

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Kateřina Szostoková

Vztah mezi počtem druhů, teplotou, a úživností prostředí pro původní a nepůvodní druhy rostlin
Relationship between species richness, temperature and productivity for native and non-native plant species

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce:

Mgr. Irena Šimová, PhD.

Praha, 2016

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, 15. 08. 2016

Kateřina Szostoková

Poděkování

Chtěla bych poděkovat své školitelce Ireně Šimové za trpělivost, cenné rady a připomínky při zpracovávání diplomové práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za morální podporu a pomoc v průběhu celého mého studia.

Abstrakt

Latitudinální gradient diverzity je obvykle vysvětlován třemi hlavními hypotézami: Hypotézou limitace zdroji, Hypotézou rychlejší speciace a Hypotézou nikového konzervatismu. Ve své práci jsem testovala základní předpoklady těchto hypotéz na počtu původních a nepůvodních druhů cévnatých rostlin získaných z nové databáze GloNAF (Global Naturalized Alien Flora). Distribuce nepůvodních druhů mezi kontinenty se jeví nerovnoměrně (můžeme je rozdělit do dvou skupin – Austrálie spolu s Evropou, Severní Amerikou a Jižní Amerikou s Afrikou a Asií). Testovala jsem tedy vliv srážek, primární produktivity prostředí, teploty a historických proměnných (rozdíl srážek a teplot mezi poslední dobou ledovou a současností) jak v globálním, tak kontinentálním měřítku. Počet původních druhů roste s primární produktivitou, srážkami a teplotou a klesá se změnou teplot, což je v souladu se všemi zmíněnými hypotézami. Četnost nepůvodních druhů v globálním měřítku roste s množstvím srážek, a rozdílem teplot a klesá s teplotou a rozdílem srážek. V rámci jednotlivých kontinentů se však vztah mezi počtem nepůvodních druhů a vysvětlujícími proměnnými liší. Na rozdíl od jiných studií počet nepůvodních druhů nijak nekoreloval s počtem druhů původních. Zároveň se zdá, že výskyt nepůvodních druhů je ovlivněn jinými faktory než původní druhy a nekopíruje LGD.

Klíčová slova

Latitudinální gradient diverzity, cévnaté rostliny, původní druhy, nepůvodní druhy, produktivita, energie, historie.

Abstract

Latitudinal gradient of diversity is typically being explained by the three main hypotheses: The Resources Limitation Hypothesis, The Speciation Rate Hypothesis and The Niche Conservatism Hypothesis. In my study I tested basic assumptions of these hypotheses using native and non-native vascular plants obtained from the new database GloNAF (Global Naturalized Alien Flora). I tested an effect of precipitation, NPP, temperature and historical velocity (difference in temperature and precipitation between the Last Glacial Maximum and present) on species richness. Given that the distribution of non-native species is among continents irregular (we can divide them into two groups – Australia with Europe and North America and South America with Africa and Asia), I tested the abovementioned relationships at both – global and continental scale. Species richness of native species increased with NPP, precipitation and temperature and decreased with the difference in temperature. The global distribution of non-native plants increased with precipitation and temperature velocity and decreases with temperature and precipitation velocity, although the results varied for particular continents. Unlike other studies the number of non-native species didn't correlate with the number of native plant species. Concurrently it seems that occurrence of non-native species is influenced by other factors than native species and doesn't follow LGD.

Key words

Latitudinal gradient of diversity, vascular plants, native species, non-native species, productivity, energy, history.

Obsah

1. Cíle práce	2
2. Uvedení do problematiky	2
2.1 Latitudinální gradient diverzity	2
2.2 Hypotéza limitace zdroji	3
2.3 Hypotéza rychlejší speciace.....	4
2.4 Hypotéza nikového konzervatismu	6
2.5 Co jsou vlastně nepůvodní druhy?	7
2.6 Invasion paradox	8
2.7 Testované hypotézy	9
3. Metody	10
4. Statistika	11
5. Výsledky.....	13
5.1 Testy v globálním měřítku	13
5.2 Testy v rámci jednotlivých kontinentů	18
6. Diskuze	21
7. Závěr	26
8. Zdroje	27
9. Přílohy.....	31

1. Cíle práce

Cílem této práce je otestovat hypotézy snažící se vysvětlit původ latitudinálního gradientu diverzity (hypotézu limitace zdroji, rychlejší speciace a nízkého konzervatismu) za pomoci globálního rozšíření nepůvodních druhů rostlin (získaného z nedávno dokončené databáze GloNAF, Global Naturalized Alien Flora, van Kleunen et al., 2015). V rámci mé diplomové práce testuji četnosti nepůvodních druhů cévnatých rostlin pouze na pevninách proti jednotlivým faktorům prostředí, které jsou pro dané hypotézy charakteristické (primární produktivita ekosystémů, teplota, změna klimatických podmínek v minulosti). Pro srovnání uvádím i výsledky testů pro druhy rostlin, které jsou v daných oblastech původní. Ačkoli se jedná o rostliny napříč systematickými skupinami (netaxonomickou jednotku), jejich rozšíření v závislosti na různých podmínkách prostředí by nám mohlo napomoci přiklonit se k jedné či více hypotézám.

2. Uvedení do problematiky

2.1 Latitudinální gradient diverzity

Rozložení všech druhů na Zemi je nerovnoměrné – většina druhové diverzity je soustředěna v tropických oblastech okolo rovníku. Ve směru od rovníku k pólům pak dochází k jejímu poklesu. Tzv. latitudinální gradient diverzity (dále jen LGD) platí pro většinu skupin terestrických organismů napříč taxonomickými měřítky (pro cévnaté rostliny např. Barthlott et al., 1999; viz. Příloha 1). Tento trend funguje jak pro mořské, tak terestrické skupiny organismů, pro organismy šířící se pasivně i aktivně a pro ektotermy i endotermy (viz. Hillebrand, 2004; Mittelbach et al., 2007). Síla a strmost gradientu se však mezi jednotlivými skupinami organismů liší. Rozdíly najdeme např. mezi sladkovodními a mořskými organismy, kdy u sladkovodních je gradient slabší (Hubendick, 1962; Hillebrand, 2004). Tropické oblasti se vyznačují vysokými teplotami v průběhu celého roku a vysokým ročním úhrnem srážek, což umožňuje delší vegetační sezónu. S tím je spojená i vysoká primární produktivita prostředí. Klima bezesporu ovlivňuje rozložení organismů na zemském povrchu. Není však jasné, zda se jedná o přímé působení (v případě rostlin např. prostřednictvím fotosyntézy) nebo o nějaký jiný efekt na pozadí (dosažení nosné kapacity prostředí). Přesný mechanismus fungování a udržování peaku diverzity zůstává z evolučního a teoretického hlediska blíže

nevysvětlený (Romdal et al., 2013). V současné době se v odborné literatuře setkáváme se třemi hlavními hypotézami, které se pokouší mechanismus tohoto makroekologického jevu vysvětlit: Hypotéza limitace zdroji, Hypotéza rychlejší speciace a Hypotéza nízkého konzervatismu.

2.2 Hypotéza limitace zdroji

Podle této hypotézy je v tropech více druhů díky vyšší produktivitě prostředí (vyššímu množství energie, které je v ekosystému k dispozici). Produktivitu prostředí nejčastěji vyjadřujeme pomocí NPP (net primary production). NPP je čistá primární produkce biosféry, energie akumulovaná procesem fotosyntézy neboli množství využitelné energie z biomasy vyprodukované v ekosystému rostlinami. Obvykle se vyjadřuje jako množství uhlíku na jednotku plochy za rok. Místo NPP lze také použít AET (aktuální evapotranspiraci, dále jen AET), což odhad energie, která do ekosystému vstupuje (viz např. Currie et al., 2004). Kromě slunečního záření jsou podstatnými faktory podílejícími se na NPP teplota a dostupnost vody v ekosystému. Díky natočení zemské osy dopadá v průběhu roku na rovník nejvíce slunečního záření, které následně může být zužitkováno a přeměněno na energii. V kombinaci s vysokým množstvím srážek tvoří vhodné prostředí pro výskyt druhově bohaté fauny i flóry. Významný podíl na vysokém počtu druhů má také rozložení produktivity v čase – zatímco v mírném pásmu je vegetační období krátké, v tropech je dostatek zdrojů v průběhu celého roku.

Obecně se předpokládá, že energie vstupující do ekosystému ovlivňuje biodiverzitu (Currie 1991; Currie et al., 2004). Jak přesně probíhá transformace energie na vyšší počet druhů, však nevíme. Existuje několik možných mechanismů, jak vyšší produktivita ovlivňuje počet druhů v dané oblasti. Roku 1962 přišel Preston jako jeden z prvních s pozorováním, že počet druhů je funkcí počtu jedinců na ploše – počet druhů s počtem jedinců roste. Jeho idea dala vzniknout teorii zvané „More individuals hypothesis“ (hypotéza více jedinců, dále MIH). Větší množství energie umožňuje přežití vyššího počtu jedinců. Větší populace (populační hustota) snižuje pravděpodobnost vyhynutí daného druhu, čímž umožňuje přežívání většího počtu druhů (Yee & Juliano, 2007; Hurlbert & Jetz, 2010). Hypotéza více jedinců byla již mnohokrát úspěšně testována (na rostlinách např. Currie, 1991; bezobratlých živočíchů - Yee & Juliano, 2007; obratlovcích - Hawkins et al., 2003; Mönkkönen et al., 2006; a dokonce

i na prvcích - Kneitel & Miller, 2002). Samozřejmě najdeme i značné množství studií, ve kterých se autorům nepodařilo MIH podpořit (např. Currie et al., 2004; McGlynn et al., 2010; Šímová et al., 2011 a další). Konkrétní podoba závislosti počtu druhů na energii se mezi jednotlivými studii liší. Jak přesně bude výsledná křivka vypadat, zdá se, závisí na faktorech jako úživnost prostředí (Carnicer et al., 2007) či měřítko (Waide et al., 1999; Šímová et al., 2013).

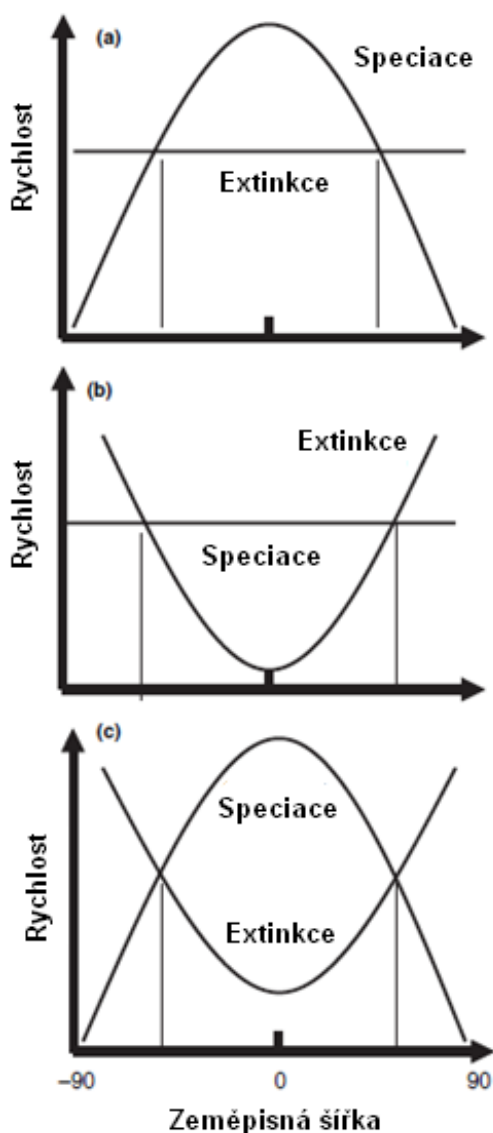
Z jiného úhlu pohledu je možné se na produktivitu dívat jako na nosnou kapacitu prostředí (Brown, 2014). Podle autora není tak důležitý přísun zdrojů jako takový, ale jejich rozdělení mezi jedince a druhy. Co se potravních strategií týče, v tropických oblastech najdeme mnoho specialistů, zatímco v mírném pásmu převládají spíše generalisté (Hubbell, 2008; Brown, 2014). Tomu by nasvědčovala i Janzen-Connelova hypotéza, podle které se tropické stromy brání herbivorům tak, že naopak upřednostňují větší vzdálenost mezi jedinci, což vede k menší hustotě jejich populací (Janzen, 1970; Brown, 2014). Specializace herbivorů a parazitů by navíc mohla usnadňovat nepůvodním druhům uchycení, protože nebudou nikým a ničím redukovány (Callaway et al., 2004). Pokud se tedy větší produktivita nepromítá do počtu druhů prostřednictvím MIH, může být větší počet druhů způsoben vyšší mírou specializace druhů a/nebo větší heterogenitou prostředí (Chase and Leibold, 2002).

2.3 Hypotéza rychlejší speciace

Rychlost biochemických reakcí a metabolismu roste exponenciálně s rostoucí teplotou (viz. Metabolická teorie, Brown et al., 2004). Vyšší průměrná teplota vede ke kratším generačním dobám, vyšší rychlosti mutací a rychlejším fyziologickým procesům, které mohou vyústit ve zrychlený proces selekce a vyšší rychlosti speciace (Rohde, 1992; Brown et al., 2004; Currie et al., 2004). Díky tomu se mohly druhy v tropických oblastech geneticky rozrůžňovat a odštěpovat rychleji, než jinde ve světě (Allen et al., 2006). Ovšem to nemusí být nutně pravda. Další z dosud nezodpovězených otázek, které se váží k teorii rychlejší speciace, je otázka kauzality. Co bylo dřív? Rychlejší speciace, která vyústila v rychlejší mutagenézi? Nebo je rychlejší mutagenéze příčinou rychlejší speciace (Bromham & Cardillo, 2003; Wright et al., 2006, Lancaster, 2010)? Případně je otázka, zda spolu dané jevy vůbec souvisí. Davies et al. (2004) tvrdí, že energie sice koreluje se změnami na molekulární úrovni, zároveň koreluje i s druhovou diverzitou, avšak zmíněné efekty spolu nesouvisí. Může se jednat pouze o

artefakt, který je dán tím, že jak mikroevoluce, tak počet druhů jsou korelovány s naměřenou energií dostupnou v ekosystému (Davies et al., 2004).

Speciace však nemusí být jediný evoluční proces ovlivněný klimatem. Stejně tak je možné, že v tropech dochází k pomalejší extinkci než ve vyšších zeměpisných šířkách (díky větší plasticitě). Zda se jedná o rychlejší speciace, zpomalenou extinkci či obojí zároveň, lze



určit obtížně (Mittelbach et al., 2007). Problematika zabývající se těmito evolučními rychlostmi je také známá pod pojmem kolébka/muzeum (Stebbins, 1974; Chown & Gaston, 2000; Jablonski et al. 2006; Arita & Vazquez – Dominguez, 2008; viz. Obr. 1). Rychlejší speciace odpovídá pojmu kolébka – druhy v tropických oblastech rychleji vznikají a odtud se poté (již pomaleji) šíří dále. Pojem muzeum odpovídá pomalejší extinkci – druhy v tropech ještě nestihly vymřít, je to tedy jakési muzeum druhů, které jsou rozšířeny mimo tento biotop.

Obr.1 Model kolébka/muzeum obsahuje 3 možné scénáře zapříčiňující vyšší diverzitu tropických oblastí. (a) Model kolébka – speciální rychlost je v tropech vyšší, rychlost extinkce je stejná. (b) Model muzeum – speciální rychlost je stejná v tropech i mimo ně, rychlost extinkce je zde však pomalejší. (c) Out of tropics – speciace je v tropech rychlejší, extinkce je zde stejná či pomalejší. Zároveň dochází k vyššímu pohybu druhů směrem ven z tropů. Ve všech třech případech je rychlost diverzifikace vyšší v tropických oblastech. Převzato a upraveno podle Arita & Vazquez – Dominguez (2008)

2.4 Hypotéza nikového konzervatismu

Hypotéza nikového konzervatismu vychází z předpokladu, že organismy, které vznikly v daném prostředí, jsou na něj vázány a jen obtížně se přizpůsobují novému prostředí – mají stejné ekologické preference v čase i prostoru (Wiens & Graham, 2005; Losos, 2008; Wiens et al., 2010; Romdal et al., 2013,). V tropech je tedy nejvíce druhů proto, že většina taxonů je původem tropických, a protože tropy jsou starší a stabilnější biotop než mírný pás, druhy se díky konzervatismu z tropů do mírného pásma šíří jen velmi pomalu (Wiens and Donoghue, 2004). Kromě toho jsou tropy starším a stabilnějším biotopem než mírný pás. Šíření tropických druhů do vyšších zeměpisných šířek bylo navíc během čtvrtohor výrazně ovlivněno zaledněním. I přes určitou míru fenotypové plasticity je pro tropické teplomilné druhy složité vypořádat se s nízkými teplotami či dokonce mrazem. Například studie Romdal et al. (2013) se zabývá ověřením hypotézy nikového konzervatismu. Podle autorů se taxony vzniklé v oblastech, ve kterých byla v minulosti vyšší teplota, příliš nerozšířily do mírného pásma právě díky nikovému konzervatismu. Proto je při sledování druhové diverzity napříč latitudinálním gradientem u těchto taxonů patrný prudký nárůst směrem k rovníku (jejich LGD je strmější, protože nikový konzervatismus brzdí takovéto taxony v přizpůsobení se chladnějšímu prostředí mírného pásma).

Ačkoli je latitudinální gradient diverzity dlouho známým makroekologickým fenoménem a věnovalo se mu mnoho studií (např. Currie et al., 2004; Hillebrand et al., 2004; Wiens & Donoghue, 2004; Jablonski et al., 2006; Mittelbach et al., 2007; Arita and Vazquez – Dominguez, 2008; Wiens et al., 2010; Romdal et al., 2013), žádná z výše zmíněných hypotéz zatím není jednoznačně potvrzena. To může být částečně způsobené tím, že zmíněné hypotézy mohou platit nejen samostatně, ale i v kombinaci. Vliv ekologických a evolučních faktorů jde od sebe navíc špatně odlišit. Jednou z možností, jak otestovat zmíněné hypotézy, je použít data o nepůvodních druzích. Současná, člověkem podmíněná migrace totiž představuje unikátní experiment pro pozorování ekologických a evolučních procesů v reálném čase (Sax et al., 2007).

2.5 Co jsou vlastně nepůvodní druhy?

Koncept rozlišování původních a nepůvodních druhů byl poprvé použit anglickým botanikem Johnem Henslowem roku 1835. V tehdejších botanických zápisech se začala využívat nejružnější dodatečná symbolika – například symbolem „°“ označoval druhy zavlečené člověkem či křížek „+“ pro druhy, které mají nejistý původ. Takovýto způsob rozlišení jednotlivých druhů byl však nedostačující. Watson navázal na Henslowa, rozšířil systém využívaných znaků a o pár let později vydal práci, kde se pokusil co nejlépe definovat kategorie „původní“ (angl. native), „nepůvodní“ (angl. alien) a tři další, rozdělující rostliny do skupin na základě jejich původu. Původní druhy byly ty druhy, které měly zřejmý britský původ, a nebyl žádný důvod předpokládat, že byly zavlečeny lidmi. Naproti tomu nepůvodní druhy byly podle Watsona druhy v Británii více či méně ustálené, u kterých se předpokládalo, že byly introdukovány z jiných zemí. Zajímavé je, že za nepůvodní byly označovány jen ty, které se do Británie dostaly díky lidské činnosti, druhy, které se do britské flóry dokázaly dostat svépomocí, za nepůvodní považovány nebyly (Richardson et al., 2011; Chew & Hamilton, 2011; Davis et al., 2011).

Rozdělení na původní a nepůvodní druhy (konkrétně volba termínů „native“ a „alien“) čerpá z anglického zvykového práva zabývajícího se státní příslušností (občanstvím). Watson věřil, že rozšíření původních druhů odráží vliv zeměpisné šířky, nadmořské výšky a míry expozice. Nepůvodní druhy podle něj s uvedenými vlivy nekorelovaly. V následujícím století se introdukovanými druhy zabývalo množství botaniků i zoologů, včetně britského ekologa Charlese Eltona. Jeho slavná kniha z roku 1958 *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* položila základ invazní biologie coby samostatné vědní disciplíny. K jejímu rozvoji však došlo až v devadesátých letech dvacátého století (Richardson et al., 2011; Chew & Hamilton, 2011; Davis et al., 2011).

Nepůvodní druh je tedy druh rozšířený lidskými aktivitami za hranice jeho původního zeměpisného areálu do oblastí, kde se přirozeně nevyskytuje. Činnost člověka umožňuje druhu překonat základní biogeografické bariéry bránící jeho přirozené disperzi (Richardson et al., 2011; Chew & Hamilton, 2011; Davis et al., 2011). Po překonání bariéry může nastat několik scénářů – druh nebude schopný obstát mezi lokálními konkurenty a opět vymizí. Pokud se však druh úspěšně uchytí a dokáže se v novém prostředí rozmnožovat bez pomoci člověka po dobu alespoň 10 let, označujeme jej jako naturalizovaný (Pyšek et al., 2004).

Druhy, které jsou pak natolik úspěšné, že se uchytí a bez další pomoci samy množí a tím ohrožují daný ekosystém, bývají nazývány druhy invazivní. Vzhledem k pestré a často nejednotné terminologii (Colautti & MacIsaac, 2004; Pyšek et al., 2004), která se v souvislosti s nepůvodními druhy používá (druhy nepůvodní, exotické, naturalizované, introdukované, invazní, invazivní) se budu v této práci věnovat nejobecnější kategorii, a sice druhům nepůvodním.

Co přesně je třeba, aby se nepůvodní druh uchytí (a případně se v budoucnu stal invazivním) v novém prostředí, nevíme. Vliv může mít prakticky cokoli od vlivu klimatu, přes biotické interakce jako nedostatek přirozených predátorů (herbivorů nebo parazitů) nebo třeba facilitace (kdy jeden druh vytváří podmínky, které pomáhají v růstu jiným druhům). Snahy o identifikaci hlavních mechanismů uchycení nepůvodních druhů rostlin v novém prostředí obvykle narazí na problematiku rozdílných výsledků studií na velkých plochách a výsledků experimentálních studií na malých plochách (Altieri et al., 2010), tzv. invasion paradox.

2.6 Invasion paradox

Jako Invasion paradox bývá označován jev, při kterém společenstva vykazují buď pozitivní anebo negativní vztah mezi diverzitou původních druhů a zavlečených (nepůvodních) druhů v závislosti na zvoleném měřítku (Fridley et al., 2007; Richardson et al., 2011). Jinými slovy – pro velká měřítka platí – čím větší diverzita, tím víc nepůvodních druhů, v případě studií na malém měřítku platí zase vztah – čím větší lokální diverzita, tím méně nepůvodních druhů. Vycházejíce z tohoto pozorování, mělo by tedy platit, že na úrovni států (případně krajů či regionů) by s rostoucí diverzitou původních druhů měl narůstat i počet úspěšných invazí v dané oblasti. V rámci testování hypotézy vyšší produktivity by to tedy znamenalo, že vyšší produktivita ekosystému umožňuje přežití více druhů, což v globálním měřítku vede k vyššímu výskytu nepůvodních druhů v produktivních oblastech (více zdrojů, více možností).

Zvyšující se počet nepůvodních druhů doprovázený nárůstem celkové diverzity byl pozorován v mnoha studiích (např. Lonsdale 1999; Stadler et al. 2000; Sax et al., 2002; Sax 2002). Většina těchto studií má společné jedno – pozitivní korelace diverzity původních a nepůvodních druhů byla pozorována na ploše 1 km² či větší (Fridley et al., 2007). Studie,

kteřé zkoumaly vliv nepůvodních druhů na malých lokalitách – 10 m² či méně – naopak uvádí negativní korelaci mezi diverzitou rezidentních druhů a druhy zavlečenými (Knops et al., 1999; Kennedy et al., 2002; Herben et al., 2004).

K nárůstu diverzity spojenému s přítomností nepůvodních druhů může docházet v případě, že původní druhy vymírají pomaleji, než dochází k naturalizaci nepůvodních druhů v dané oblasti. Sax et al. ve své práci z roku 2002 srovnávají nárůst počtu druhů ptáků a cévnatých rostlin na ostrovech. Zatímco u živočichů byl počet invazí vyrovnáván počtem extinkcí a nedocházelo tudíž ke zvyšování biodiverzity, biodiverzita cévnatých rostlin narůstala. Avšak extinkce cévnatých rostlin se prokazuje mnohem hůře než u ptáků. Druhy investující do produkce semen, která vydrží v půdě v dormantním stavu po dlouhou dobu, totiž mohou přežívat v roztroušených refugiích svého původního areálu rozšíření v podobě semen v semenné bance, ze které se mohou opět obnovit (Kalisz & McPeck, 1993).

Ne vždy však tento vztah odpovídá premise – pozitivní vztah na velkých měřítkách, negativní vztah na malých měřítkách. V případě negativního vztahu počtu původních a nepůvodních druhů v případě velkého měřítka by se mohlo jednat například o důsledek dostupnosti zdrojů. Ačkoli jsou tropy velké a vyznačují se vysokou produktivitou, je možné, že je již naplněná nosná kapacita prostředí (Akatorov and Akatorova, 2010; Gerhold et al., 2011; Stegen et al., 2012; Brown, 2014), takže nepůvodní druhy nemají dostatek prostředků k naturalizaci v novém prostředí.

2.7 Testované hypotézy:

Hypotéza 1 : vyšší produktivita

- H0: Nepůvodní druhy rostlin v globálním měřítku jsou četnější v oblastech s dostatečným množstvím zdrojů, podobně, jako jsou zde četnější druhy původní. Podle hypotézy více jedinců by populace nepůvodních druhů zavlečených do nového areálu měla větší šanci na přežití díky větší populační hustotě a tím pádem nižšímu riziku extinkce. Na základě výše zmíněných teorií (hypotéza více jedinců, hypotéza větší heterogenity prostředí) by měl být počet druhů (jak původních tak nepůvodních) vyšší tam, kde je vyšší množství energie, tedy v tropických oblastech.

Hypotéza 2 : rychlejší speciace

- H0: Původní i nepůvodní druhy rostlin jsou četnější v oblastech s vyššími teplotami. Na základě metabolické teorie lze říct, že s teplotou zároveň roste pohyb molekul, zvyšuje se šance na uchycení mutací, zkracuje se generační doba a nejspíš se zrychlují i ekologické procesy jako např. rychlost kolonizace (Brown., 2014).

Hypotéza 3 : nízký konzervatismus

- H0: Ekosystémy v tropických oblastech jsou v rámci historického vývoje velice stabilní. Druhy, které se vyvíjely v tropech, jen velmi neochotně mění prostředí (např. limitace nízkými teplotami). Nosná kapacita prostředí je zde již zaplněna a kompetiční a predační tlak je díky diverzitě vyšší než jinde, proto je zde nepůvodních druhů méně než v oblastech mírného pásma, které jsou evolučně mladší, a jejich nosná kapacita není stále zcela nasycena, což umožňuje snazší invazi druhů.

3. Metody

Testovala jsem 303 oblastí o celkové ploše 105 631 791 km², což pokrývá zhruba 70 % pevniny (viz. Příloha 2 a 3). Pro zbylé pevninské oblasti chyběly údaje o původních druzích. Jako zdroj dat o nepůvodních druzích jsem využila databázi GloNAF (Kleunen et al., 2015), informace o produktivitě jsem čerpala z databáze MODIS (informace o NPP, Running et al., 2004), současné a historické klimatické proměnné pak z databáze WorldClim (srážky, teplota, nejen ze současnosti, ale i z maxima poslední doby ledové přibližně před 21 000 lety; Hijmans et al., 2005). Z dat o četnosti nepůvodních druhů rostlin z databáze GloNAF jsem vybrala pouze data týkající se pevninských oblastí. Ta jsem očistila od duplikátů a od oblastí, které zahrnovaly více podoblastí (protože se překrývaly; např. ze dvou oblastí – Francie a Department Vaz, který pokrývá pouze malou část Francie, jsem pro účely testování brala v potaz pouze Francii). Ponechala jsem pouze ty oblasti, jejichž překryv s dalším polygonem (plošný útvar v rámci formátu shapefile v programu GIS) byl menší než 50 % a zbylá část postihovala oblast, pro kterou nebyly dostupné jiné informace. Z celkového počtu 570 terestrických oblastí jsem odstranila celkem zhruba 150 oblastí z důvodu překryvu. Pro každou oblast jsem z databáze GloNAF získala informace o počtu původních a nepůvodních

druhů, naturalizovaných druhů a invazních druhů. U oblastí, ve kterých nebyly známy celkové počty nepůvodních druhů, byly pro účel analýzy použity četnosti naturalizovaných druhů. Dále pak u oblastí, u kterých bylo více záznamů o počtech nepůvodních druhů rostlin, byl brán v potaz aktuálnější údaj. Z testování jsem vyřadila také oblasti, kde chyběl údaj o počtu původních druhů.

Jednotlivé oblasti se od sebe liší nejen počty druhů, ale i rozlohou. Ta však také ovlivňuje počet druhů, který s plochou narůstá (Arrhenius, 1921; Rosenzweig, 1995; Drakare et al., 2006). Tento vztah je známý pod pojmem Species-Area Relationship (SAR). Vzhledem k velikosti dat a rozdílné velikosti jednotlivých oblastí by ve velkých oblastech nebylo jasné, zda je přítomnost nepůvodních druhů zapříčiněna rozlohou či zda je to dáno jinými faktory prostředí. Aby byl vliv velikosti oblasti minimalizován, testovala jsem hypotézy na datech očištěných od vlivu plochy (viz. níže). Kromě toho jsem za účelem snížení variability mezi velikostmi oblastí vybírala pouze oblasti nad 10 000 km². U velkých oblastí (velké státy jako USA či Kanada, jihoafrický region atp.) byly naopak brány v potaz jednotlivé podoblasti. Při testování korelace ploch finálních polygonů a počtu nepůvodních druhů vyšel vztah počet druhů-plocha neprůkazně.

Zajímavé je, že dokonce i na Antarktidě jsou podle databáze GloNAF přítomny 3 nepůvodní druhy rostlin. Vzhledem k její velikosti a nedostatečnému pokrytí údaji z klimatické databáze jsem ji však mezi data k testování hypotéz nezařadila. Ke zpracování dat jsem použila programy R (R Development Core Team, 2008) a ArcGIS.

Díky dostupnosti velkého množství dat k analýze je možno využít k vykreslení závislosti počtu původních a nepůvodních druhů na abiotických faktorech funkci lowess, která reprezentuje neparametrickou regresní funkci. Pro četnost původních druhů rostlin je závislost na faktorech prostředí lineární (Obr. 2-6), zatímco u nepůvodních druhů závislost lépe popisuje křivka. Na základě toho jsem zahrnula do testování i kvadratický vliv teploty a primární produktivity.

4. Statistika

V této diplomové jsem se zaměřila pouze na cévnaté rostlinné druhy. K testování limitace zdroji jsem využila údaje o NPP, teplotě a srážkách. Testovala jsem údaje o četnosti druhů

proti vlivu srážek, teploty, jejich vzájemné interakci a vlivu NPP. Protože NPP je odvozena mimo jiné z údajů o teplotě a srážkách (a tudíž jsou korelovány), testovala jsem vliv NPP a srážek s teplotou zvlášť. V rámci testování teorie rychlejší speciace jsem vycházela dále v testech z metabolické teorie a testovala jsem vztah počtu nepůvodních druhů s průměrnými ročními teplotami. Při testování vlivu teploty v souvislosti s metabolickou teorií studie obvykle sledují závislost proměnné na členu $1/kT$ (např. Šímová et al., 2011). Protože mi při testování vlivu teploty však nešlo o konkrétní hodnotu sklonu závislosti, ale o závislost jako takovou, testovala jsem závislost počtu druhů na teplotě ve °C. Ve vztahu k proměnné $1/kT$ bude výsledná závislost počtu druhů na teplotě (°C) zrcadlově převrácená a posunutá na ose x. K testování nikového konzervatismu jsem použila historická klimatická data z databáze WorldClim (Hijmans et al., 2005), konkrétně rozdíl průměrných teplot a srážek mezi LGM a současností.

Data jsem zpracovala pomocí lineárních modelů. Pro odfiltrování vlivu velikosti plochy na počet druhů jsem použila dva způsoby. Vycházela jsem ze vztahu SAR

$$S = c A^z$$

kde S je počet druhů, c je konstanta, která se liší mezi taxony a jednotlivými ekosystémy, A je rozloha a z je konstanta nabývající hodnot mezi 0,1 – 0,5 (Lomolino, 2000). Po zlogaritmování dostaneme

$$\log S = \log c + z \log A$$

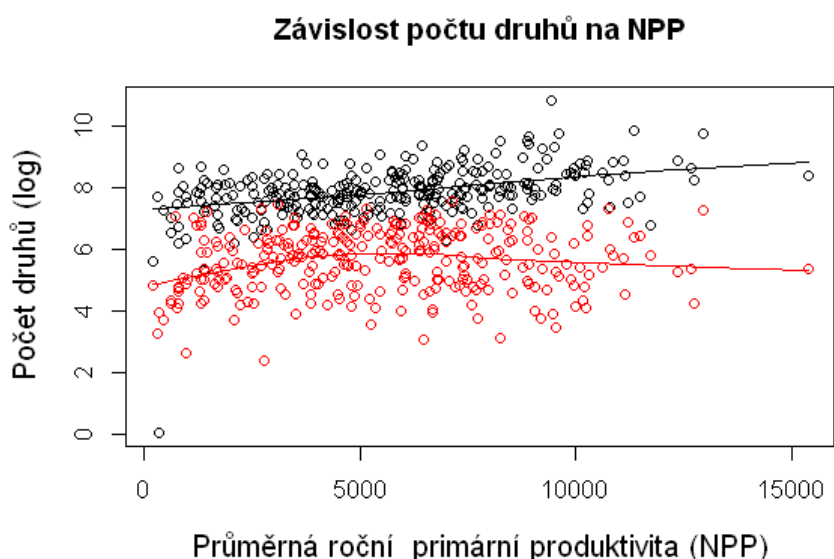
Nejprve jsem tedy namodelovala závislost logaritmu počtu druhů na logaritmu plochy a spočítala reziduály z tohoto vztahu. Ty jsem pak srovnala s logaritmem počtu druhů a spočítala korelační koeficient (Kendalova metoda, p-hodnota $< 2,2 \times 10^{-16}$, tau = 0,9454381). Vzhledem k vysoké míře korelace jsem se rozhodla dále počítat s logaritmem počtu druhů namísto reziduí a zahrnout logaritmus plochy jako vysvětlující proměnnou do všech modelů. Jednotlivé modely jsem poté srovnávala na základě jejich hodnoty AIC (Akaike information criterion), kterou jsem získala prostřednictvím zobecněných lineárních modelů (glm). Pomocí glm jsem také kontrolovala, zda nedochází k overdispersi. Testovanými modely jsou: vliv srážek a teploty (Model 1), vliv NPP (Model 2a), vliv teploty (Model 3a) a vliv historických

změn teploty a srážek (Model 4). U modelů 2 a 3 jsem zároveň testovala i vliv kvadratických proměnných na četnost nepůvodních druhů (Model 2b a 3b).

5. Výsledky

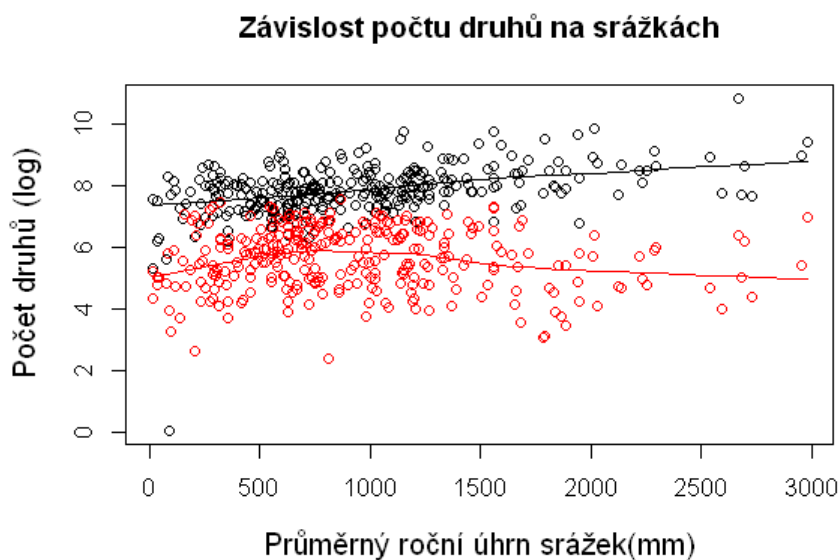
5.1 Testy v globálním měřítku

Nejprve jsem se podívala na závislost původních a nepůvodních druhů na jednotlivých proměnných prostředí, a ty srovnala (Obr. 2-6; daty je proložená křivka odvozená metodou lokálně vážené polynomiální regrese). Zdá se, že nepůvodní druhy reagují na proměnné prostředí trochu jinak než původní druhy. V rámci celosvětového měřítka (303 testovaných oblastí) jsem testovala 4 modely založené na hlavních předpokladech hypotézy vyšší produktivity, hypotézy rychlejší speciace a hypotézy nikového konzervatismu. Modely 1 a 2 testují vliv produktivity (srážky, teplota, NPP), Model 3 testuje samostatný vliv vyšších teplot a Model 4 testuje vliv historických změn v podobě rozdílu teplot a srážek mezi LGM (Last Glacial Maximum, maximum poslední doby ledové, dále jen LGM) a současností. Zdá se, že četnost původních druhů rostlin koreluje pozitivně se všemi testovanými proměnnými, kromě rozdílu průměrných teplot, kde je závislost negativní (koeficient = -0,003 p-hodnota < 0,001; viz. tabulka 1).

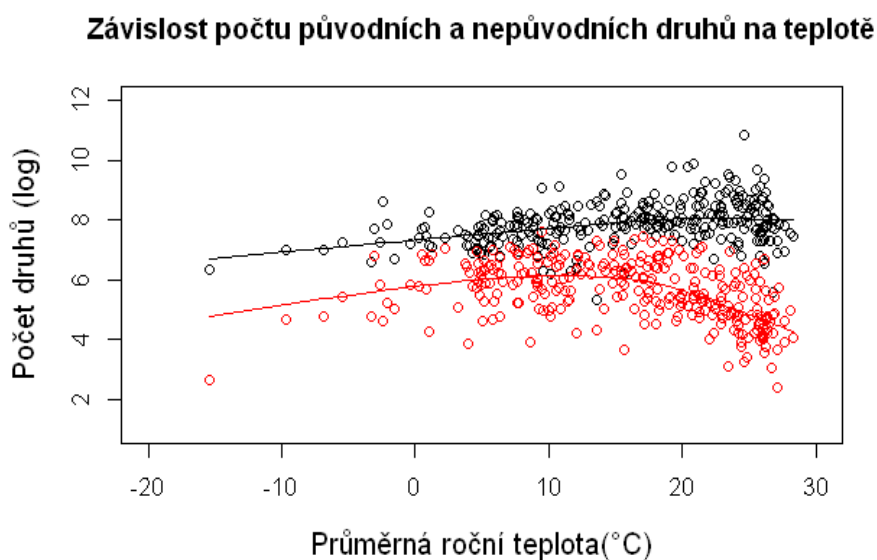


Obr.2 Závislost počtu původních (černá) a nepůvodních (červená) druhů rostlin na průměrné primární produktivitě.

Nejvíce variability četnosti původních druhů v rámci globálních testů vysvětlily modely spojené s produktivitou ($R^2=0,30$ a $R^2=0,35$, viz. Tabulka 1). Variabilita vysvětlená ostatními modely se pohybovala kolem 13 %. Naproti tomu variabilita počtu nepůvodních druhů byla nejlépe vysvětlena modely 1 (srážky a teplota, $R^2=0,2$) a 4 (vliv rozdílů srážek a teplot LGM-současnost, $R^2=0,17$).

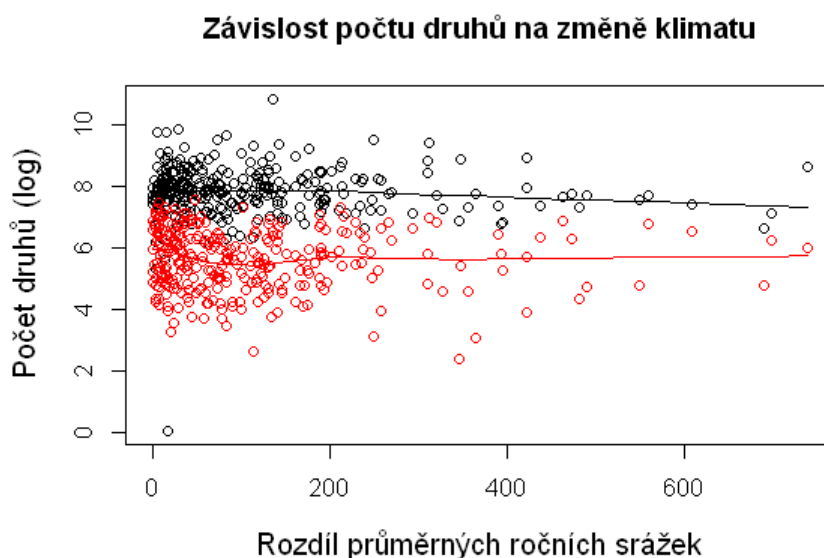


Obr. 3 Závislost počtu původních (černá) a nepůvodních (červená) druhů na průměrném ročním úhrnu srážek.



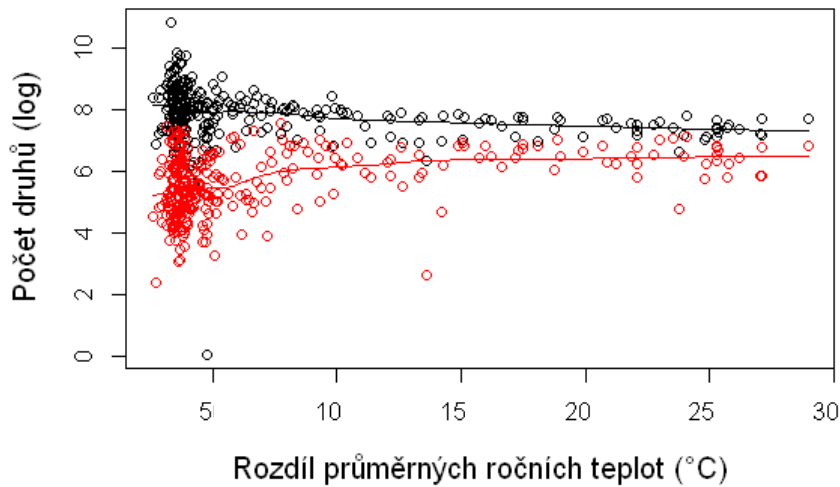
Obr. 4 Závislost počtu původních (černá) a nepůvodních (červená) druhů na průměrné roční teplotě.

Při testování vlivu produktivity na počet původních a nepůvodních druhů jsem testovala zvlášť vliv NPP a kombinace teploty se srážkami (Modely 1 a 2). Jako součást modelu, nebyla teplota významnou vysvětlující proměnnou, pozitivní vliv na četnost druhů měly pouze srážky (viz. Tabulka 1). Pokud by měla platit MIH a hlavní příčinou vyššího počtu druhů v tropech by skutečně byla pouze větší dostupnost zdrojů vedoucí k většímu počtu jedinců, pak by počet nepůvodních druhů měl s NPP také narůstat. Na základě grafů (Obr. 2 a 3) se zdá, že zatímco počet původních druhů roste lineárně se srážkami a NPP, počet nepůvodních druhů vykazuje tendenci ve vysoce produktivním prostředí klesat. Model 2 (vliv NPP) vystihuje nejlépe variabilitu počtu původních druhů (přibližně 35 % variability), avšak pro nepůvodní druhy nebyl ani vliv NPP ani vliv modelu samotného průkazný. Jako možnou aproximaci vlivu produktivity prostředí na nepůvodní druhy však můžeme brát interakci teplota:srážky (koeficient= $-7,64E-06$, $p < 0,001$), která průkazný vliv má. Na základě grafu (Obr. 2) se zdá, že reakce počtu nepůvodních druhů rostlin na produktivitu prostředí není lineární. Po zahrnutí druhé mocniny NPP do modelu vyšel vliv jak NPP, tak druhé mocniny NPP průkazný, stejně jako model samotný ($R^2 = 0.04817$, $p = 0,002$; viz Příloha 4).



Obr. 5 Závislost počtu původních (černá) a nepůvodních (červená) druhů na rozdílu srážek mezi LGM a současností.

Závislost počtu druhů na změně klimatu



Obr. 6 Závislost počtu původních (černá) a nepůvodních (červená) druhů na rozdílu teplot mezi LGM a současností.

Dalšími důležitým faktorem, který ovlivňuje odlišným způsobem počet původních a nepůvodních druhů, je teplota (Model 3, viz. Tabulka 1). Ta sice ovlivňuje pozitivně počet původních druhů rostlin v globálním měřítku, u nepůvodních druhů to však platí pouze pro nižší hodnoty teplot. Pro vyšší hodnoty počet nepůvodních druhů naopak klesá (Obr. 4). Nejvíce nepůvodních druhů by mělo být v oblastech, kde je průměrná roční teplota okolo 15°C. Výsledek lineárního modelu ukazuje, že vliv teploty na nepůvodní druhy je negativní a není tedy v souladu s hypotézou rychlejší speciace. Na základě grafu závislosti počtu původních a nepůvodních druhů na teplotě se však lineární model zdá nevhodný.

Proto jsem se rozhodla dále otestovat, zda lze závislost počtu původních a nepůvodních druhů lépe popsat kvadratickou závislostí. Stejně jako ve studii Šímová et al. (2011) jsem testovala v rámci modelu vliv teploty spolu s její druhou mocninou. Ukázalo se, že kvadratický člen má průkazný vliv nejen na četnost nepůvodních druhů, ale i na četnost původních druhů. Podrobnější výsledek statistických testů testujících vliv druhé mocniny teploty je uveden v Příloze 5.

Rozdíl teplot testovaný v rámci hypotézy nikového konzervatismu je jediným faktorem, který s počtem původních druhů koreluje negativně. To by dávalo za pravdu hypotézám vyvozující LGD na základě historických faktorů (čím větší změna podmínek

prostředí, tím méně původních druhů). Četnost nepůvodních druhů naproti tomu s rozdílem teplot narůstá (koeficient=0,006, p-hodnota<0,001). Lze tedy předpokládat, že vliv historie se odráží v rozložení počtu původních i nepůvodních druhů.

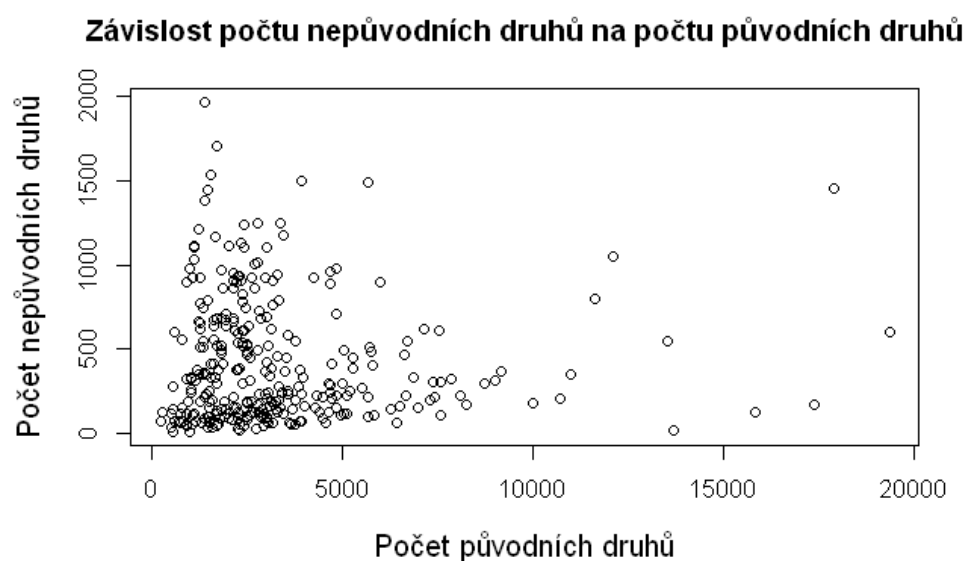
Tabulka 1

Vliv jednotlivých proměnných prostředí na četnost původních a nepůvodních druhů v globálním měřítku. Výsledky lineárních modelů. Koeficient odráží sklon závislosti počtu druhů na jednotlivých faktorech, R² pak variabilitu v datech, kterou je možné vysvětlit pomocí daného modelu. Interakce více proměnných je uvedena pouze u modelů, které měly s jejím zahrnutím nižší hodnotu AIC než modely bez interakce.

	Původní druhy				Nepůvodní druhy			
	Koeficient	t-hodnota	p-hodnota	R ²	Koeficient	t-hodnota	p-hodnota	R ²
Model 1			<0,001	0,308			<0,001	0,208
Intercept	4,417	11,511	<0,001		4,703	7,912	<0,001	
Teplota	0,001	4,260	0,209		0,001	0,876	0,381	
Srážky	0,001	8,675	<0,001		0,002	5,718	<0,001	
Teplota:Srážky					-0,001	-5,583	<0,001	
Model 2a			<0,001	0,357			0,1727	0,012
Intercept	3,826	9,457	<0,001		5,669	9,710	<0,001	
NPP	0,000	11,452	<0,001		0,000	1,701	0,090	
Model 2b			<0,001	0,482			0,001	0,048
Intercept	4,034	10,117	<0,001		5,015	8,022	<0,001	
NPP	<0,001	6,275	<0,001		<0,001	3,742	<0,001	
NPP ²	-0,001	-2,384	0,018		-0,005	-3,387	0,002	
Model 3a			0,001	0,134			<0,001	0,120
Intercept	5,277	11,998	<0,001		6,618	12,830	<0,001	
Teplota	0,002	4,464	<0,001		-0,004	-6,341	<0,001	
Model 3b			<0,001	0,305			<0,001	0,369
Intercept	4,034	10,69	<0,001		4,199	8,552	<0,001	
Teplota	0,087	7,068	<0,001		0,124	7,733	<0,001	
Teplota ²	-0,002	-5,112	<0,001		-0,006	-10,855	0,002	
Model 4			<0,001	0,139			<0,001	0,173
Intercept	5,675	12,749	<0,001		5,999	11,818	<0,001	
Rozdíl průměrných srážek	0,001	1,542	0,124		-0,001	-3,060	0,002	
Rozdíl průměrných teplot	-0,003	-4,637	<0,001		0,006	7,739	<0,001	

Na základě invazního paradoxu (invasion paradox) by počet nepůvodních druhů měl souviset mimo jiné i s počtem druhů původních. U studií prováděných na velkém měřítku byl pozorován růst počtu nepůvodních druhů s počtem původních druhů (Stadler et al. 2000; Sax et al., 2002; Sax 2002; Fridley et al., 2007; Richardson et al., 2011). Otestovala jsem vztah mezi původními a nepůvodními druhy pomocí korelačního koeficientu v globálním měřítku.

Korelace však nebyla průkazná ($p=0,798$, kendalova metoda), stejně jako grafický výstup (viz Obr.7).



Obr. 7 Závislost počtu nepůvodních druhů rostlin na počtu původních druhů rostlin.

Tabulka 2

P-hodnoty vyjadřující míru odlišnosti mezi jednotlivými kontinenty na základě Turkey's HDS testu. Asie, Afrika a Jižní Amerika se signifikantně liší od Severní Ameriky, Evropy a Austrálie.

	Asie	Afrika	Jižní Amerika	Severní Amerika	Evropa	Austrálie
Asie	x	0.248	0.065	0.000	0.003	0.001
Afrika	0.248	x	0.999	0.000	0.000	0.000
Jižní Amerika	0.065	0.999	x	0.000	0.000	0.000
Severní Amerika	0.000	0.000	0.000	x	0.955	0.999
Evropa	0.003	0.000	0.000	0.955	x	0.994
Austrálie	0.001	0.000	0.000	0.999	0.994	x

5.2 Testy v rámci jednotlivých kontinentů

Distribuce nepůvodních druhů mezi kontinenty se jeví nerovnoměrně (viz. boxploty ukazující distribuci nepůvodních druhů, Přílohy 6 a 7). Více nepůvodních druhů je v Severní Americe, Austrálii a Evropě. Podle analýzy variance je rozdíl mezi kontinenty významný ($p < 2e-16$, F-

hodnota=25,68). Abych zjistila, mezi kterými kontinenty je rozdíl významný, použila jsem Turkeyho test (zvaný též Turkey's HSD – honest significant difference), který se používá k dodatečnému zjištění vztahů mezi jednotlivými kategoriemi vysvětlující proměnné. Na základě Turkeyho testu lze rozdělit kontinenty do dvou skupin, kdy se kontinenty významně liší mezi skupinami, uvnitř skupiny však nikoli. První ze skupin tvoří Jižní Amerika spolu s Asií a Afrikou, do druhé skupiny spadá Severní Amerika, Evropa a Austrálie (viz. Tabulka 2). Při srovnání Starého a Nového světa se zdá, že více nepůvodních druhů je v Novém světě, nicméně rozdíl není signifikantní ($p=0.127$).

Tabulky 3 a 4

Schématické znázornění modelů, které ovlivňují počet původních a nepůvodních druhů. Pole označená zeleně znázorňují modely, které měly $p < 0,05$. V rámci jednotlivých modelů je pak rozlišeno (+) vysvětlující proměnná pozitivně koreluje s počtem druhů, (-) vysvětlující proměnná koreluje negativně s četností druhů či (o) proměnná nemá vliv na počet druhů. U modelů, kde je více proměnných, jsou symboly uvedeny v tomto pořadí: srážky, teplota, jejich interakce (pokud byla zahrnuta v modelu). U modelů 2b a 3b je vždycky nejprve uvedena proměnná a poté kvadratický člen. Logaritmus plochy je coby vysvětlující proměnná součástí všech modelů, v tabulce však není uveden. Podrobnější výsledky viz. Přílohy 7-9.

Počet původních druhů						
Kontinenty	Srážky	NPP	NPP	Teplota	Teplota	Historie
	Model 1	Model 2a	Model 2b	Model 3a	Model 3b	Model 4
Asie	+ o	+	+ o	+	+ -	o -
Evropa	++	+	+ o	+	+ o	o -
Severní Amerika	o + -			+	+ -	o -
Austrálie	+ o	+	+ -		- +	+ o
Afrika	+ -	+	+ -	-	o -	o -
Jižní Amerika	+ o	+	+ o	+	+ -	o -
Počet nepůvodních druhů						
Kontinenty	Srážky	NPP	NPP	Teplota	Teplota	Historie
	Model 1	Model 2a	Model 2b	Model 3a	Model 3b	Model 4
Asie					+ -	- - +
Evropa			o o		o o	o +
Severní Amerika	+ + -	+	+ -	+	+ -	
Austrálie	- - +			-	o o	
Afrika	+ -	+	+ -	-	o o	- o o
Jižní Amerika	+ -	+		-	o -	

Abych zjistila, zda se faktory ovlivňující počet nepůvodních druhů mezi kontinenty liší, testovala jsem jednotlivé modely pro každý kontinent zvlášť (Výsledky statistických testů pro jednotlivé kontinenty viz. Přílohy 8-10, grafy Přílohy 11-20) Pro srovnání jsem stejné modely v rámci jednotlivých kontinentů aplikovala i na počty původních druhů.

Na základě lineárních modelů se zdá, že model zahrnující srážky v kombinaci s teplotou, stejně jako model zahrnující NPP, mají vliv jak na počet původních tak i nepůvodních druhů napříč kontinenty. Počet původních druhů nejčastěji roste se srážkami a primární produktivitou prostředí, vliv teploty (v rámci modelu 1) se pro jednotlivé kontinenty liší (podrobnější rozpis výsledků statistických testů pro jednotlivé proměnné viz Přílohy 4,5,8,9,10). Počet nepůvodních druhů reaguje pozitivně na srážky a NPP v Africe, Jižní a Severní Americe. V Austrálii mají teplota a srážky negativní efekt na počet nepůvodních druhů, jejich interakce pak pozitivní. U nepůvodních druhů je produktivita prostředí důležitým faktorem zejména v Africe a Jižní a Severní Americe. Zajímavé je, že v Austrálii nebyl prokazatelný vliv ani srážek ani NPP samotného, i když se jedná o suchou oblast a srážky by měly být jedním z limitů počtu druhů rostlin. Jiným přiblížením produktivity může být interakce teploty a srážek v rámci Modelu 1, která má však (narozdíl od NPP) průkazný pozitivní vliv na počet nepůvodních druhů v Austrálii (viz. Příloha 11-14).

Na většině kontinentů je průkazná i závislost počtu původních druhů na teplotě – v Asii, Evropě, Severní a Jižní Americe roste počet druhů s rostoucí teplotou (viz. Příloha 15 a 16). Naopak v Africe se zdá, že počet druhů s rostoucí teplotou klesá. To může být způsobeno významným podílem aridních oblastí, které se sice vyznačují vyššími teplotami, druhově jsou však chudší, protože limitujícím zdrojem je zde dostupnost vody. V kontrastu s původními druhy reaguje počet nepůvodních druhů na jižní polokouli (v Austrálii, Africe a Jižní Americe) na nárůst teploty negativně, v Severní Americe pak nepůvodní druhy s rostoucí teplotou přibývají.

Model postihující změnu klimatu mezi poslední dobou ledovou a současností (rozdíl průměrných ročních teplot a srážek) měl prokazatelný vliv na počet původních druhů na všech kontinentech (viz. Příloha 17 – 20). Pouze v Austrálii však byla důležitější změna v množství srážek než změna teplot. Závislost počtu původních druhů na změně teploty je negativní – čím větší změna, tím menší počet původních druhů. Způsob, jakým změna klimatických podmínek ovlivňuje počet nepůvodních druhů, už není tak jednoznačný. V Evropě a Severní Americe nepůvodní druhy rostlin s rostoucí změnou teplot přibývají,

v souladu s hypotézou nikového konzervatismu. V Africe počet nepůvodních druhů klesá s absolutní hodnotou rozdílu srážek. V Asii je závislost počtu nepůvodních druhů na změně teploty a srážek negativní, na interakci těchto proměnných pak pozitivní. V Austrálii a Jižní Americe vliv historických proměnných na nepůvodní druhy nebyl průkazný.

6. Diskuze

V souladu s hypotézami vyšší produktivity, rychlejší speciace a nikového konzervatismu roste počet původních druhů v globálním měřítku se srážkami, NPP, teplotou (testovanou samostatně) a klesá se změnou teplot od poslední doby ledové. Naproti tomu reakce nepůvodních druhů na tyto podmínky prostředí už tak jednoznačná není. Jejich počet roste se srážkami a změnou teplot a na NPP vykazuje nelineární závislost. Zajímavá je závislost nepůvodních druhů na teplotě, kdy četnost nepůvodních druhů koreluje s touto proměnnou negativně. Neméně zajímavá je i reakce nepůvodních druhů na změnu teplot, která je pozitivní. V rámci jednotlivých kontinentů pak reakce původních druhů víceméně potvrzuje závislosti prokázané na větším měřítku. U nepůvodních druhů se případná závislost (a její sklon) mezi kontinenty liší, z čehož vyplývá, že významný vliv na jejich rozšíření mají i další faktory krom klimatických.

Na základě hypotéz vyšší produktivity, by počet druhů v tropických oblastech měl korelovat s množstvím dostupných zdrojů (Currie, 1991; Currie et al., 2004). Pro původní druhy cévnatých rostlin v globálním měřítku se zdá, že jejich počet je skutečně vyšší v oblastech s vyšším množstvím srážek, NPP a vyššími teplotami. To platí i pro většinu kontinentů testovaných jednotlivě. Počet nepůvodních druhů je ovlivňován produktivitou zejména na jižní polokouli a v Severní Americe. Zvláštní je reakce počtu druhů v Austrálii – vliv NPP zde není průkazný (ani po zahrnutí kvadratické proměnné). Zatímco samostatné proměnné – srážky a teplota ovlivňují počet nepůvodních druhů negativně, jejich interakce pozitivně. Hodnota NPP závisí na teplotě a srážkách (mimo jiné), což by odpovídalo pozitivní korelaci počtu nepůvodních druhů v Austrálii s interakcí teploty a srážek (viz grafy v Příloze 11 a 12), avšak to nevysvětluje, proč vliv NPP ani NPP^2 není průkazný. Co se vlivu teploty týče, negativní reakce počtu nepůvodních druhů na zdejší teploty by mohla být vysvětlena četným množstvím aridních oblastí – téměř polovina kontinentu je pokryta pouštěmi a na rozdíl od Afriky či Severní Ameriky zde není gradient srážek tak velký. Celkově se tedy zdá, že

produktivita a srážky jsou důležitým faktorem ovlivňující počet původních druhů (globálně) a nepůvodních druhů zejména na jižní polokouli. V rámci testování vlivu NPP v globálním měřítku však vyšla závislost nepůvodních druhů průkazná až po zahrnutí kvadratické proměnné (NPP), ale variabilita vysvětlená tímto modelem je nízká ($R^2=0,04$, viz Příloha 4). Je možné, že spíše než vyšším počtem jedinců v rámci druhu (MIH) je diverzita cévnatých rostlin v tropech ovlivněna jinými faktory, například heterogenitou prostředí a vyšší mírou specializace druhů (např. Chase & Leibold, 2002; Šímová et al., 2011; Brown, 2014). Počet druhů s produktivitou a heterogenitou prostředí však nejspíš nemůže růst do nekonečna. Morlon et al. (2010) testovali fylogenetické stromy několika živočišných skupin a kvetoucích rostlin. Ač se ve valné většině případů diverzita kládů zvyšuje, rychlost diverzifikace se zpomaluje. To by odpovídalo limitaci zdroji prostřednictvím nosné kapacity prostředí. Pokud je nosná kapacita naplněna, prostředí by mělo lépe odolávat invazím nepůvodních druhů (Akatov and Akatova, 2010; Gerhold et al., 2011; Stegen et al., 2012). V rámci dalšího výzkumu by bylo zajímavé zjistit, zda neprůkaznost vlivu NPP na počet nepůvodních druhů nemůže být zapříčiněna právě nosnou kapacitou prostředí a její saturací ve vysoce produktivních oblastech. Jednou z možností jak toto otestovat je sledovat kromě vlivu zdrojů i vztah mezi počtem původních a nepůvodních druhů. Pakliže je v oblasti vyšší množství původních druhů, nepůvodní druhy by neměly být schopné invadovat dané prostředí. Množství původních a nepůvodních druhů, které jsem testovala, však spolu nekoreluje.

Hypotéza rychlejší speciace vychází z metabolické teorie (Brown et al., 2004). S rostoucí teplotou roste i rychlost metabolismu, což s sebou přináší i vyšší pravděpodobnost mutageneze a kratší generační doby. Na základě tohoto předpokladu, by se dalo čekat, že počet původních a nepůvodních druhů s rostoucí teplotou poroste. Je dokonce možné, že vyšší teplota by mohla ovlivňovat rychlost kolonizace (Brown, 2014). Rozložení četností původních druhů v globálním měřítku tomu skutečně odpovídá, ačkoli se zdá, že teplota nemá takový vliv na původní druhy jako produktivita prostředí. Při zkoumání vlivu teploty v rámci jednotlivých kontinentů je vztah počtu původních druhů téměř ve všech případech průkazný (u Austrálie pak v případě zahrnutí teploty²). V Africe s rostoucí teplotou počet původních druhů klesá, jak jsem již zmínila výše – Afrika v subtropických oblastech je pokryta pouštěmi, což může být příčinou klesajícího počtu druhů s rostoucí teplotou. Reakce nepůvodních druhů v globálním měřítku však v tomto případě neodpovídá hypotéze rychlejší speciace – nepůvodní druhy s rostoucí teplotou klesají. Na grafu (Obr. 4) je vidět, že zatímco

počet původních druhů s teplotou roste, počet nepůvodních druhů nejspíš dosáhne svého maxima v oblastech s průměrnou roční teplotou kolem 15°C. Co však zapříčiňuje takovýto vztah? Navíc se zdá, že nejen počet nepůvodních, ale i počet původních druhů dosáhne při určitých teplotách maxima a poté klesá (viz Příloha 5). Jednou z možností, která se nabízí, je, že vysoké teploty zastupují pouštní oblasti, kde působí jako stresový faktor rostlin. U počtu původních druhů by se mohlo také jednat o projev nosné kapacity prostředí (pokud je přítomno druhů více než je nosná kapacita, zvýší se i tlak biotických interakcí a počet druhů klesne). Ať už jsou příčinou abiotické či biotické faktory, globální distribuce nepůvodních druhů neodpovídá předpokladům hypotézy rychlejší speciace.

Hypotéza nikového konzervatismu je založená na předpokladu, že změna areálu rozšíření směrem do vyšších zeměpisných šířek je pro tropické druhy velmi obtížná a přizpůsobení se novému biotopu druhům trvá poměrně dlouhou dobu (např. Wiens & Graham, 2005; Losos, 2008; Wiens et al., 2010; Romdal et al., 2013). Tropy patřily v historii mezi jeden z klimaticky nejstabilnějších ekosystémů, není proto divu, že většina taxonů je původem tropických (Wiens & Donoghue, 2004). Tomu odpovídají i výsledky testů závislosti četnosti původních druhů na změně klimatických podmínek, kterými jsem se zabývala v rámci této studie. Počet původních druhů koreluje nepřímo se změnou teplot v čase. Jinými slovy, prostředí, které je stabilnější, má více původních druhů cévnatých rostlin. To platí pro kontinenty jak v globálním pojetí, tak i pro každý jednotlivě (v Austrálii je důležitější vliv změny srážek). Dalším faktem, který podporuje vliv historie je rozdíl mezi kontinenty. Při zkoumání vlivu kontinentů na počet nepůvodních druhů rostlin se od sebe významně lišily dvě skupiny kontinentů – Asie s Afrikou a Jižní Amerikou a Severní Amerika spolu s Evropou a Austrálií. Stejný výsledek vyšel i autorům van Kleunen et al. (2015), podle nichž je hlavní příčinou tohoto rozdělení přítomnost tropických pralesů. Pralesní ekosystémy by právě díky svému stáří a stabilitě mohly být odolnější vůči uchycení nepůvodních druhů (díky nedostatku volných nik). Volné niky by však mohly být stále dostupné v mírném pásmu, kdy došlo k jejich uvolnění následkem zalednění. Stále ještě je patrný vliv střídání ledových a meziledových dob na flóru severní polokoule (např. Svenning & Skov, 2007; Liebergesell et al., 2016). Oblasti, které čelily v minulosti výrazným změnám klimatických podmínek, jsou pravděpodobně snáze přístupné pro zavlečené druhy, protože ještě stále nejsou zaplněny všechny dostupné niky (Seebens et al., 2015). To potvrzují i testy na globální úrovni, nepůvodní druhy rostlin vykazují opačnou závislost na změně teplot než původní druhy – více

nepůvodních druhů lze najít v oblastech, kde došlo k výraznějším změnám klimatu. Při bližším zkoumání vlivu změn klimatu v rámci jednotlivých kontinentů je vidět, že pro každý kontinent platí trochu jiná závislost. V Africe je počet nepůvodních druhů ovlivněn rozdílem srážek negativně (v místech, kde se srážky změnily nejvíce, najdeme nejméně nepůvodních druhů). Na základě historických klimatických dat, která jsem měla k dispozici, je patrné, že střední Afrika byla jedním z mála míst, kde v době maxima poslední doby ledové bylo dostupné i značné množství srážek (podrobněji např. Prentice et al., 2000), k největší změně došlo na severu a jihu kontinentu. Stejně tak sehrálo zalednění nejspíš významnou roli v Evropě – po ústupu ledovce zde zůstaly volné niky, které jsou postupně zaplňovány (např. Svenning & Skov, 2007). S rostoucím rozdílem teplot roste totiž i počet nepůvodních druhů v evropských regionech. Zatímco v Severní Americe mohly druhy před zaledněním migrovat na jih díky severojižní orientaci velkých hor, v Evropě jsou pohoří orientovaná východně-západním směrem, což fungovalo a stále ještě funguje jako migrační bariéra. Spolu s migrujícími živočichy mohly změnit areál i rostlinné druhy např. prostřednictvím ekto či endozoochorie. Po skončení glaciálu se takové druhy mohly spolu se živočichy opět rozšířit z refugií směrem zpět na sever. V Evropě však pohoří značně komplikovala šíření (druhy neschopné projít vymřely; např. Svenning, 2003), proto mohly v mírném pásu zůstat volné niky, které se díky níkovému konzervatismu pomalu zaplňují a stále ještě nemusí být nasyceny (Seebens et al., 2015). Vzhledem k tomu, že jsem v rámci studie počítala s absolutními hodnotami rozdílů, nelze přesněji určit, zda se jedná o pokles či nárůst teploty či srážek. Bylo by zajímavé ověřit, zda opravdu v rámci všech kontinentů počet původních druhů roste s kladnými hodnotami rozdílů.

Výsledky mohou být zkreslené vlivem několika faktorů. Prvním z faktorů, který se obvykle váže na velké datasety je tzv. sampling effect. Jedná se o vliv sběru dat. Oblasti jako Severní Amerika či Evropa jsou vzhledem k velkému množství výzkumných skupin pravděpodobně lépe prozkoumané než např. severní Asie. Navíc využití regionálních seznamů počtu druhů bez znalosti bližších podrobností distribuce v rámci nestejně velkých regionů může vést k ovlivnění výsledků (Keil & Hawkins, 2009). V globálních databázích jako je GloNAF se bohužel nevyhneme vlivu nestejně velkých regionů. Dalším z problémů, který mohl ovlivnit výsledky studie je subjektivní výběr dat. Zkoumané oblasti jsem vybírala primárně na základě jejich velikosti, pokryvnosti a údajích o nepůvodních druzích. Kde chyběly údaje o celkovém počtu nepůvodních druhů, jsem jako aproximaci použila počet

naturalizovaných druhů. Při výběru podobně velkých oblastí došlo k redukci informace o původním počtu druhů (který často nebyl znám pro větší rozlišení než na úrovni států např. v Asii či Austrálii). Výsledky modelů pro původní druhy v rámci Asie a Austrálie proto mohou být zkreslené. Další faktor, který prokazatelně ovlivňuje četnost a šíření nepůvodních druhů, který nebyl v rámci téhle studie zahrnut, je vliv lidského faktoru (historické události – jako například koncentrace rozvinutějších zemí na severní polokouli, obchod, cestování) (van Kleunen et al., 2015; Seebens et al., 2015). Jako možná aproximace těchto faktorů by mohla posloužit hodnota HDP, která odráží ekonomiku dané země. Bohužel státy s vysokým HDP patří mezi státy, které jsou lépe prozkoumané. Zároveň je problémem i velikost států. Významné země jako USA, Čína či Kanada mají vysoké HDP, zároveň však velkou rozlohu, což může také vést ke zkreslení.

Vlivem lidské činnosti se stalo nejméně 3,9 % dosud známých cévnatých rostlin naturalizovanými mimo jejich původní areál rozšíření (van Kleunen et al., 2015). Například v rámci Evropy patří Belgie mezi jednu ze zemí, která má nejvíc nepůvodních druhů rostlin vůbec (téměř 2000 druhů). Vzhledem k rozloze Belgie se jedná skutečně o významný počet. Tak vysoký počet nepůvodních druhů nemusí však být důsledkem neobsazenosti nik díky výše zmíněnému vlivu zalednění, ale obchodu a zámořských plaveb. Podle studie Seebens et al. (2015) je současný výskyt nepůvodních druhů nejlépe předpovězen pomocí modelu založeném na socioekonomických aktivitách před 20 lety. Při modelování výskytu naturalizovaných druhů v blízké budoucnosti (za přispění změn klimatu) můžeme očekávat nárůst počtu invazí v mírném pásmu, naopak v tropických a subtropických oblastech počet nepůvodních druhů může klesat coby následek oteplování. Možný pokles však bude pravděpodobně příliš nízký, aby vyrovnal předpovídaný nárůst invazí spojený s obchodní činností Seebens et al. (2015). Modelování výskytu a pohybu nepůvodních druhů v minulosti by bylo rozhodně zajímavé pro srovnání, bohužel díky nedostatku spolehlivých dat o nepůvodních druzích značně problematické.

7. Závěr

V rámci svého výzkumu jsem zjistila, že počet původních druhů cévnatých rostlin se v globálním a i v lokálním (kontinentálním) měřítku chová v souladu s hypotézami vyšší produktivity, rychlejší speciace a nikového konzervatismu. To, co platí pro původní druhy, však nemusí nutně platit pro nepůvodní druhy, jak ukázal graf závislosti počtu nepůvodních na původních druzích. Reakce nepůvodních druhů na faktory prostředí se v rámci kontinentů mezi sebou liší a nevypovídá tak jednoznačně ve prospěch jednotlivých hypotéz jako druhy původní. Nepůvodní druhy nejspíš reagují pozitivně na vliv produktivity. Naproti tomu hypotéza rychlejší speciace, jak se zdá, není dobrým vysvětlením počtu nepůvodních druhů – vztah nepůvodních druhů v globálním měřítku (a u poloviny kontinentů i v menším měřítku) má tendenci klesat s rostoucí teplotou (jinak tomu je pouze v oblastech s velmi nízkými průměrnými teplotami). Poslední z testovaných hypotéz, hypotéza nikového konzervatismu vysvětluje četnosti nepůvodních druhů v globálním měřítku pěkně – směrnice pro rozdíl srážek a teploty má opačný sklon než u druhů původních. V mírném pásmu díky větším rozdílům teplot mezi LGM a současností nejsou ještě zcela zaplněny niky, což dává prostor invazím. Historie jednotlivých kontinentů se pak do určité míry liší, a proto je důležitým faktorem ovlivňujícím počet původních a nepůvodních druhů pro každý kontinent něco jiného.

8. Zdroje

- Akatov VV, Akatova TV (2010) Saturation and invasion resistance of non-interactive plant communities. *Russian Journal of Ecology*, **2010**, 229–236.
- Allen AP, Gillooly JF, Savage VM, Brown JH (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *PNAS*, **103**, 9130–9135.
- Altieri AH, Wesenbeeck BK, Bertness MD, Silliman B (2010) Facilitation cascade drives positive relationship between native biodiversity and invasion success. *Ecology*, **91**, 1269–1275.
- Arita HT & Vázquez-Domínguez E (2008) The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. *Ecology Letters*, **11**, 653–663.
- Arrhenius, O (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95–99.
- Bromham L & Cardillo M (2003) Testing the link between the latitudinal gradient in species richness and rates of molecular evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 200–207.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Brown JH (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, **41**, 8–22.
- Barthlott W, Biedinger N, Braun G, Feig F, Kier G & Mutke J (1999) Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of the global biodiversity. *Acta Bot. Fennica*, **162**, 103–110
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* **427**, 731–733.
- Carnicer J, Brotons L, Sol D, Jordano P (2007) Community-based processes behind species richness gradients: contrasting abundance-extinction dynamics and sampling effects in areas of low and high productivity. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 709–719.
- Colautti RI & MacIsaac HJ (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, **10**, 135–141.
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal species and plant-species richness. *American Naturalist*, **137**, 27–49.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guégan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Prediction and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134.
- Chase JM & Leibold MA (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, **416**, 427–430.
- Chew MK, Hamilton AL (2011) The rise and fall of biotic nativeness: a historical perspective. Richardson DM, editor. *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Oxford: John Wiley & Sons Ltd. 35–47.
- Chown SL & Gaston KJ (2000) Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 311–315.
- Davies TJ, Savolainen V, Chase MW, Moat J, Barraclough TG (2004) Environmental energy and evolutionary rates in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 2195–2200.

Davis M, Chew MK, Hobbs RJ, Lugo AE, Ewel JJ, Vermeij GJ, Brown JH, Rosenzweig ML, Gardener MR, Carroll SP, Thompson K, Pickett STA, Stromberg JC, Tredici PD, Suding KN, Ehrenfeld JG, Grime JP, Mascaro J, Briggs JC (2011) Don't judge species on their origins. *Nature*, **474**, 153–154.

Drakare S, et al. (2006) The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. *Ecology Letters*, **9**, 215–227.

Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Sleabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Von Holle B (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, **88**, 3–17.

Gerhold P, Partel M, Tackenberg O, Hennekens SM, Bartish I, Schaminee JHJ, Fergus AJF, Ozinga WA, Prinzing A (2011) Phylogenetically Poor Plant Communities Receive More Alien Species, Which More Easily Coexist with Natives. *American Naturalist*, **177**, 668–680.

Hawkins BA, Porter EE, Diniz-Filho JAF (2003a) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608–1623.

Herben T, Mandák B, Bímová K, Münzbergová Z (2004) Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data. *Ecology*, **85**, 3223–3233.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.

Hillebrand H (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist*, **163**, 192–211.

Hubendick B (1962) Aspects on the diversity of freshwater fauna. *Oikos*, **13**, 249–261.

Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299–1309.

Hurlbert AH & Jetz W (2010) More Than “more Individuals: The Nonequivalence of Area and Energy in the Scaling of Species Richness”. *The American Naturalist*, **176.2**, E50–E65.

Jablonski D, Roy K, Valentine JW (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, **314**, 102–106.

Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.

Kalish S & McPeck MA (1993) Extinction dynamics, population growth and seed banks. *Oecologia*, **95**, 314–320.

Keil P & Hawkins BA (2009) Grids versus regional species lists: are broad-scale patterns of species richness robust to the violation of constant grain size? *Biodiversity Conservation*, **18**, 3127–3137.

Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**, 636–638.

van Kleunen M, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E, Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M et al. (2015) Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* **525**, 100–103.

Kneitel JM & Miller TE (2002) Resource and top-predator regulation in the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *Ecology*, **83**, 680–688.

Knops JMH, Tilman D, Haddad NM, Naeem S, Mitchell CE, Haarstad J, Ritchie ME, Howe KM, Reich PB, Siemann E, Groth J (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecological Letters*, **2**, 286–293.

Lancaster LT (2010) Molecular evolutionary rates predict both extinction and speciation in temperate angiosperm lineages. *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 1.

Liebergessell M, Reu B, Stahl U, Freiberg M, Welk E, Kattge J, Cornelissen JHC, Penuelas J, Wirth C (2016) Functional resilience against climate-driven extinctions – comparing the functional diversity of European and North American tree floras. *PLOS One*, **2**.

Lomolino MV (2000) Ecology's most general yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, **27**, 17-26.

Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**, 1522–1536.

Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995–1003.

Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM & Turelli M (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* **10**, 315-331.

Morlon H, Potts MD, Plotkin JB (2010) Inferring the Dynamics of Diversification: A Coalescent Approach. *Plos Biology*, **8**, e1000493.

Mönkkönen M, Forsman JT, Bokma F (2006) Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: A test of the species-energy theory. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 290–302.

Prentice IC & Jolly D (2000) Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *Journal of Biogeography*, **27**, 507–519.

Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, **43**, 185–215.

Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, Webster GL, Williamson M, Kirschner J (2004) Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, **53**, 131–143.

R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rapoport EH (1982) *Aerography: geographical strategies of species*. Pergamon, Oxford.

Richardson DM, Pyšek P, Carlton J (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. Richardson DM, editor. *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Oxford: John Wiley & Sons Ltd. 409–420.

Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514–527.

Romdal TS, Araújo MB, Rahbek C (2013) Life on a tropical planet: niche conservatism and the global diversity gradient. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 344–350.

Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*.– Cambridge Univ. Press.

Running SW, Nemani RR, Heinsch FA, Zhao M, Reeves M & Hashimoto H (2004) A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience*, **54**, 547–560.

Sax DF, Gaines SD, Brown JH (2002) Species Invasions Exceed Extinctions on Islands Worldwide: A Comparative Study of Plants and Birds. *American Naturalist*, **160**, 766–783.

Sax DF (2002) Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distributions*, **8**, 193–210.

Seebens H, Essl F, Dawson W, Fuentes N, Moser D, Pergl J, Pyšek P, van Kleunen M, Weber E, Winter M, Blasius B (2015) Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, **21**, 4128–4140.

Stadler J, Trefflich A, Klotz S, Brandl R (2000) Exotic plant species invade diversity hot spots, the naturalized flora of northwestern Kenya. *Ecography*, **23**, 169–176.

Stebbins GL (1974) *Flowering Plants: Evolution above the Species Level*. Belknap Press, Cambridge, MA.

Stegen JC, Enquist BJ, Ferriere R (2012) Eco-Evolutionary Community Dynamics: Covariation between Diversity and Invasibility across Temperature Gradients. *American Naturalist*, **180**, E110-E126.

Svenning JC (2003) Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, **6**, 646–653.

Svenning JC & Skov F (2007) Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 234–245.

Šímová I, Storch D, Keil P, Boyle B, Phillips OL & Enquist BJ (2011) Global species–energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 842–856.

Šímová I, Li YM, Storch D (2013) Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology*, **101**, 161–170.

Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 257–300.

Wiens JJ & Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 639–644.

Wiens JJ & Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **36**, 519–539.

Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anaker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Davies TJ, Grytnes J, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain, CM & Stephens PR (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**, 1310–1324.

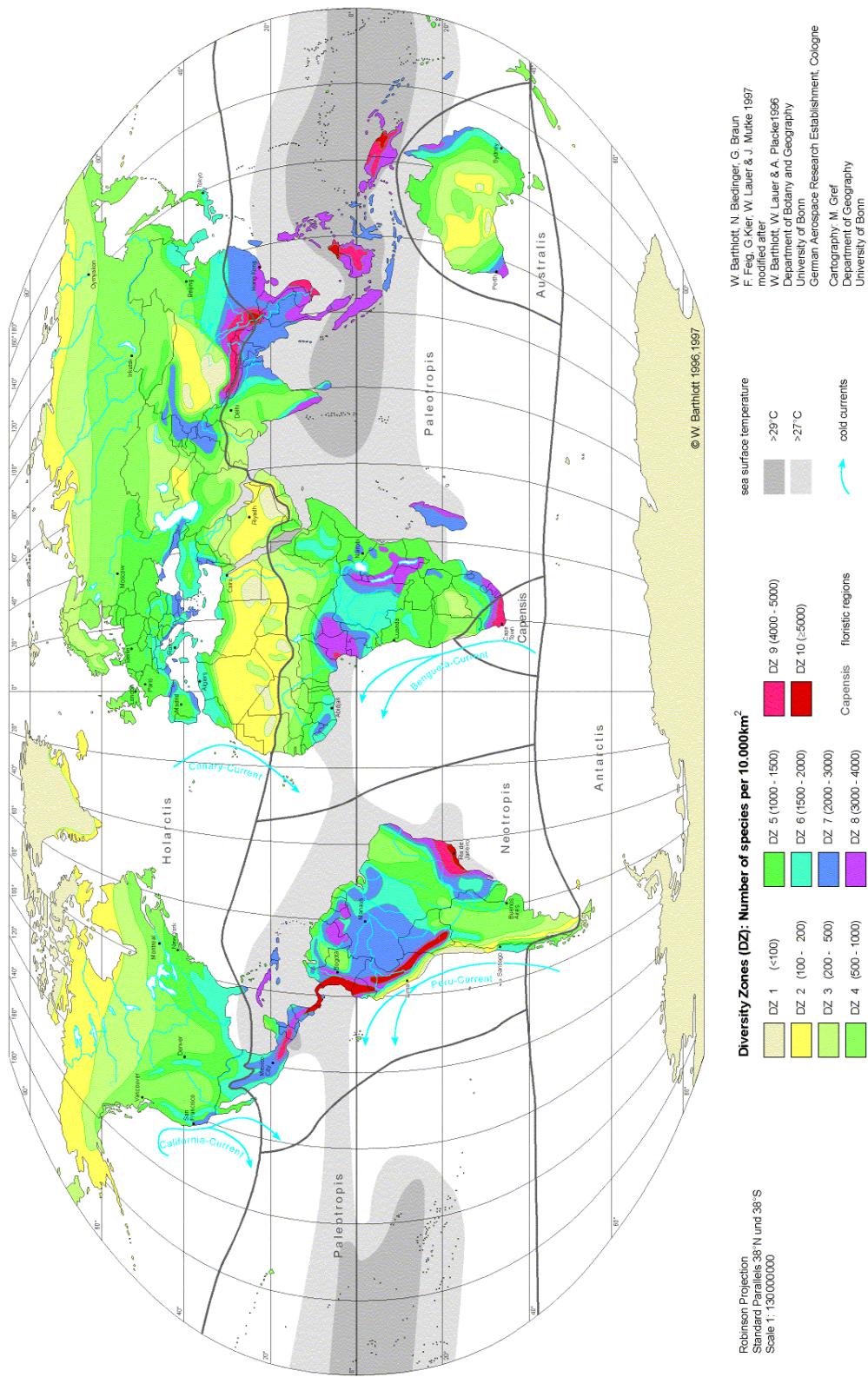
Wright S, Keeling J, Gillman L (2006) The road from Santa Rosalia: A faster tempo of evolution in tropical climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 7718–7722.

Yee DA & Juliano SA (2007) Abundance matters: A field experiment testing the more individuals hypothesis for richness-productivity relationships. *Oecologia*, **153**, 153–162.

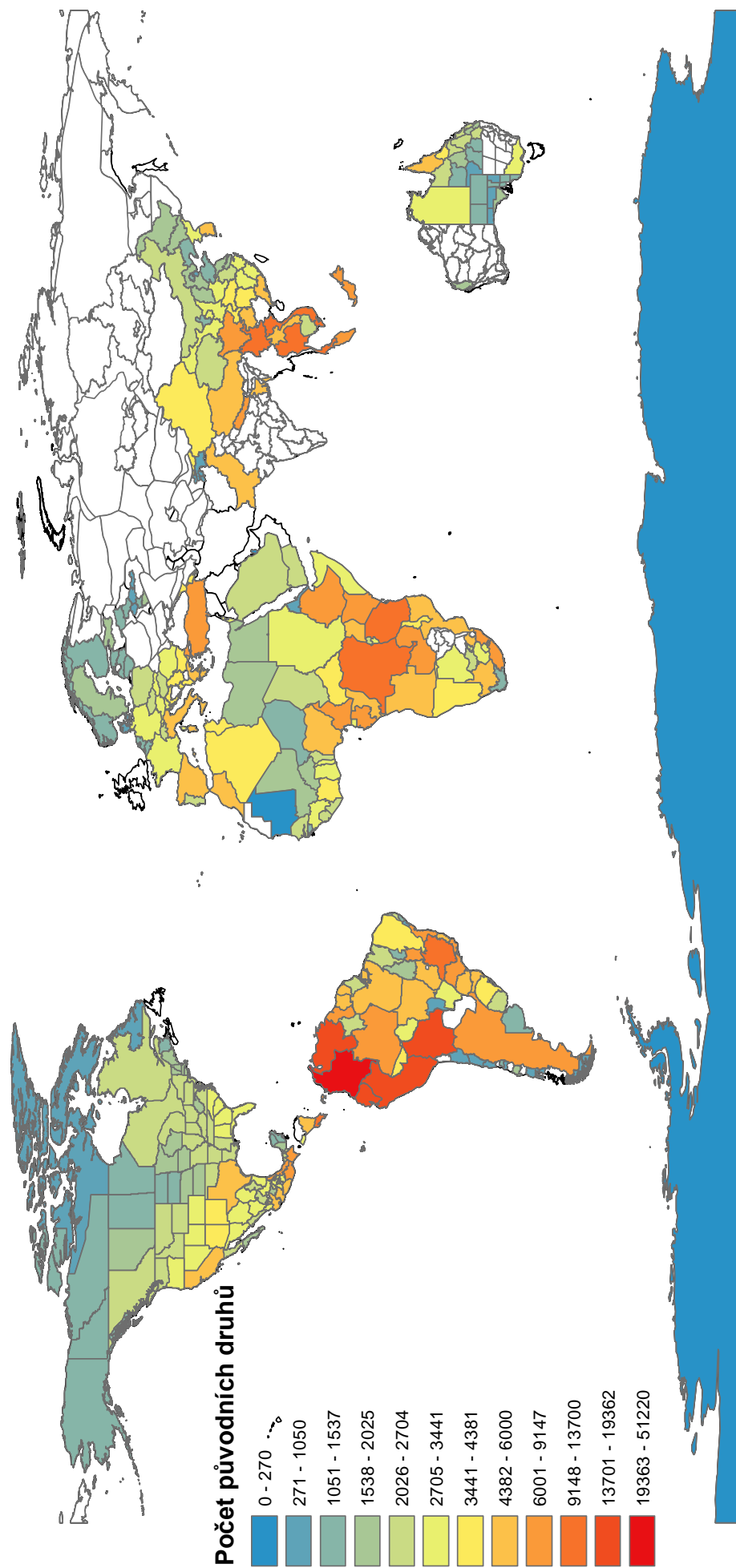
Maps throughout this thesis were created using ArcGIS® software by Esri. ArcGIS® and ArcMap™ are the intellectual property of Esri and are used herein under license. Copyright © Esri. All rights reserved. For more information about Esri® software, please visit www.esri.com.

9. Přílohy

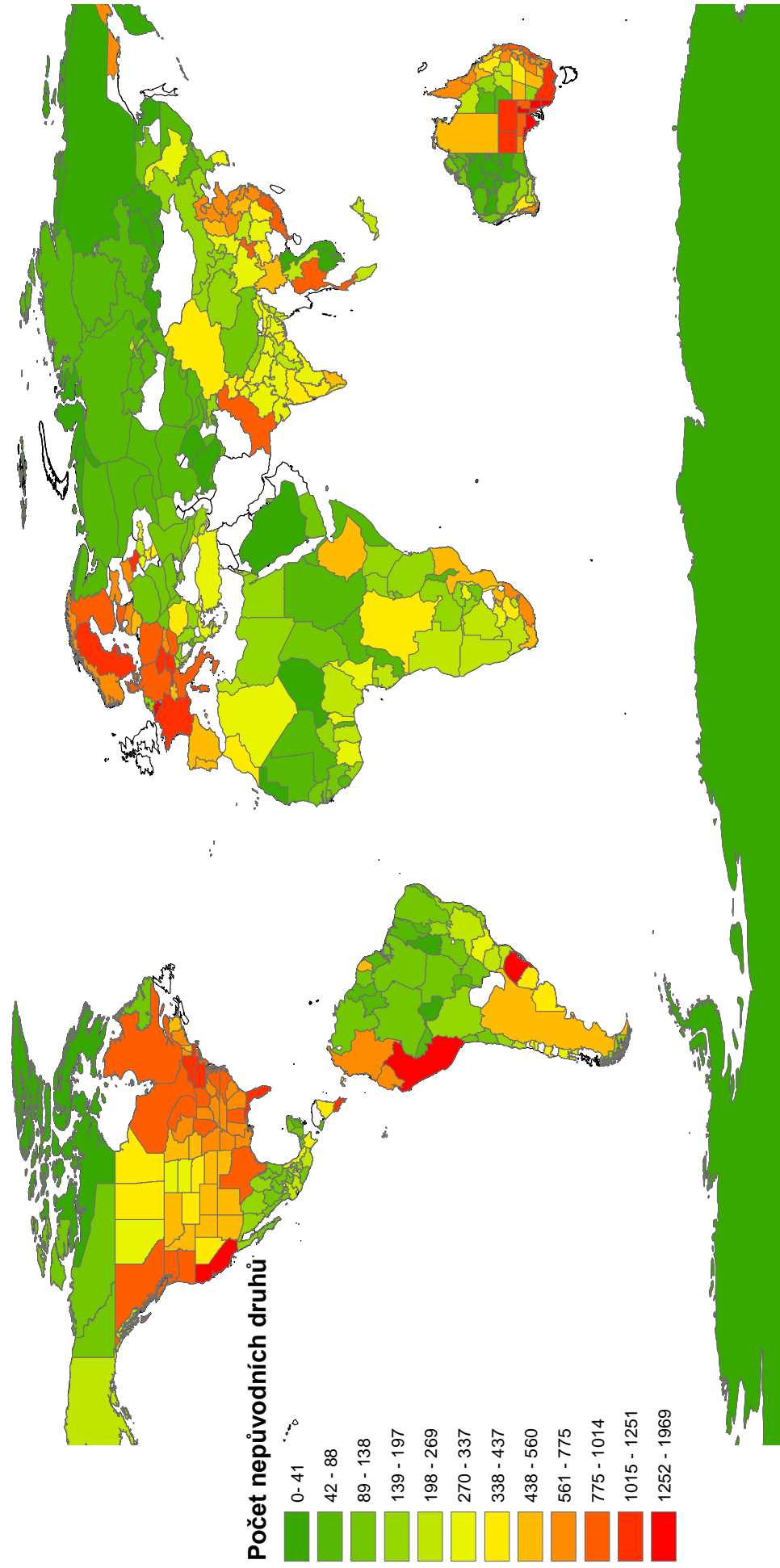
GLOBAL BIODIVERSITY: SPECIES NUMBERS OF VASCULAR PLANTS



Příloha1: Globální rozšíření cévnatých druhů rostlin. Cévnaté rostliny, stejně jako mnoho dalších skupin organismů kopírují LGD. DZ = zóny diversity. Podle Barthlott et al. (1999)



Příloha 2: Počet původních druhů vyskytujících se v daných oblastech. Zdroj dat GloNAF (van Kleunen et al., 2015), zpracováno pomocí ArcGIS.



Příloha 3: Četnost nepůvodních druhů rostlin v jednotlivých oblastech. Data byla zpracována pomocí ArcGIS softwaru na základě údajů z databáze GloNAF (van Kleunen et al., 2015).

Příloha 4: Výsledky testu vlivu kvadratické proměnné (NPP) na počet původních a nepůvodních druhů. Vliv logaritmu plochy není uveden. Na základě grafu (Obr.2) se zdá, že závislost počtu nepůvodních druhů na NPP není lineární, ale kvadratická. Ukázalo se, že kvadratický člen dokáže částečně vysvětlit i počet původních druhů rostlin. Testy zahrnující pouze kvadratickou proměnnou měly vyšší AIC a vysvětlily méně variability než testy zahrnující kvadratický a nekvadratický člen. V rámci kontinentů je vliv kvadratického členu průkazný pouze pro původní druhy v Africe a Austrálii a pro nepůvodní druhy v Africe a Severní Americe. V globálním měřítku pak pro původní i nepůvodní druhy. Vliv logaritmu plochy není v tabulce uveden

Globální měřítko				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p=0,001
2b		R ² =0,482		R ² =0,048
Intercept	4,034	<0,001	5,015	<0,001
NPP	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
NPP ²	-0,001	0,018	-0,005	0,002

Asie				Afrika				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p=0,128		p<0,001		p=0,005
2b		R ² =0,754		R ² =0,117		R ² =0,620		R ² =0,237
Intercept	1,845	0,006	4,171	0,005	4,364	<0,001	2,410	0,032
NPP	0,001	0,001	<0,001	0,030	0,003	<0,001	<0,001	0,003
NPP ²	-0,000	0,227	-0,001	0,065	-0,000	0,003	-0,001	0,014

Jižní Amerika				Severní Amerika				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p=0,083		p=0,399		p<0,001
2b		R ² =0,471		R ² =0,257		R ² =0,053		R ² =0,467
Intercept	2,649	0,001	4,512	<0,001	7,244	<0,001	5,965	<0,001
NPP	0,001	0,003	-0,001	0,468	<0,001	0,515	<0,001	<0,001
NPP ²	-0,000	0,118	<0,001	0,189	-0,000	0,788	-0,001	0,001

Austrálie				Evropa				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p=0,215		p<0,001		p=0,011
2b		R ² =0,720		R ² =0,166		R ² =0,453		R ² =0,282
Intercept	3,123	<0,001	7,641	0,003	2,424	0,130	2,340	0,422
NPP	<0,001	<0,001	<0,001	0,189	0,001	0,036	-0,001	0,733
NPP ²	-0,000	<0,001	-0,001	0,281	-0,000	0,111	<0,001	0,757

Příloha 5: Výsledky testu vlivu kvadratické proměnné (teploty) na počet původních a nepůvodních druhů. Na základě grafu (Obr.4) se zdá, že závislost počtu nepůvodních druhů na teplotě není lineární, ale kvadratická. Ukázalo se, že kvadratický člen dokáže částečně vysvětlit i počet původních druhů rostlin. Test je signifikantní pro původní i nepůvodní druhy v globálním měřítku, dále pak pro původní druhy v Asii, Africe, Austrálii, Severní a Jižní Americe. V Evropě má vliv pouze nekvadratický člen. Na nepůvodní druhy má vliv kvadratický člen v Asii, Severní a Jižní Americe. Vliv logaritmu plochy není ve výsledcích uveden.

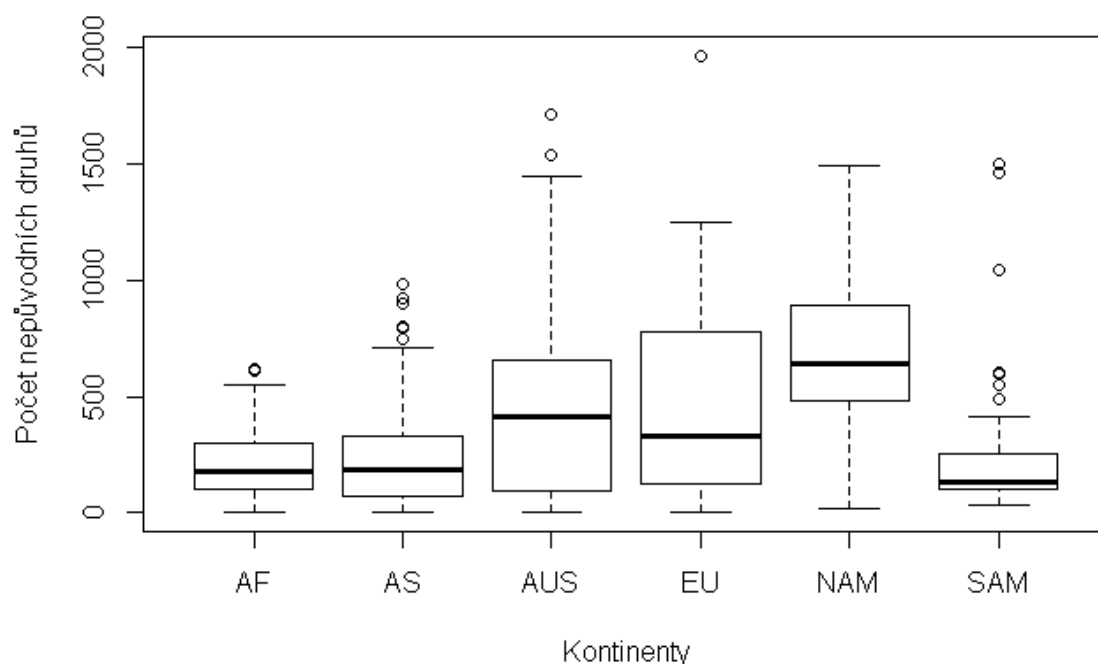
Globální měřítko				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p<0,001
5b		R ² =0,305		R ² =0,369
Intercept	4,034	<0,001	4,199	<0,001
Teplota	0,087	<0,001	0,124	<0,001
Teplota ²	-0,002	<0,001	-0,006	0,002

Asie				Afrika				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p=0,017		p<0,001		p<0,001
5b		R ² =0,524		R ² =0,202		R ² =0,333		R ² =0,439
Intercept	1,490	0,120	3,421	0,022	2,966	0,116	4,171	0,081
Teplota	0,097	0,008	0,175	0,002	0,396	0,069	0,077	0,742
Teplota ²	-0,003	0,046	-0,007	0,002	-0,011	0,017	-0,005	0,362

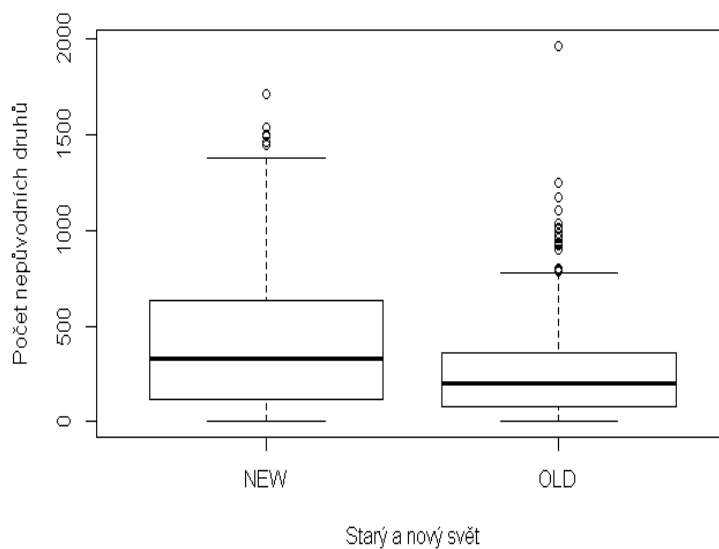
Jižní Amerika				Severní Amerika				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p<0,001		p<0,001		p<0,001		p<0,001
5b		R ² =0,356		R ² =0,257		R ² =0,711		R ² =0,699
Intercept	1,445	0,200	3,097	0,004	5,198	<0,001	5,430	<0,001
Teplota	0,317	0,002	0,176	0,055	0,067	<0,001	0,116	<0,001
Teplota ²	-0,007	0,007	-0,007	0,009	-0,001	0,002	-0,004	<0,001

Austrálie				Evropa				
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model		p=0,043		p=0,002		p<0,001		p=0,002
5b		R ² =0,283		R ² =0,449		R ² =0,599		R ² =0,351
Intercept	14,284	<0,001	10,867	0,081	5,031	<0,001	0,877	0,599
Teplota	-0,690	0,039	-0,335	0,530	0,175	0,021	0,046	0,759
Teplota ²	0,019	0,028	0,003	0,802	-0,004	0,334	-0,007	0,465

Počet nepůvodních druhů v rámci kontinentů



Příloha 6: Graf znázorňující počet nepůvodních druhů cévnatých rostlin v rámci jednotlivých kontinentů. Vzdálená hodnota v rámci Evropy patří Belgii, která má podle databáze zaznamenaných celkem 1969 nepůvodních druhů. Užitá zkratky: AF = Afrika, AS = Asie, AUS = Austrálie, EU = Evropa, NAM = Severní Amerika, SAM = Jižní Amerika. Zdroj dat – databáze GloNAF.



Příloha 7: Srovnání počtu nepůvodních druhů mezi starým a novým světem.

Příloha 8: Tabulka výsledků pro jednotlivé kontinenty

Výsledky statistických testů pro Afriku a Asii. V rámci modelů byl zahrnut i logaritmus plochy, ten však nebyl předmětem testování, proto zde není uveden. Některé modely mohou být tím pádem signifikantní, ačkoli žádná z proměnných uvedených v tabulce signifikantní vliv nemá.

	Afrika				Asie			
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model 1		p<0,00001 R ² =0,5273		p<0,00001 R ² = 0,4792		p=0,00001 R ² =0,6491		p=0,7356 R ² =0,0275
Intercept	5,96799	<0,00001	5,42650	<0,00001	2,33687	0,00239	5,53862	0,00036
Teplota	-0,00938	<0,00001	-0,01558	<0,00001	0,00017	0,87787	-0,00116	0,59278
Srážky	0,00057	<0,00001	0,00033	0,00222	0,00065	0,00003	0,00031	0,26568
Teplota:Srážky								
Model 2a		p<0,00001 R ² =0,5439		p=0,03427 R ² =0,1311		p<0,00001 R ² =0,7456		p=0,327 R ² =0,0474
Intercept	4,95100	<0,00001	3,36600	0,00315	2,14600	0,00079	5,21400	0,00042
NPP	0,00014	<0,00001	0,00010	0,01192	0,19210	<0,00000	0,00009	0,13726
Model 3a		p=0,001185 R ² =0,2133		p=0,00001 R ² =0,4285		p=0,00001 R ² =0,479		p=0,9967 R ² =0,001
Intercept	7,25237	<0,00001	6,17587	<0,00001	2,32822	0,01070	5,53449	0,00037
Teplota	-0,00601	0,00282	-0,01361	<0,00001	0,00283	0,01500	0,00011	0,95293
Model 4		p=0,003966 R ² =0,2448		p=0,01264 R ² =0,2375		p<0,00001 R ² =0,542		p=0,02607 R ² =0,2178
Intercept	8,12204	<0,00001	7,55549	<0,00001	3,95648	0,00011	9,12405	<0,00001
Rozdíl průměrných srážek	-0,00196	0,08431	-0,02171	0,01910	0,00070	0,50304	-0,03694	0,00222
Rozdíl průměrných teplot	-0,05484	0,00322	-0,05027	0,07360	-0,02954	0,00103	-0,12122	0,00124
Rozdíl teplot:srážek			0,00049	0,06250			0,00086	0,00174

Příloha 9: Tabulka výsledků pro jednotlivé kontinenty

Výsledky testování vlivu klimatických proměnných na počet druhů pro Jižní a Severní Ameriku. Stejně jako u předchozí tabulky ani zde není zahrnut vliv logaritmu plochy, který může způsobit, že model bude mít prokazatelný vliv, aniž by prokazatelný vliv měla některá z uvedených proměnných. V Jižní Americe je zvláštní, že vliv NPP na počet nepůvodních druhů prokazatelný je, model však signifikantní není. To je nejspíš dáno jiným než lineárním vztahem mezi proměnnými.

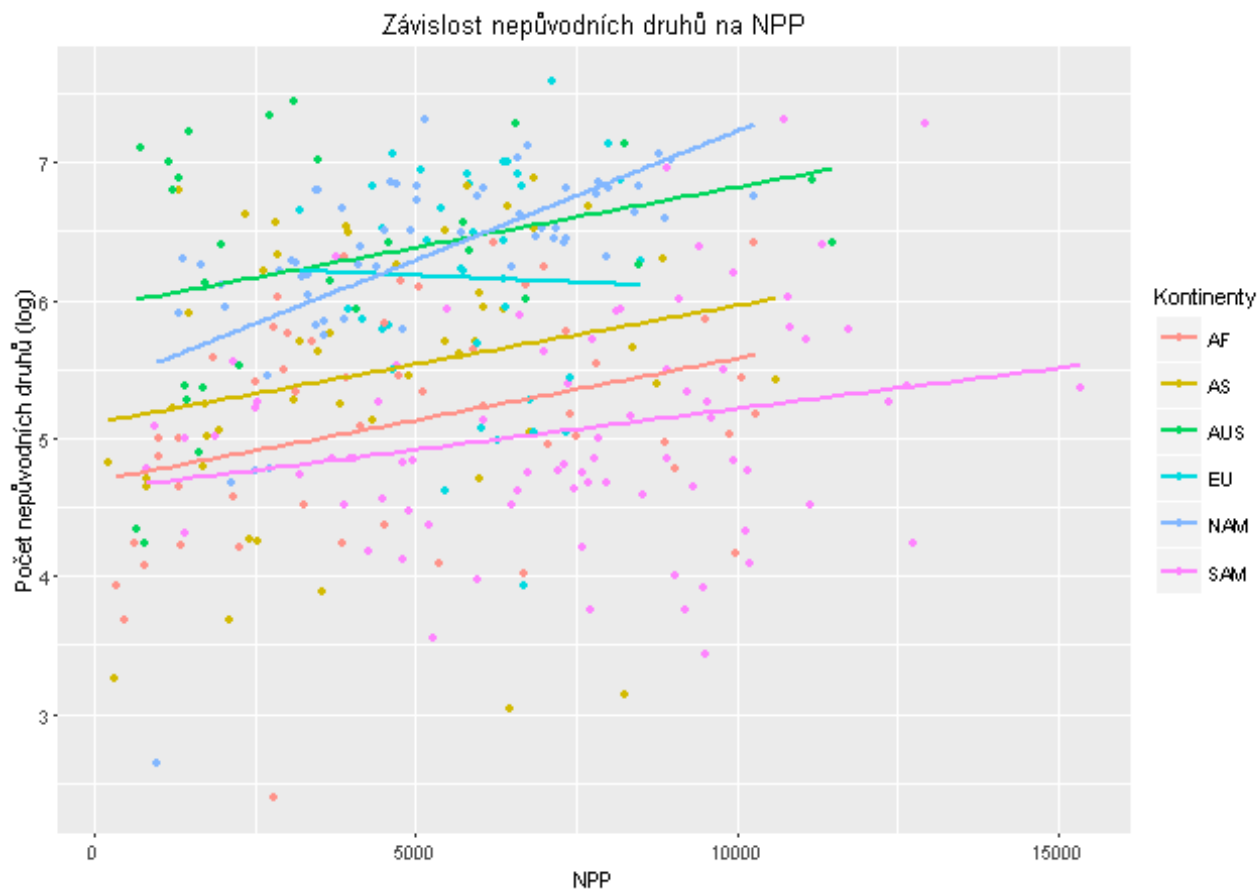
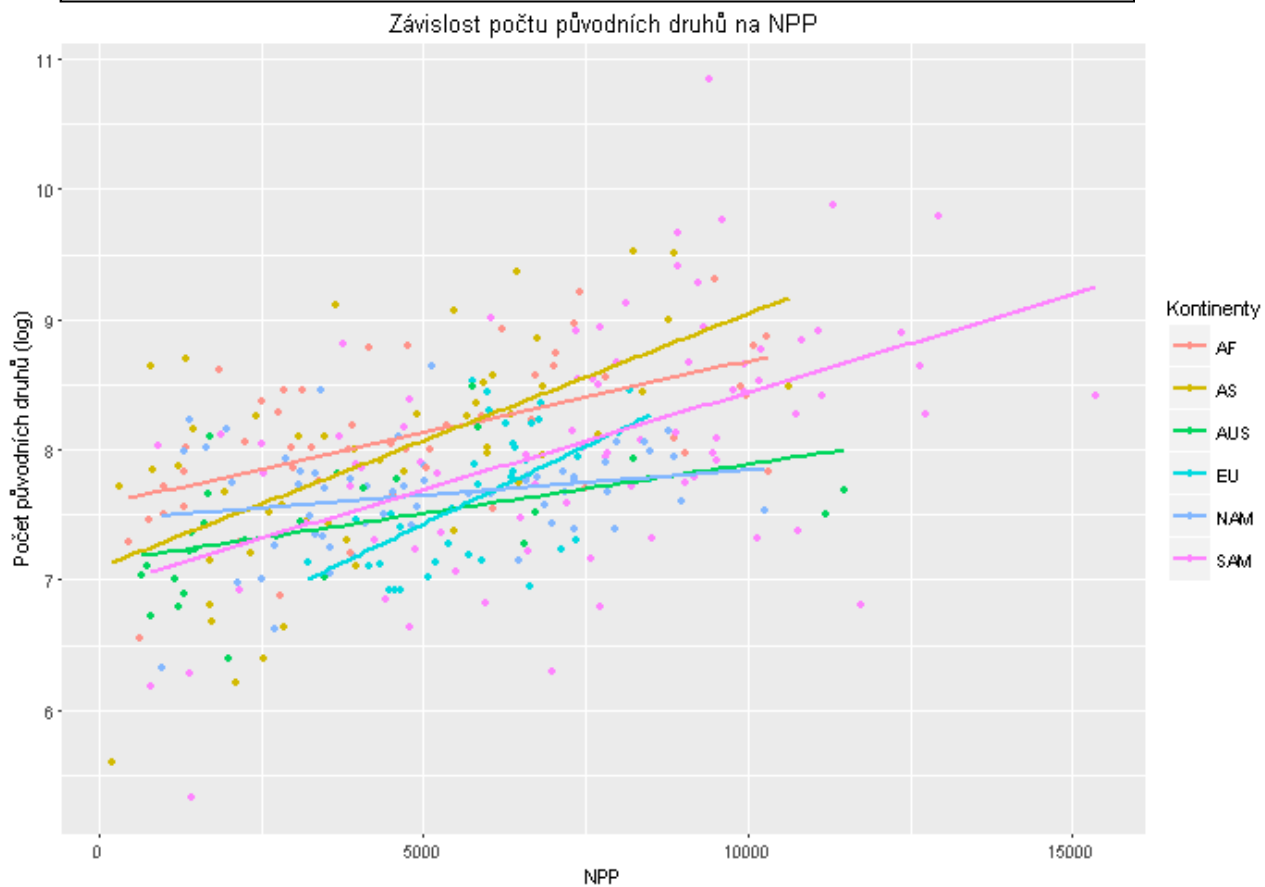
	Jižní Amerika				Severní Amerika			
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model 1		p<0,00001 R ² =0,4222		p<0,00001 R ² =0,3214		p<0,00001 R ² =0,717		p<0,00001 R ² =0,7298
Intercept	4,08801	<0,00000	5,44646	<0,00001	5,53500	<0,00001	2,90900	0,00673
Teplota	0,00142	0,41842	-0,00935	<0,00001	0,00755	<0,00001	0,01405	<0,00001
Srážky	0,00056	0,00009	0,00049	0,00021	0,00015	0,42398	0,00201	<0,00001
Teplota:Srážky					-0,00001	0,01017	-0,00001	<0,00001
Model 2a		p<0,00001 R ² =0,4537		p=0,08525 R ² =0,0619		p=0,2342 R ² =0,05142		p<0,00001 R ² =0,3543
Intercept	3,15600	0,00007	4,03300	0,00001	7,26500	<0,00001	6,32200	0,00008
NPP	0,00014	<0,00001	0,00006	0,03920	0,00004	0,19700	0,00016	0,00210
Model 3a		p<0,00001 R ² =0,2913		p=0,00037 R ² =0,1855		p<0,00001 R ² =0,6575		p<0,00001 R ² =0,509
Intercept	3,55745	0,00008	4,98409	<0,00001	5,66034	<0,00001	7,00955	<0,00001
Teplota	0,00486	0,00533	-0,00636	0,00010	0,00514	<0,00001	0,00617	<0,00001
Model 4		p=0,00001 R ² =0,275		p=0,3947 R ² =0,0382		p=0,00009 R ² =0,3239		p=0,001447 R ² =0,2474
Intercept	4,47392	0,00003	3,63463	0,00043	9,03085	<0,00001	10,32083	<0,00001
Rozdíl průměrných srážek	0,00094	0,14180	0,00076	0,22269	-0,00036	0,22931	-0,00056	0,33301
Rozdíl průměrných teplot	-0,01985	0,03920	0,00781	0,40471	-0,00265	0,00091	0,00021	0,88359
Rozdíl teplot:srážek								

Příloha 10: Tabulka výsledků pro jednotlivé kontinenty

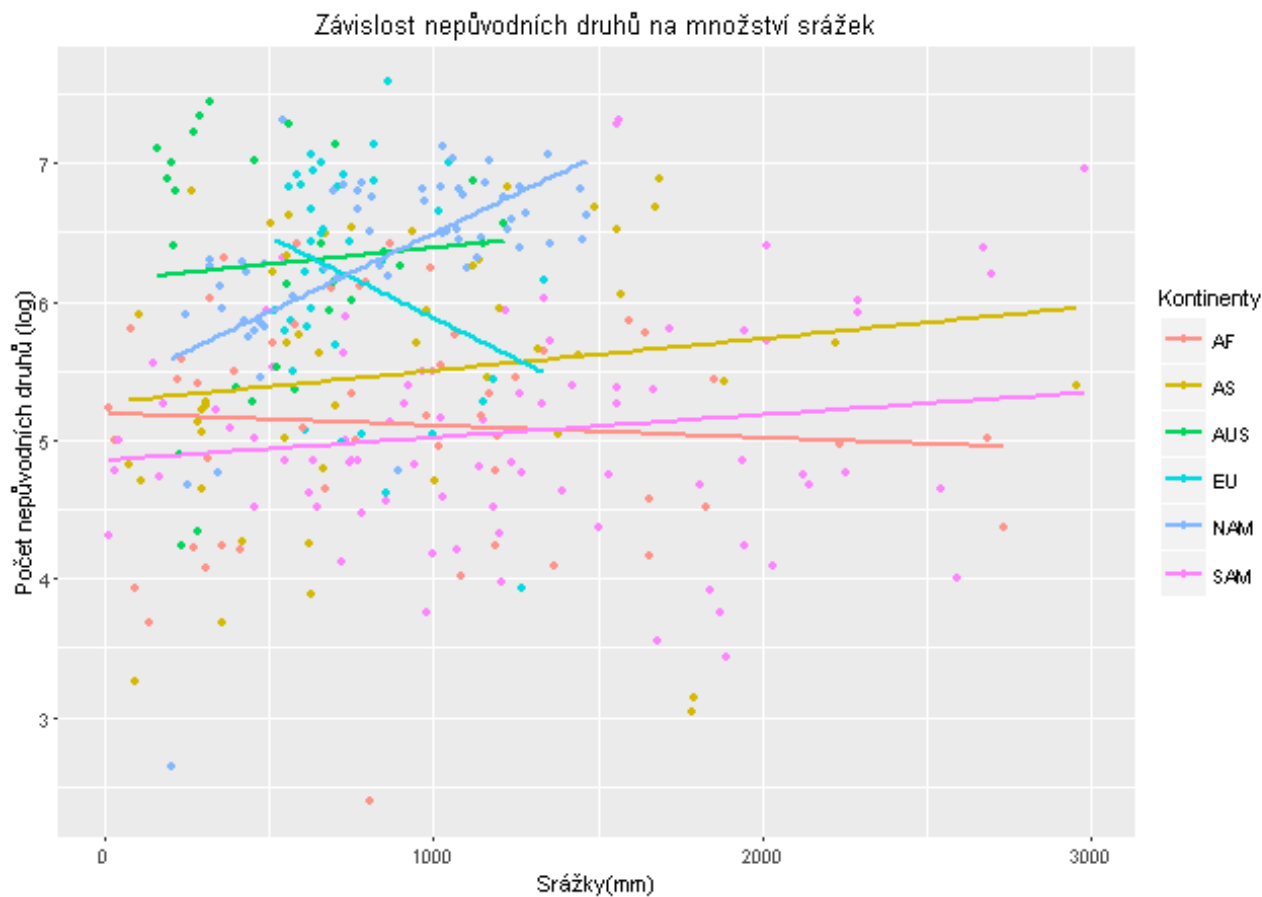
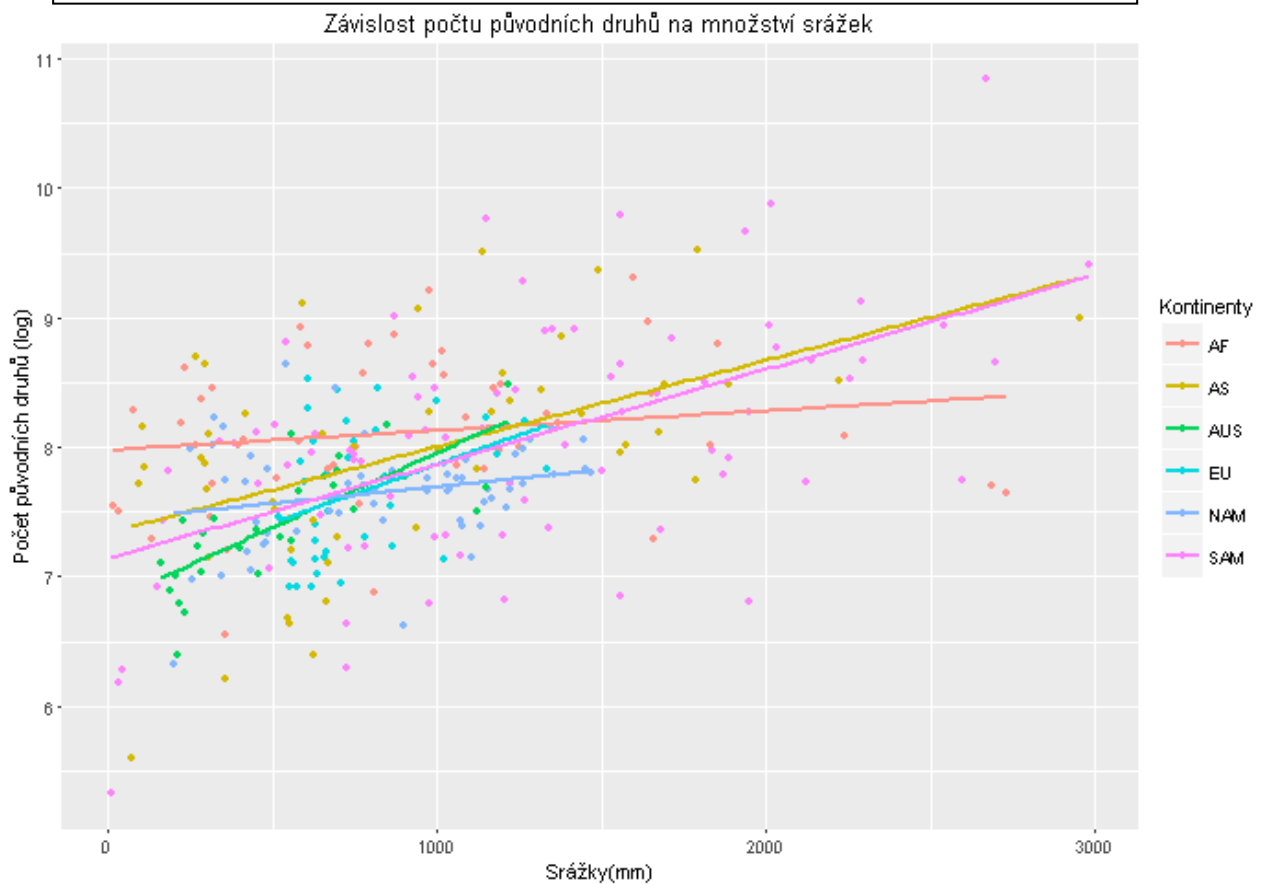
Výsledky testovaných modelů pro Evropu a Austrálii. Logaritmus plochy není v tabulce uveden.

	Evropa				Austrálie			
	Původní druhy		Nepůvodní druhy		Původní druhy		Nepůvodní druhy	
	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota	Koeficient	p-hodnota
Model 1		p<0,00001 R ² =0,7103		p=0,002264 R ² =0,3521		p<0,00001 R ² =0,7381		p=0,00001 R ² =0,6807
Intercept	4,29075	<0,00001	2,27210	0,14106	4,49634	<0,00001	13,50000	<0,00001
Teplota	0,00955	<0,00001	-0,00552	0,12144	-0,00090	0,65798	-0,04833	0,00001
Srážky	0,00090	0,00072	-0,00045	0,44699	0,00131	0,00307	-0,00845	0,00470
Teplota:Srážky							0,00004	0,00210
Model 2a		p=0,000134 2 R ² =0,4081		p=0,003763 R ² =0,2799		p=0,00004 R ² =0,5534		p=0,1899 R ² =0,1244
Intercept	4,63800	<0,00001	1,56200	0,28157	3,55600	0,00043	8,05400	0,00192
NPP	0,00024	0,00015	-0,00003	0,78304	0,00012	0,00002	0,00006	0,33070
Model 3a		p<0,00001 R ² =0,588		p=0,000844 3 R ² =0,3405		p=0,2015 R ² =0,1203		p=0,000597 R ² =0,4478
Intercept	5,53413	<0,00001	1,65435	0,20056	6,14961	<0,00001	9,40712	<0,00001
Teplota	0,01063	<0,00001	-0,00606	0,08217	0,00462	0,18100	-0,02025	0,00047
Model 4		p<0,00001 R ² =0,6333		p=0,000580 7 R ² =0,4056		p=0,03601 R ² =0,2947		p=0,05477 R ² =0,3209
Intercept	6,13397	<0,00001	1,58998	0,20530	5,03592	0,00097	9,79572	0,00328
Rozdíl průměrných srážek	-0,00064	0,24926	-0,00124	0,27664	0,01647	0,00976	0,30875	0,08466
Rozdíl průměrných teplot	-0,00564	<0,00001	0,00418	0,01897	0,02967	0,88328	-0,03610	0,62664
Rozdíl teplot:srážek							-0,00806	0,09380

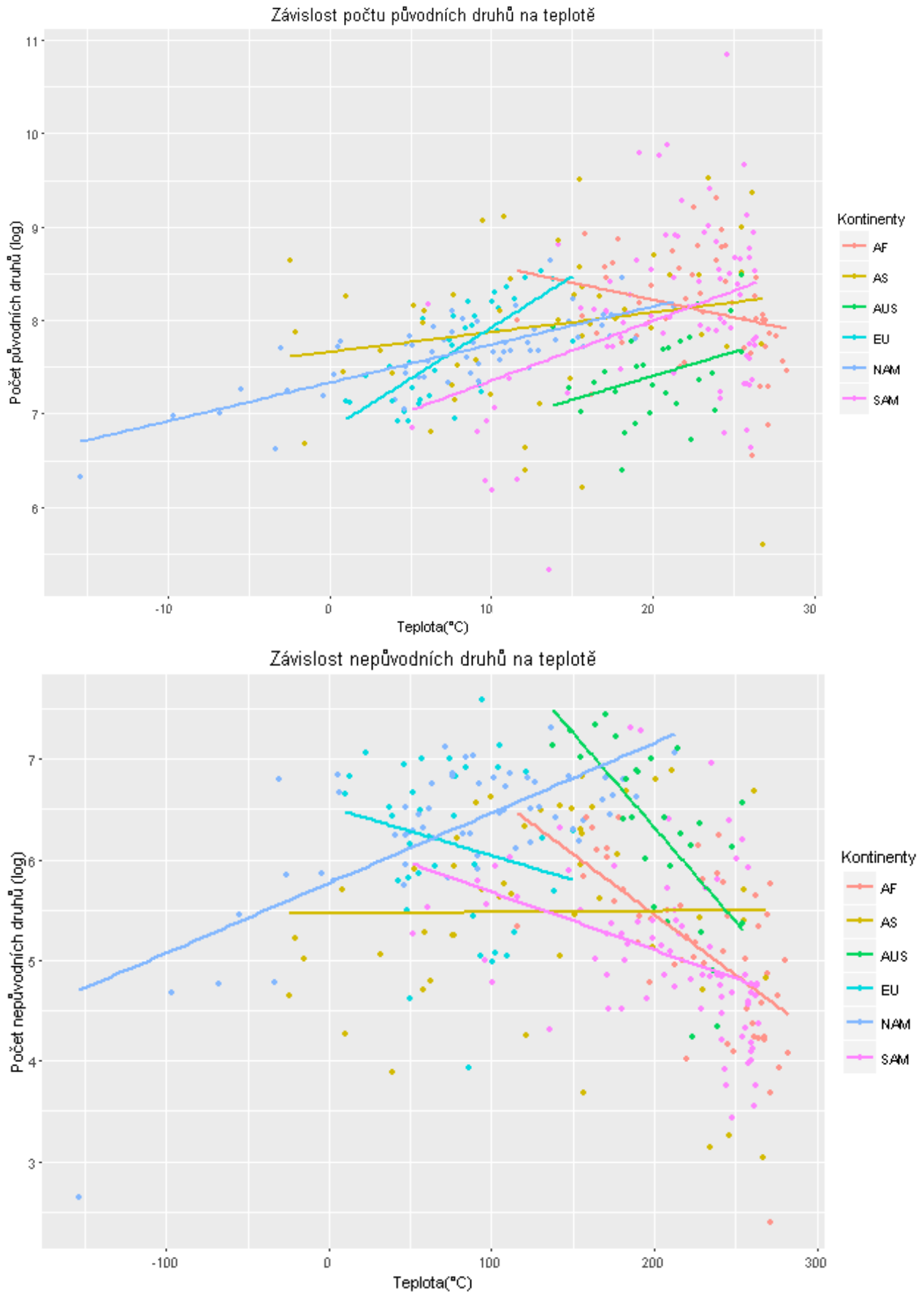
Příloha 11 a 12: Grafy ukazující závislost počtu původních a nepůvodních druhů na NPP v rámci jednotlivých kontinentů. Ne všechny závislosti jsou však signifikantní, viz tabulky výsledků.



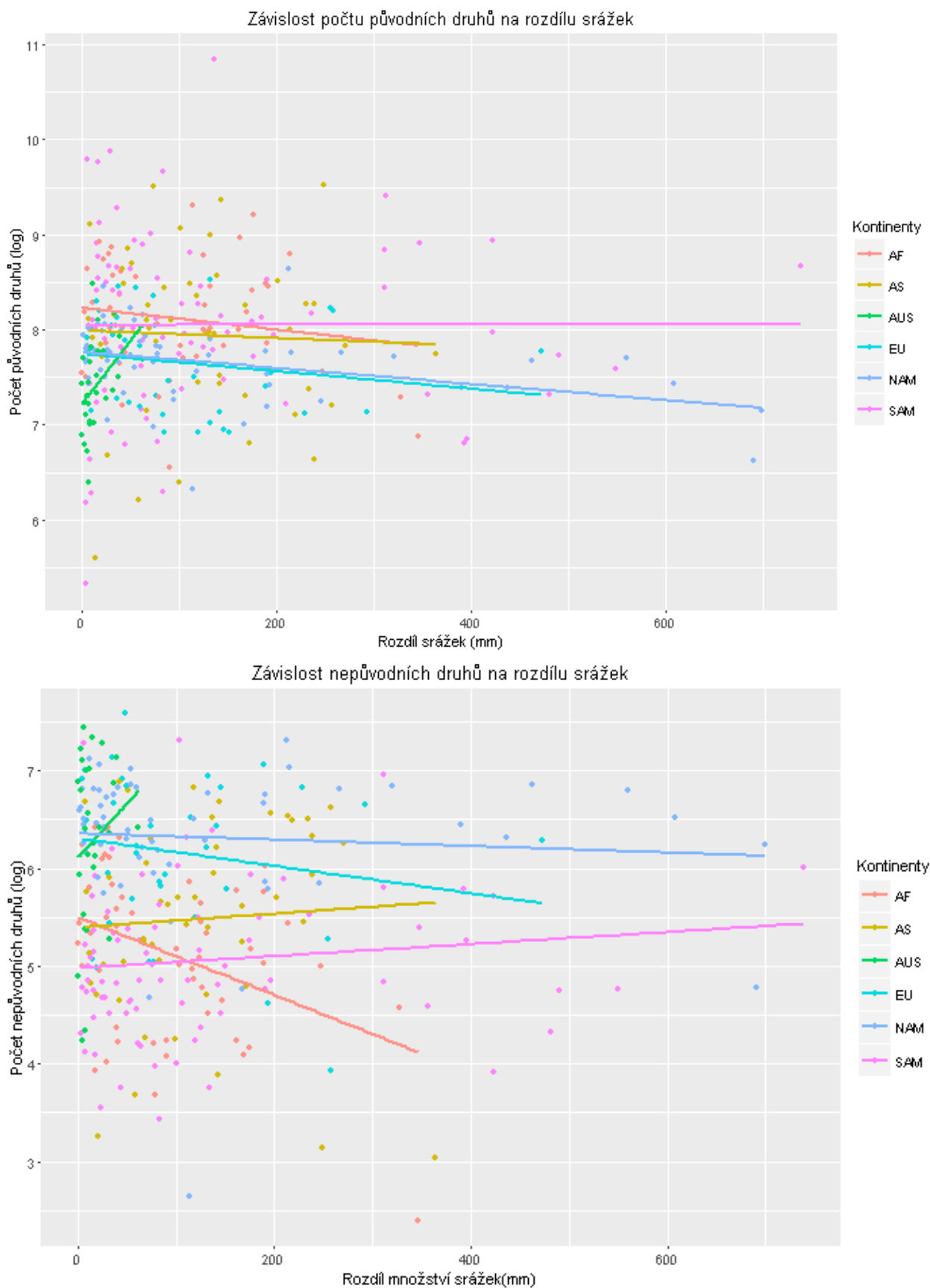
Příloha 13 a 14: Grafy závislosti počtu původních a nepůvodních druhů na množství srážek v rámci jednotlivých kontinentů. Ne všechny závislosti jsou však významné, viz tabulky výsledků.



Příloha 15 a 16: Grafy závislosti počtu původních a nepůvodních druhů na teplotě v rámci jednotlivých kontinentů. Ne všechny závislosti jsou signifikantní, viz tabulky výsledků.



Příloha 17 a 18: Grafy závislosti počtu původních a nepůvodních druhů na rozdílu srážek mezi maximem poslední doby ledové a současností vyjádřené pro jednotlivé kontinenty. Ne všechny závislosti jsou signifikantní, viz tabulky výsledků.



Příloha 19 a 20: Grafy znázorňující závislost počtu původních a nepůvodních druhů na rozdílu teplot mezi maximem poslední doby ledové a současností. Ne všechny závislosti jsou však signifikantní, viz tabulky výsledků.

