Rabosky et al., 2007). V některých výzkumech pro větší kmeny (měkkýši, členovci a strunatci) se žádný vztah pro rychlejší diverzifikaci a větší počet druhů neprojevil (Rabosky, 2010).

Kombinace vyšší diverzifikační rychlosti spolu s nepřítomností vztahu stáří kladu a diverzity může být vykládána jako důkaz pro i proti limitaci druhové diverzity. Navíc takzvané „neekvilibriální“ mechanismy budou pozorovatelné a budou mít i větší význam pro mladé klady, jednoduše proto, že je velmi pravděpodobné, že se nachází v růstové fázi saturační křivky (Rabosky, 2009a). Mnohem jednoznačnější se zdají být důkazy svědčící o existenci ekologických omezení.

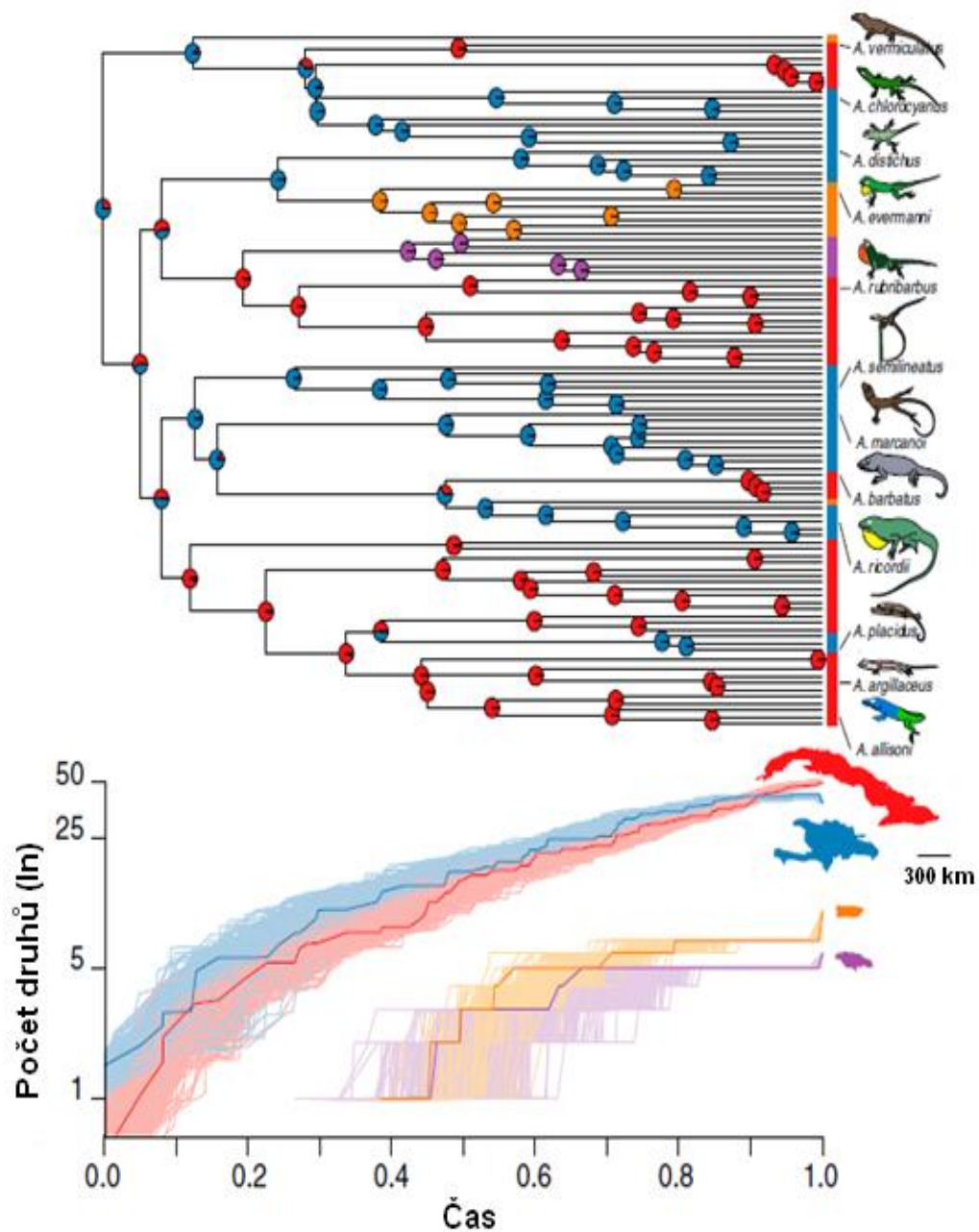


Obr. 5. Pokud je míra diverzifikace nezávislá na diverzitě, pak by délka všech větví měla být víceméně konstantní. Zpomalování diverzifikace v čase se projeví relativním prodloužením jednotlivých větví. Převzato z Cornell (2013)

### 3.2. Limitovaná diverzita

Důkazů podporujících limitaci druhové bohatosti je několik typů. Teoreticky by měla být pořád stejná pravděpodobnost odvětvení kladů (Obr. 5). Vzhledem k tomu, že se odvětvení nových druhů zpomaluje (vzdálenost mezi jednotlivými uzly narůstá), zdá se, že dochází k omezení diverzifikace prostřednictvím ekologických faktorů. Za omezení míry diverzifikace můžeme považovat variabilitu v rychlosti procesů (zpomalení speciace, nárůst extinkce či obojí najednou). Rabosky a Glor (2010) zkoumali druhovou diverzitu rodu *Anolis* na Velkých Antilách. Na všech ostrovech kromě Kuby, došlo ke zpomalení diverzifikace (Obr. 6). Rod *Anolis* je v tomto případě dobrým výzkumným objektem, protože kromě vysoké fenotypové variability umožňuje zkoumat vliv šíření mezi jednotlivými ostrovy na diverzifikaci. K podobným závěrům jako Rabosky a Glor dospěli i Mahler et al. (2010). Diverzifikační rychlost druhů na Nové Kaledonii byla původně považována za konstantní.

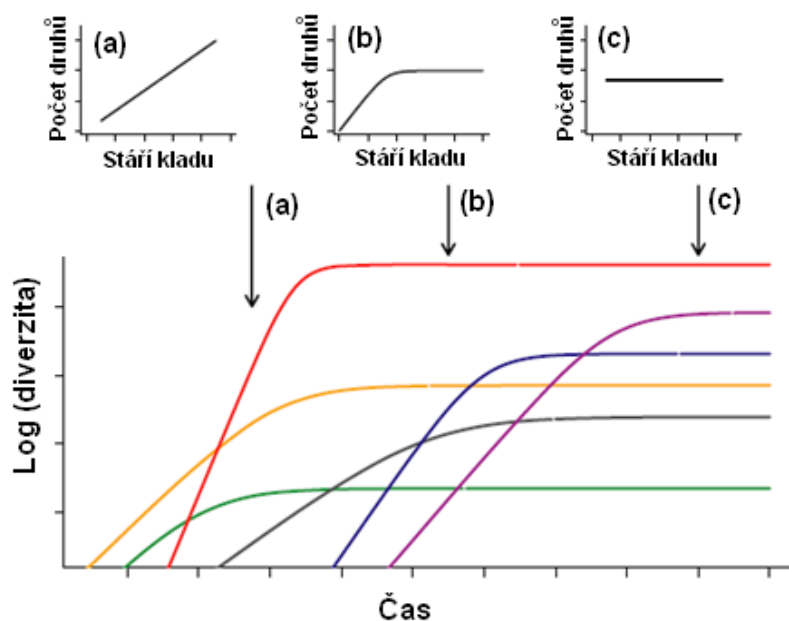
Ovšem zdá se, že se ostrov po odtrhnutí od Gondwany potopil, takže byl znovu osídlen a s postupným zaplňováním nik druhy dochází ke zpomalování diverzifikace. To bylo prokázáno pro několik zde žijících skupin organismů (např. kvetoucí rostliny, ještěrky, sekáči, brouci, chrostíci) (Espeland & Muriene, 2011). I v dalších skupinách, jako jsou např. savci, ptáci, plazi, hmyz, ryby či rostliny je omezená (zpomalená) diverzifikace zřejmá. (Cardillo et al., 2003; Cardillo et al., 2005; Ricklefs, 2006; Morlon et al., 2010; Pyron and Burbrink, 2012).



Obr. 6. Fylogenetický strom rodu *Anolis* s rekonstruovanou pravděpodobností osídlení ostrova a akumulačními křivkami pro Kubu (červená), Hispaniolu (modrá), Jamaiku (fialová) a Puerto Rico (oranžová). Převzato z Rabosky a Glor (2010).

Pokud je však diverzita omezována ekologickými omezeními nebo pokud ekologická omezení alespoň zpomalují diverzifikaci kladu, pak by zpomalující diverzifikace měla být korelována se zmenšující se velikostí nik. Jinými slovy, čím víc je na místě druhů, tím méně životního prostoru připadá na jednotlivé taxony. Příkladem může být studie Wiense (2011b) a jeho studie na stromových žábách čeledi Hylidae ve Střední Americe. Se zaplňováním nik a narůstajícím počtem druhů dochází ke zpomalení diverzifikace. Zajímavé je, že i přes to sem mohou invadovat ekologicky podobné druhy žab z jiných kladů z jiných regionů (jihoamerické druhy). To by nasvědčovalo tomu, že niky v regionu nejsou vyčerpány, i když diverzifikace uvnitř jednotlivých kladů zpomalí nebo se dokonce zastaví úplně.

Stejně jako se korelace stáří kladu s diverzitou považuje za důkaz neomezené diverzity, absence tohoto vztahu je často považována za důkaz přítomnosti limitace (Obr. 7). Nepřímo dokládá regulaci prostřednictvím jiných faktorů.



Obr. 7. Vztah mezi stářím kladu a druhovou bohatostí při limitaci diverzity uvnitř kladů ekologickými nebo jinými faktory. Klady se vzájemně liší ve svém stáří, kdy oranžový je nejstarší, fialový nejmladší. Dále se klady liší v diverzifikační rychlosti během „růstové“ fáze. Vztah mezi stářím kladu a druhovou bohatostí závisí na námi využitém časovém rámci. Pokud sledujeme mladé klady ve fázi exponenciálního růstu (a), zaznamenáme pozitivní vztah mezi stářím kladu a druhovou diverzitou, i když rychlost diverzifikace se mezi jednotlivými klady dramaticky liší (Rabosky 2009b). Když některé klady dosáhnou limitu počtu druhů a další pokračují v růstu (b), bude zřejmý logistický vztah mezi stářím kladu a diverzitou. Když diverzita uvnitř kladů je regulována, nebude vztah mezi stářím kladu a diverzitou žádný. Rabosky (2009b) našel u většiny vyšších taxonů vztah věku a diverzity odpovídající (c). Upraveno a převzato z Rabosky (2009a).

Analýza pěvců (Ricklefs, 2006), šupinatých plazů (Ricklefs et al., 2007) a motýlů (Mullen et al., 2011) nevykazují známky korelace mezi stářím kladu a diverzitou. Jsou studie prokazující i inverzní vztah, s rostoucím stářím kladů se počet druhů v nich zmenšuje, např. Magallón & Castillo, (2009 u kvetoucích rostlin). Případným vysvětlením může být tzv. „clade volatility model“ (Rabosky, 2009a). V tomto modelu vede vysoká míra diverzifikace u starých kladů pravděpodobně k rychlejší extinkci, takže přežívající klady s vysokou diverzitou jsou ty mladé.

### 3.3. Některé faktory ovlivňující modely diverzity

Při odvozování důkazů limitace diverzity pomocí fylogenetiky je třeba počítat s omezeným taxonomickým rozsahem. V některých případech to však může být i výhoda – jako třeba při studiu r.*Anolis* na Velkých Antilách (Mahler et al., 2010; Rabosky & Glor, 2010). Je totiž velmi pravděpodobné, že vzájemně ekologicky podobné druhy jsou také ovlivňovány stejnými ekologickými omezeními (Cornell, 2013).

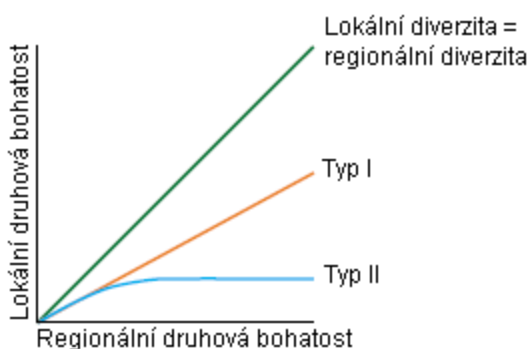
Většina studií předpokládá automaticky tzv. taxonomickou ekvivalenci (Cardillo et al., 2003), která nemusí být vždy dodržena. Častým problémem stejně jako u paleontologických analýz je stanovení extinkce, případně její identifikace. Většina studií proto nezahrnuje do svého výzkumu extinkci vůbec (např. Mahler et al., 2010; Pyron & Burbrink, 2012).

Dále má na studie vliv matení pojmů – Wiens (2011a) poukazuje na zmatení pojmů „time-for-speciation“ a „clade-age“, kdy jsou často zaměňovány coby synonyma (např. Rabosky, 2009b). Tyto pojmy se však nepřekrývají a neprokazatelnost vztahu stáří kladu s diverzitou neznamená, že není přítomný žádný vztah mezi časem a druhovou bohatostí. Přístup využívající „time-for-speciation“ porovnává druhovou diverzitu zejména nižších taxonomických jednotek (rody a níže) s časem, po který tyto taxony měly možnost se v daném regionu vyvíjet a odvětvovat druhy (Stephens & Wiens, 2003; Wiens et al., 2007). Při srovnání stáří kladu a diverzity na vyšší taxonomické úrovni však mohou být tyto patrnosti diverzity „neviditelné“ (Wiens, 2011a). Klad tedy nemusí vykazovat žádné známky vztahu stáří kladu a druhové bohatosti, a zároveň může vykazovat pozitivní korelaci mezi diverzitou a časem dostupným ke speciaci. Efekt času dostupného ke speciaci je potlačený zejména při testování na vyšší taxonomické úrovni (Rabosky, 2009b).

## 4. Vztah lokální a regionální diverzity

Jako doklad limitace druhové diverzity, může sloužit i její chování na lokální úrovni. Pakliže lokální diverzita vykazuje známky saturace a existuje tím pádem limit počtu druhů, mohl by takovýto limit existovat i na větších měřítkách. Při výzkumu diverzity se používá základního rozlišení měřítka na lokální a regionální. Na malém území se dá studovat vliv ekologických faktorů - mezidruhových interakcí, konkurence, predace, parazitismu, nemocí, vliv abiotických fluktuací, imigrací, lokálních extinkcí či disturbancí. Někdy se pro tyto jevy, které mohou omezovat nárůst diverzity, používá termín vnitřní faktory. V rámci regionálního měřítka je pak diverzita ovlivňovaná biogeografickými jevy jako např. šířením na dlouhou vzdálenost, fluktuacemi areálů rozšíření, geografickými bariérami, speciací či rozsáhlými extinkcemi neboli vnějšími faktory.

Mezi jedny z nejčastěji používaných metod výzkumu lokální diverzity a její případné nasycenosti patří srovnání lokální a regionální druhové bohatosti. Vztah mezi lokální a regionální diverzitou (dále jen LRD) můžeme rozdělit na dva základní typy - Typ I a Typ II (Obr. 8). V prvním případě je tento vztah lineární. S rostoucí regionální diverzitou roste přímo úměrně i diverzita lokálních společenstev (s menším sklonem než 1). To znamená, že počet druhů závisí na regionálním species poolu, zatímco na lokálně působících faktorech (jako kompetice, predace, ..., zmíněných výše) závisí slabě nebo vůbec. Pro tento jev se používá označení „proportional sampling“ (Typ I).

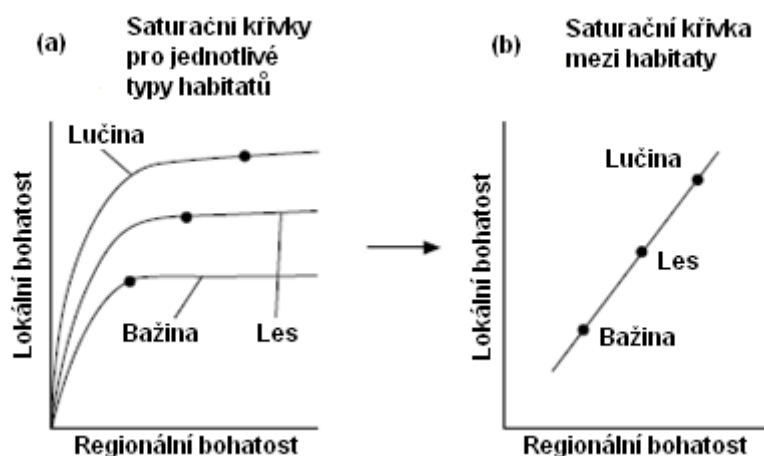


Obr. 8. Vztahy mezi lokální a regionální diverzitou. Znázornění typu I, typu II a limitující podmínky, kdy je lokální diverzita rovna regionální diverzitě. Upraveno podle Gaston (2000)

Naproti tomu, v případě, že lokální procesy mají výrazný vliv na utváření společenstva, a to dokonce do té míry, že udávají hranici počtu druhů schopných v čase a prostoru koexistovat, grafem vztahu LRD bude křivka (Typ II). Jedná se o vztah nelineární,

vykazuje známky saturace. S rostoucí regionální diverzitou dosáhne počet druhů lokálního společenstva svého maxima. Počet druhů v lokálním společenstvu zůstane nadále konstantní nezávisle na zvyšujícím se počtu druhů přítomných v regionálním species poolu.

Grafy vztahu LRD se nejlépe hodí ke srovnání stejných nebo podobných habitatů. V lese je obvykle počet druhů nižší než na loukách, např. kvůli zastínění stromy. To však neznamená, že lesní společenstvo není saturované. Rozdíl může být způsoben odlišným průběhem saturační křivky nikoli jiným stupněm saturace (Obr. 9). Vhodným se tedy zdá být srovnávání stejných či podobných habitatů uvnitř jednoho či více regionů (Srivastava, 1999).

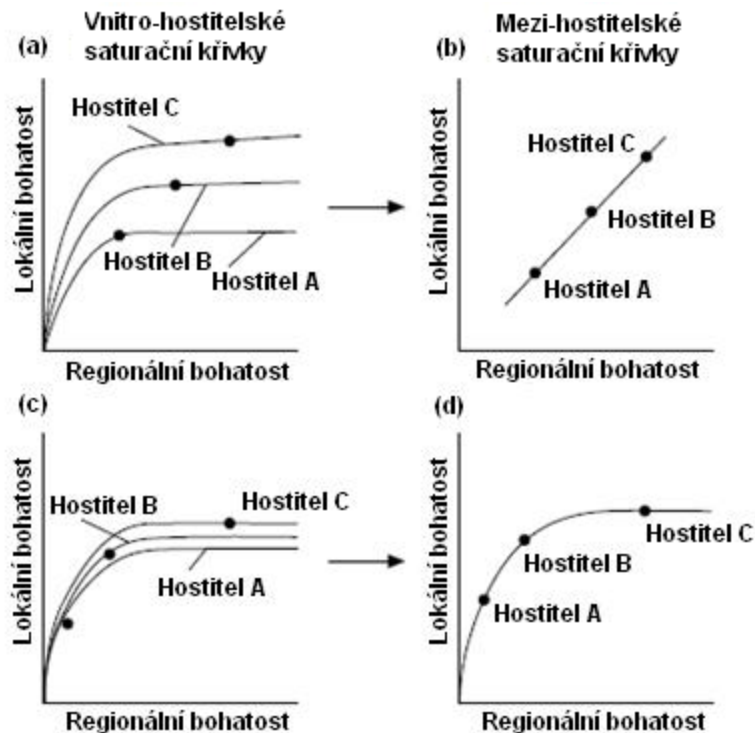


Obr. 9. Lesy, lučiny a bažiny zkoumané v Estonsku (Pärtel et al., 1996) mohou být každá sama o sobě saturovaným společenstvem, jak je vidět na vnitřní habitatovém srovnání lokální a regionální diverzity (a), a zároveň vykazovat lineární vztah mezi lokální a regionální diverzitou při mezi habitatovém srovnání (b). Upraveno podle Srivastava (1999)

Při srovnání analogických habitatů v rámci jednoho geografického areálu nemusí nutně docházet k prostorové separaci lokálních společenstev. Příkladem takových společenstev mohou být třeba paraziti vyskytující se na drobných hlodavcích (např. Krasnov et al., 2006 – diverzita blech na drobných hlodavcích, kdy se jednotliví hlodavci nesoucí „lokální společenstva“ parazitů mohou setkávat) nebo hmyz vyskytující se na taxonomicky příbuzných druzích rostlin (Zwolfer, 1987). Důležitým předpokladem pro taková srovnání je, že případný průběh saturace je na různých hostitelích podobný. Odlišná velikost niky, v tomto případě hostitele, může vést k výše zmiňovanému problému rozdílných saturačních křivek – některá společenstva budou nasycena větším počtem druhů než jiná (Cornell, 1993). Graf zahrnující druhovou diverzitu na různých hostitelích by vykazoval známky saturace pouze v případě, že by saturační křivky byly pro jednotlivé hostitele téměř identické (Obr. 10).

Dalším způsobem jak zkoumat lokální diverzitu a její vztah k regionální bohatosti je srovnání identických habitatů vyskytujících se v geograficky odlišných regionech. Tento typ

zkoumání předpokládá, že se lokální habitaty v různých regionech od sebe neliší. Pakliže ano, je třeba vliv dalších faktorů zahrnout v podobě vysvětlujících proměnných (jako sezonalita, hloubka, typ habitatu, ...).



Obr. 10. Každý hostitel může mít velmi odlišnou saturační křivku pro parazita či herbivora, což ovlivní mezi-hostitelskou saturační křivku. Následkem toho, i přes to, že jsou jednotliví hostitelé saturováni druhy (a), může být křivka zahrnující všechny hostitele (mezi-hostitelské srovnání) lineární (b). Možný je však i opak. Pokud jsou saturační křivky pro jednotlivé hostitele téměř identické (c), pak bude i mezi-hostitelská saturační křivka odrážet skutečnost saturace hostitele druhu. Upraveno podle Srivastava (1999)

#### 4.1. Nesaturovaná společenstva

Tak jako v jiných studiích pokoušejících se dokázat limitaci druhové diverzity nejsou ani výsledky lokálně-regionálních vztahů jednoznačně pro nebo proti limitaci diverzity. Lineární vztah (Typ I) mezi lokální a regionální druhovou diverzitou vykazují společenstva, ve kterých lokální druhová bohatost z nějakého důvodu není závislá na lokálních dějích a je tedy přímo úměrná regionální diverzitě. Hlavní roli zde hrají procesy na regionální a vyšší úrovni. Příkladem takového procesu může být možnost kolonizace z okolních regionů v delším časovém horizontu – jak u afrických a jihoamerických primátů popsali Lawes & Eeley (2000). Další příčinou nenasycenosti lokálního společenstva druhu může být i přítomnost volných nik. To může být způsobeno jednak pomalou speciací a jednak nižší schopností taxonu se šířit. Během doby ledové se druhy stahovaly do refugií, odkud poté

znovu kolonizovaly předešlá stanoviště. Geografické bariéry postup zpomalují. Toto by mohlo být vysvětlením pro nenasyčené společenstvo savců v původních lesích na jihu Afriky (Lawes et al. 2000). Izolovanost některých habitatů a omezení možnosti imigrace tedy může způsobovat neustálý nárůst počtu druhů z důvodu nezaplňenosti nik. K lineárnímu vztahu LRD však může docházet i z opačného důvodu, a sice nemožnosti lokálního habitatu se geograficky dobře distancovat od regionálního species poolu. Příkladem může být například studie na severoamerických netopýrech Arita & Rodríguez (2004). Zvyšující se počtu druhů přítomných ve zkoumaném regionu neměl vliv na zmenšení jejich areálů rozšíření (narozdíl od méně mobilních nelétavých savců, kde byl autory prokázán opačný trend).

#### **4.2. Saturace lokálních společenstev**

Saturované společenstvo je vysoce interagující a dochází v něm k hustotní kompenzaci – mezi počtem druhů přítomných ve společenstvu a počtem jedinců v populacích je inverzní vztah. S rostoucím počtem druhů se snižuje počet jedinců v rámci druhu díky zvýšené míře konkurence či většímu počtu přítomných predátorů. Cornell & Lawton (1992) uvádějí, že důkazem pro saturaci by také mohly být posuny nik či nepřítomnost volných nik. Goheen et al. (2005) prokázali kompenzační charakter extinkce a kolonizace na datech z dlouhodobého výzkumu pouštních hlodavců. I přes změnu v druhovém složení a environmentálních podmínkách počet přítomných druhů vykazoval malou variabilitu. Regulaci počtu koexistujících druhů může způsobovat např. kompenzace v rámci gildy. Dojde-li k náhodné extinkci druhu v lokálním společenstvu, uvolní se potravní nika a prostor je následně zaplněn vhodnými kolonizátory z regionálního species poolu. Další studie, tentokrát na jiné trofické úrovni, která došla k závěru, že u lokálních populací dochází k saturaci druhy, je Krasnov et al. (2006). V rámci jejich výzkumu druhové diverzity blech na drobných hlodavcích porovnávali počty druhů na více „regionálních“ úrovních – jedinec x společenstvo a společenstvo x regionální species pool. V obou případech byl prokazatelně limitován počet koexistujících druhů parazitů, limitující faktory se však od sebe lišily – omezením počtu přítomných druhů na jedinci může být např. hostitelská imunita, zatímco v rámci společenstev způsobuje regulaci nejspíše mezidruhová konkurence v larválním stádiu. U asijských skupin primátů (Anthropoidea) je za příčinu limitace považováno působení ekologických omezení v lokálním měřítku, v rámci regionálního měřítka je diverzita ovlivňována klimatickými změnami způsobenými ENSO (El Niño southern oscillations), (Lawes & Eeley, 2000). Autoři srovnali podobné habitaty v rámci



odlišných geografických regionů. Lokální druhová bohatost vykazuje známky saturace, počet druhů primátů přítomných v lokálním společenstvu prokazatelně dosahuje maxima 5-6 druhů (pro regionální species pool obsahující 6 a více druhů). Navíc zde dochází k hustotní kompenzaci – počet jedinců v rámci jednotlivých rodů signifikantně klesá s rostoucí druhovou diverzitou lokalit. Arita & Rodríguez (2004) na základě biogeografických údajů prokázali saturaci u nelétavých savců. Přítomnost saturace by měla být podpořena i faktem, že s rostoucím počtem přítomných druhů v regionu docházelo ke zmenšování jejich areálů rozšíření. Zajímavé je, že v této studii bylo saturační křivky dosaženo i bez zahrnutí vlivu lokálních faktorů a interakcí. Saturaci společenstev dokládají i mnohé další studie, např. Kennedy & Guegan (1994) (helminți saturování na původních druzích ryb), Findley & Findley (2001) (na korály vázané ryby čeledi Chaetodontidae), Lawes et al. (2000) (ptáci v původních lesích jižní Afriky), Winkler & Kampichler (2000) (studie saturace druhů rodu *Collembola* v travních společenstvech).

Z variability studií a výsledků se zdá, že na základě srovnání lokální a regionální diverzity nelze vyvodit žádný jistý závěr o limitaci druhů. Možná však nemá smysl rozlišovat, zda je vztah lokální a regionální diverzity lineární či vykazuje známky saturace, protože se jedná o různé fáze téhož trendu lišící se v čase a všechna společenstva směřují do ekvilibria. Podle svého průběhu se dá křivka rozdělit do 3 částí, které se od sebe vzájemně liší způsobem nasycování. V rané fázi utváření společenstva se jeví vztah LRD saturovaně, protože pouze část regionálního species poolu je schopna kolonizovat prostředí. Střední fáze vykazuje známky nenasyceného společenstva a to až do doby, než začne docházet ke kompetičnímu vyloučení. V poslední fázi nastává saturace daná kompeticí přítomných druhů o zdroje a dominanci několika „nejsilnějších“ druhů (Mouquet et al., 2003). Jako důkaz může posloužit studie Kennedy & Guegan (1994) na rybách. Původní druhy ryb vykazovaly nasycení parazitickými druhy helmintů. Na nedávno introdukovaných druzích však společenstva parazitů nevykazovala známky saturace – ještě se nedostala do fáze regulované kompetičním vyloučením. Čas potřebný k dosažení poslední fáze a skutečné saturace (ekvilibria) je individuální a těžko předpověditelný.

### **4.3. Další problémy při analýze lokálně-regionálních vztahů**

Problémem provázejícím snad všechny studie je vymezení měřítka. Definice, co je lokální a co už regionální měřítko, případně jak velké je „regionální“, může ovlivnit, zda se lokální společenstvo bude jevit saturovaně či nikoli. Vliv změny měřítka je vidět například

na studii Lawes et al. (2000), kdy autoři měli dvě alternativní pojetí regionální diverzity, která použili na vztah LRD a následně srovnali. V případě savců a ptáků se křivka LRD nezměnila při použití „menšího“ a „většího“ regionu. Pro motýly však byly výsledky značně variabilní. Při použití menšího regionu vyšla závislost v podobě saturované křivky, zatímco při použití většího měřítka byla lineární. Podle Loreau (2000) je vše pouze otázkou rozdělení mezi  $\alpha$ ,  $\beta$  a  $\gamma$  diverzitu. To se nejvíc projeví v extrémních případech. Když je lokální společenstvo malé a tudíž i malá  $\alpha$  diverzita, je saturace determinována působením fyzikálních limitací, takže lokální mezidruhové interakce nemají na vztah vliv. Také Fox a Srivastava (2006) ve svém upraveném modelu ostrovní biogeografie potvrzují schopnost společenstva dosáhnout saturace bez vlivu lokálních mezidruhových interakcí. Podoba vztahu LRD (jak lineární, tak saturační) závisí na změně četnosti druhů s druhovou diverzitou na pevnině, dále pak na míře imigrace a extinkce. Podle Herbena (2000) nelze přesně určit, zda lokální diverzita ve zkoumané oblasti je determinována regionálním species pool. Může to být i obráceně, velikost regionálního species poolu se odvozuje od lokálních společenstev. Vztah lokální a regionální diverzity by tedy byl determinován počtem a velikostí lokálních společenstev a  $\beta$  diverzitou.

Stanovení velikosti regionu a regionálního species poolu se liší studii od studie. Existuje několik možností, jak regionální diverzitu určit. Regionální diverzita může být vyjádřena jak pomocí průměrné druhové diverzity v jednom bodě (stanovené z počtu druhů, jejichž areály zahrnují i měřený bod – Arita & Rodríguez, 2004), tak součtem druhů napříč kontinentem. Prostý součet druhů napříč habitaty však nemusí být vždy vhodný – zahrnuje totiž i druhy, které nejsou schopny osídlit zkoumaný habitat. Tzv. „pseudosaturation effect“ (Cornell & Lawton, 1992; Lawton, 1999) říká, že v rané fázi utváření společenstva je schopná lokální společenstvo kolonizovat jen část regionálního species poolu. K nadhodnocení počtu druhů v regionálním species poolu může docházet i jiným způsobem – když uvažíme druhy schopné kolonizovat vybrané habitaty, můžeme zahrnout i druhy, které by osidlovat habitat sice teoreticky mohly, ale ve skutečnosti to nedělají. Podle Terborgh & Faaborgh (1980) by se tento jev dal vysvětlit přítomností specialistů. (V rámci studie na ostrovních ptácích v Karibiku nebylo zjištěno osidlování druhově chudších ostrovů z ostrovů s vysokou diverzitou). Regionální species pool může také vykazovat známky jevu zvaného „pool exhaustion“. V tom případě všechny, nebo téměř všechny druhy regionálního species poolu, které přežily nepříznivé podmínky (např. v podobě výkyvů klimatu) a byly schopny kolonizovat přilehlá území, to již udělaly. To může vést k falešnému lineárnímu průběhu

vztahu lokální a regionální druhové diverzity. Na tvar výsledné křivky bude mít vliv i „oversampling“ neboli nadměrný sběr vzorků v některých oblastech.

Pro další kritiku metod využívaných k odhadu limitace druhů pomocí lokální diverzity Srivastava, (1999); Shurin et al., (2000); Hillebrand & Blenckner, (2002); Shurin & Allen, (2001); Dengler & Oldeland (2010).

## 5. Závěr

V každém typu studií můžeme najít důkazy jak pro, tak proti existenci limitace počtu druhů. V rámci paleontologických studií je hlavním argumentem pro limitaci diverzita mořských bezobratlých živočichů, která v prvohorách dosáhla plateau, trvajících několik stovek milionů let. Ač existují studie zpochybňující závěry o limitaci, důkazy svědčící o opaku nejsou o nic jednoznačnější a přesvědčivější. Nicméně většina autorů se v současné době přiklání k „unbounded hypothesis“. Ani modely využívající k analýze fylogenetické stromy nejsou na tom s prokazováním omezení diverzity lépe. Stanovení doby extinkce je problematické a proto spousta studií extinkci vůbec nezahrnuje. To však snižuje výpovědní hodnotu a neposouvá vědu blíže ke konkrétnímu závěru. Problémy s extinkcí nejsou patrné v rámci studia lokálně-regionálních vztahů. I zde se však setkáváme s důkazy pro „bounded“ i „unbounded“ hypotézu. Jako poměrně dobrý kompromis se jeví Damped increase hypothesis. Damped increase hypothesis (Cornell, 2012) je jakousi syntézou limitované a nelimitované diverzity. Podle této hypotézy počet druhů na zemi narůstá, dokud nedosáhne dočasného ekvilibria, daného ekologickými limitacemi. Aby došlo ke změně z ekvilibriálního na neekvilibriální model je potřeba nějaké výrazné události jako třeba hromadné extinkce (Benton, 2001) nebo například objevení nějaké klíčové inovace (přechod tetrapod na souš a následný „výbuch“ diverzity; Sahney et al., 2010). Stejný jev popsal i Alroy (2008), když poukazyval na možnost existence více ekvilibrií, což by vysvětlovalo ukončení prvohorního plateau mořských bezobratlých a do současné doby trvajících téměř exponenciální růst. V takovém případě však možná stojí za to přehodnotit, jestli má smysl rozdělovat hypotézy nárůstu diverzity v čase na exponenciální a saturační model (další modely např. Alroy et al., 2010).

Pro další důkazy o případné limitaci druhové diverzity se dá využít i studium invazivních druhů. Teoreticky by saturovaná druhově bohatá interagující společenstva měla být odolnější proti invazím (Stegen et al., 2012). I v neinteragujících společenstvech však podle všeho také existuje vztah mezi saturací společenstva a jeho náchylností k zavlečení invazivních druhů. Příkladem může být studie Akatov & Akatova (2010). Bylo prokázáno, že i v takovýchto rostlinných společenstvech je pravděpodobnost invaze exotickými druhy do oblasti vysoce saturované druhy v průměru menší, než do nenasycených společenstev (pro interagující společenstva např. studie Gerhold et al., 2011).

Ačkoli je diverzita jedním ze základů ekologie, stále nevíme, co reguluje počty druhů a jaké faktory mají vliv na její distribuci. Pakliže limitace počtu druhů existuje, nevíme,

pro jaké konkrétní měřítko ji hledat ani v prostorovém ani v taxonomickém rozlišení. Diverzita na každé úrovni je ovlivňována jinými faktory jak lokálně (kompeticí, predací, atd.) tak i regionálně (např. pravidelné disturbance v tropické Asii). Napříč regiony tedy nelze jednoduše říci, které faktory jsou těmi hlavními při utváření diverzity. Studie poskytující příslušné doklady jsou navíc často dělány na velmi odlišných druzích. Není překvapením, že trendy v diverzitě severoamerických savců jsou jiné než např. u mořských protist či některých skupin členovců. Z takovýchto pozorování je těžké určit jeden konkrétní limitující faktor, protože se pro jednotlivé druhy a prostředí liší. I přes intenzivní výzkum nejsme o nic blíže stanovení limitů diverzity a je třeba další výzkum.

## Použitá literatura

- Akatov, V. V. & Akatova, T. V. (2010) Saturation and Invasion Resistance of Non-Interactive Plant Communities. *Russian Journal of Ecology*, **41**, 229-236.
- Alfaro, M. E., Santini, F., Brock, C., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D. L., Carnevale, G. & Harmon, L. J. (2009a) Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 13410-13414.
- Alroy, J., Koch, P. L. & Zachos, J. C. (2000) Global climate change and North American mammalian evolution. *Paleobiology*, **26**, 259-288.
- Alroy, J. (2008) Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11536–11542.
- Alroy, J. (2010) Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontology*, **53**, 1211-1235.
- Arita, H. T. & Rodriguez, P. (2004) Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 15-21.
- Bambach, R. K., Bush, A. M. & Erwin, D. H. (2007) Autecology and the realized ecospace of marine metazoa from the Ediacaran period to the recent. *Palaeontology*, **50**, 1–22.
- Benton, M. J. & Emerson, B. C. (2007) How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. *Palaeontology*, **50**, 23–40.
- Benton, M. J. (1997) Models for the diversification of life. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 490-495.
- Benton, M. J. (2001) Biodiversity on land and in the sea. *Geological Journal*, **36**, 211-230.
- Benton, M. J. (2009) The red queen and the court jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science*, **323**, 728–732.
- Benton, M. J. (2010) The origins of modern biodiversity on land. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 3667-3679.
- Benton, M. J., Wills, M. & Hitchin, R. (2000) Quality of the fossil record through time. *Nature*, **403**, 534–537.
- Cardillo, M., Huxtable, J. S. & Bromham, L. (2003) Geographic range size, life history and rates of diversification in Australian mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 282-288.
- Cardillo, M., Orme, C. D. L. & Owens, I. P. F. (2005) Testing for latitudinal bias in diversification rates: an example using new world birds. *Ecology*, **86**, 2278–2287.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities – a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 1-12.

- Cornell, H. V. (1993) Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (eds R.E. Ricklefs & D. Schluter), 243-252. University of Chicago Press, Chicago.
- Cornell, H. V. (2013) Is regional species diversity bounded or unbounded? *Biological reviews*, **88**, 140-165.
- Dengler, J. & Oldeland, J. (2010) Effects of sampling protocol on the shapes of species richness curves. *Journal of Biogeography*, **37**, 1698-1705.
- Espeland, M. & Muriene, J. (2011) Diversity dynamics in New Caledonia: towards the end of the museum model? *Bmc Evolutionary Biology*, **11**.
- Ezard, T. H. G., Aze, T., Pearson, P. N. & Purvis, A. (2011) Interplay Between Changing Climate and Species' Ecology Drives Macroevolutionary Dynamics. *Science*, **332**, 349-351.
- Findley, J. S. & Findley, M. T. (2001) Global, regional, and local patterns in species richness and abundance of butterflyfishes. *Ecological Monographs*, **71**, 69-91.
- Foote, M. (2003) Origination and extinction through the Phanerozoic: A new approach. *Journal of Geology*, **111**, 125-148.
- Fox, J. W. & Srivastava, D. (2006) Predicting local-regional richness relationships using island biogeography models. *Oikos*, **113**, 376-382.
- Gaston, K. J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–227.
- Gerhold, P., Partel, M., Tackenberg, O., Hennekens, S. M., Bartish, I., Schaminee, J. H. J., Fergus, A. J. F., Ozinga, W. A. & Prinzing, A. (2011) Phylogenetically Poor Plant Communities Receive More Alien Species, Which More Easily Coexist with Natives. *American Naturalist*, **177**, 668-680.
- Goheen, J. R., White, E. P., Ernest, S. K. M. & Brown, J. H. (2005) Intra-guild compensation regulates species richness in desert rodents. *Ecology*, **86**, 567-573.
- Herben, T. (2000) Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 123-126.
- Hillebrand, H. and Blenckner, T. (2002) Regional and local impact on species diversity - from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479 – 491.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C. & Levin, S. A. (2002) Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist*, **159**, 1-23.
- Chown, S. L. & Gaston, K. J. (2000) Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 311–315.
- Jablonski, D., Roy, K., Valentine, J. W., Price, R. M. & Anderson, P. S. (2003) The impact of the pull of the recent on the history of marine diversity. *Science*, **300**, 1133-1135.
- Kennedy, C. R. and Guegan, J. H. (1994) Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? *Parasitology*, **109**, 175–185.

- Kosnik, M. A., Alroy, J., Behrensmeier, A. K., Fursich, F. T., Gastaldo, R. A., Kidwell, S. M., Kowalewski, M., Plotnick, R. E., Rogers, R. R. & Wagner, P. J. (2011) Changes in shell durability of common marine taxa through the Phanerozoic: evidence for biological rather than taphonomic drivers. *Paleobiology*, **37**, 303-331.
- Krasnov, B. R., Stanko, M., Khokhlova, I. S., Miklisova, D., Morand, S., Shenbrot, G. I. & Poulin, R. (2006) Relationships between local and regional species richness in flea communities of small mammalian hosts: saturation and spatial scale. *Parasitology Research*, **98**, 403-413.
- Lawes, M. J. & Eeley, H. A. C. (2000) Are local patterns of anthropoid primate diversity related to patterns of diversity at a larger scale? *Journal of Biogeography*, **27**, 1421-1435.
- Lawes, M. J., Eeley, H. A. C. & Piper, S. E. (2000) The relationship between local and regional diversity of indigenous forest fauna in KwaZulu-Natal Province, South Africa. *Biodiversity and Conservation*, **9**, 683-705.
- Lawton, J. H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, **84**, 177-192.
- Liow, L. H., Quental, T. B. & Marshall, C. R. (2010) When Can Decreasing Diversification Rates Be Detected with Molecular Phylogenies and the Fossil Record? *Systematic Biology*, **59**, 646-659.
- Loreau, M. (2000) Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*, **3**, 73-76.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Magallon, S. & Castillo, A. (2009) Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany*, **96**, 349-365.
- Mahler, D. L., Revell, L. J., Glor, R. E. & Losos, J. B. (2010) Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution*, **64**, 2731-2745.
- Mannion, P. D., Benson, R. B. J., Upchurch, P., Butler, R. J., Carrano, M. T. & Barrett, P. M. (2012) A temperate palaeodiversity peak in Mesozoic dinosaurs and evidence for Late Cretaceous geographical partitioning. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 898-908.
- Mayhew, P. J. (2007) Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews*, **82**, 425-454.
- McInnes, L., Orme, C. D. L. & Purvis, A. (2011) Detecting shifts in diversity limits from molecular phylogenies: what can we know? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **278**, 3294-3302.
- Mcpeck, M. A. & Brown, J. M. (2007) Clade age and not diversification rate explains species richness among animal taxa. *American Naturalist*, **169**, E97-E106.
- Morlon, H., Potts, M. D. & Plotkin, J. B. (2010) Inferring the Dynamics of Diversification: A Coalescent Approach. *Plos Biology*, **8**.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J. M. & Miller, T. E. (2003) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**, 618-626.



- Mullen, S. P., Savage, W. K., Wahlberg, N. & Willmott, K. R. (2011) Rapid diversification and not clade age explains high diversity in neotropical *Adelpha* butterflies. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**, 1777–1785.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K. & van der Maarel, E. (1996) The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, **75**, 111 – 117 (podle Srivastava, D. S. (1999) Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*. **68**, 1–16.).
- Peters, S. E. & Foote, M. (2001) Biodiversity in the Phanerozoic: a reinterpretation. *Paleobiology*, **27**, 583-601.
- Peters, S. E. & Foote, M. (2002) Determinants of extinction in the fossil record. *Nature*, **416**, 420-424.
- Pyron, R. A. & Burbrink, F. T. (2012) Extinction, ecological opportunity, and the origins of global snake diversity. *Evolution*, **66**, 163-178.
- Quental, T. B. & Marshall, C. R. (2010) Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* **25**, 434–441.
- Rabosky, D. L. & Glor, R. E. (2010) Equilibrium speciation dynamics in a model adaptive radiation of island lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 22178–22183.
- Rabosky, D. L. (2009a) Ecological limits and diversification rate: alternative paradigms to explain the variation in species richness among clades and regions. *Ecology Letters* **12**, 735–743.
- Rabosky, D. L. (2009b) Ecological limits on clade diversification in higher taxa. *American Naturalist*, **173**, 662–674.
- Rabosky, D. L. (2010) Primary controls on species richness in higher taxa. *Systematic Biology*, **59**, 634–645.
- Rabosky, D. L., Donnellan, S. C., Talaba, A. L. & Lovette, I. J. (2007) Exceptional among lineage variation in diversification rates during the radiation of Australia's most diverse vertebrate clade. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2915–2923.
- Raup, D. M., Gould, S. J., Schopf, T. J. M. & Simberloff, D. (1973) Stochastic models of phylogeny and evolution of diversity. *Journal of Geology*, **81**, 525–542.
- Ricklefs, R. E. (2006) Global variation in the diversification rate of passerine birds. *Ecology*, **87**, 2468–2478.
- Ricklefs, R. E., Losos, J. B. & Townsend, T. M. (2007) Evolutionary diversification of clades of squamate reptiles. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1751–1762.
- Sahney, S., Benton, M. J. & Ferry, P. A. (2010) Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land. *Biology Letters*, **6**, 544-547.
- Seehausen, O. (2006) African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1987-1998.

- Sepkoski, J. J. Jr (1978) A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders. *Paleobiology*, **4**, 223–251.
- Sepkoski, J.J. Jr (1996) Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity. 211–255. (In Jablonski , D., Erwin, D. H. and Lipps , J. H. (eds). *Evolutionary paleobiology*. University of Chicago Press, Chicago, IL, 492 pp.)
- Shurin, J. B. and Allen, E. G. (2001) Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *American Naturalist*, **158**, 624 – 637.
- Shurin, J. B. et al. (2000) Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. *Ecology*, **81**, 3062 – 3073.
- Srivastava, D. S. (1999) Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*. **68**, 1–16.
- Stegen, J. C., Enquist, B. J. & Ferriere, R. (2012) Eco-Evolutionary Community Dynamics: Covariation between Diversity and Invasibility across Temperature Gradients. *American Naturalist*, **180**, E110-E126.
- Stephens, P. R. & Wiens, J. J. (2003) Explaining species richness from continents to communities: The time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*, **161**, 112-128.
- Storch, D. (2008) Trendy globální diverzity: Je (zase) všechno jinak? *Vesmír*, **87**, 700-701.
- Stuart-Fox, D. & Owens, I. P. F. (2003) Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 659-669.
- Terborgh, J. W. & Faaborg, J. (1980) Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist*, **116**, 178–195.
- Thuy, B., Gale, A. S., Kroh, A., Kucera, M., Numberger-Thuy, L. D., Reich, M. & Stohr, S. (2012) Ancient Origin of the Modern Deep-Sea Fauna. *Plos One*, **7**.
- Vanvalen, L. (1973) Body size and numbers of plants and animals. *Evolution*, **27**, 27-35.
- Venditti, C., Meade, A. & Pagel, M. (2010) Phylogenies reveal new interpretation of speciation and the Red Queen. *Nature*, **463**, 349-352.
- Vermeij, G. J. & Grosberg, R. K. (2010) The great divergence: when did diversity on land exceed that in the sea? *Integrative and Comparative Biology*, **50**, 675–682.
- Wiens, J. J. (2007) Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* **170**, S86–S106.
- Wiens, J. J. (2011a) The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits”. *Quarterly Review of Biology*, **86**, 75–96.
- Wiens, J. J. (2011b) The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**, 2336–2350.
- Wiens, J. J., Pyron, R. A. & Moen, D. S. (2011) Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, **14**, 643–653.

- Winkler, H. & Kampichler, C. (2000) Local and regional species richness in communities of surface-dwelling grassland Collembola: indication of species saturation. *Ecography*, **23**, 385-392.
- Zwofler, H. (1987) Species richness, species packing, and the evolution of insect-plant systems. *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis* (eds E .D. Schultz & H. Zwofler) Ecological Studies, **61**, 301-319.