

Geografické trendy biologické rozmanitosti: Proč je v tropech a v horách tolik druhů?

Biologická rozmanitost není rovnoměrně rozložena na zemském povrchu. Ať už ji měříme počtem druhů, počtem vyšších taxonů (rodů, čeledí), nebo nějakým odvozeným indexem, obecně platí, že biodiverzita klesá od rovníku k pólům (s klesající zeměpisnou šířkou – hovoříme o latitudinálním gradientu biodiverzity) a většina druhů žije v tropech. Ani v rámci tropů ale toto rozložení není rovnoměrné, na souši nacházíme ta nejrozmanitější místa na úbočí hor, zatímco některé nížiny jsou relativně chudé (obr. 1), v moři je to ještě složitější – volný oceán bývá vesměs relativně chudý a některá mělká moře poblíž pobřeží jsou bohatá i docela daleko od rovníku, byť v tropech se pořád koncentruje větší počet druhů. Existuje obrovské množství teorií a hypotéz, proč žije většina druhů v tropech a proč se různá místa liší biologickou rozmanitostí; některé se datují už od Alexandra von Humboldta a Charlese Darwina. Hledání příčin rozdílů v biodiverzitě na povrchu Země je strhující vědeckou anabází, kterou se pokusím přiblížit.

Během 20. století vzniklo několik desítek teorií, proč většina druhů žije v tropech a proč biodiverzita směrem k pólům (ale také třeba k větším nadmořským výškám) klesá. Mnohé z nich byly relativně vágně formulované, mnohé se překrývaly, řada z nich byla opuštěna, jiné jsou ale dodnes živé a přesvědčivé (tab. 1 na str. 208 shrnuje ty dosud relevantní). Ekologové vysokou tropickou diverzitu tradičně vysvětlovali příznivým klimatem, umožňujícím koexistenci velkého počtu druhů, vysokou primární produkci biomasy, stabilitou prostředí a podobnými faktory, které si intuitivně s tropy spojujeme. Problém nastává, když se tyto faktory snažíme přímo spojit se základními procesy, které biodiverzitu generují, tedy se vznikem nových druhů (specií), jejich šířením (migrací a kolonizací) a zanikáním (extinkcí). Představa, že jsou tropy např. klimaticky příznivější, nestačí – jistě, většině druhů se daří lépe v teple a vlhku, ale to samo zaslouží vysvětlení, zvláště když existují druhy, kterým naopak víc vyhovuje sucho nebo chlad. Relevantní hypotézy jsou ty, které se nesnaží jeden problém nahradit jiným.

Zlatou dobu ekologie, za níž jsou považována 60. a 70. léta 20. století, charakterizuje zmatek ohledně toho, jaký fenomén vlastně chceme přesně vysvětlit. Řada hypotéz se soustředila hlavně na to, proč tolik druhů obývá tropické deštné pralesy (druhově nejbohatší terestrické prostředí, obr. 2), a zapomínala, že latitudinální gradient diverzity se týká prakticky všech typů prostředí, nejen pralesů. Proto jej lze těžko vykládat třeba větší horizontální stratifikací prostředí nebo větším množstvím úkrytů v tropech. Problémem některých dalších hypotéz byla zacyklenost – jedna

velmi populární třeba tvrdila, že v tropech najdeme větší rozmanitost, poněvadž je tam víc biotických interakcí. Přitom množství biotických interakcí je naopak do značné míry dáno větší biologickou rozmanitostí. Podobné je to s heterogenitou prostředí, faktorem často považovaným za hlavní příčinu geografických rozdílů v biologické rozmanitosti – ukázalo se, že obecně v tropech vyšší není, a pokud ano, tak jde spíše o následek než příčinou vysoké biodiverzity.

Ekologové si postupně uvědomovali, že pokud chtějí porozumět takto univerzálnímu fenoménu, nesmějí se dívat na detaily, třeba na biologické rozdíly mezi tropy a temperátní zónou. Ty jsou totiž často specifické pro jednotlivé taxony nebo typy prostředí a bývají spíše následkem rozdílů v rozmanitosti než jejich příčinou. Je nutné hledat příčinu v základnějších rozdílech prostředí na povrchu Země. Postupně začalo být zřejmé, že těmito základními faktory může být buď větší plocha tropů, větší přísun sluneční energie, nebo vyšší stabilita prostředí. Jak přesně tyto faktory ale podporují biologickou rozmanitost, tedy jak ovlivňují základní procesy, které rozmanitost určují (specií, extinkcí a šířením druhů), jasné nebylo, na exaktnější formulaci příslušných hypotéz jsme si museli počkat do 90. let.

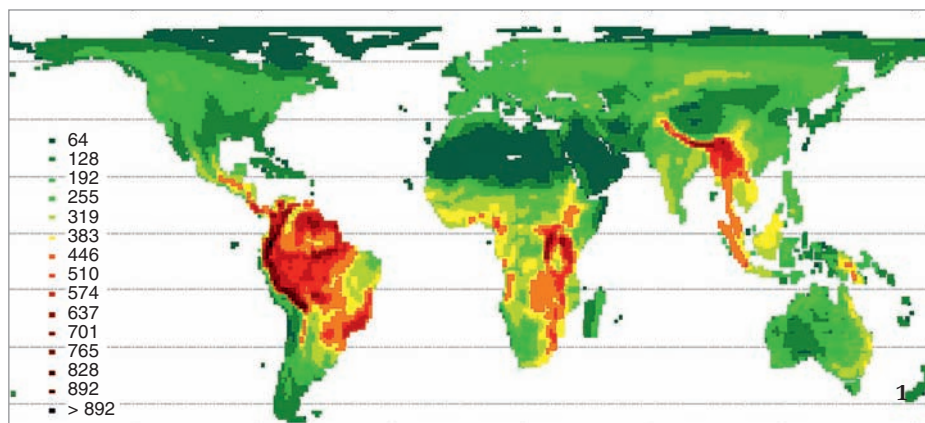
Devadesátá léta 20. století a makroekologický obrat

V posledním desetiletí minulého století se v ekologii stalo leccos zajímavého. Zdá se, že ekologové začali být unaveni spleťostí všech ekologických procesů, které jako by se bránily zobecnění, a začali se ptát, zda všichni tu složitost nelze zredukovat pomocí jednoduchých univerzálních

1 Rozložení biologické rozmanitosti (měřené počtem druhů) ptáků na povrchu Země v rámci čtverců o rozloze přibližně 1×1 stupeň, což odpovídá zhruba 100×100 km. Jiné taxony vykazují podobný prostorový vzor, byť ektotermní organismy jsou typicky ještě více soustředěny směrem k rovníku. Většina druhů žije v tropech, ale ne všude: obzvláště rozmanité jsou tropické hory, vrcholu dosahuje biologická rozmanitost na svazích And, dalšími ohnisky biodiverzity jsou hory východoafrického oblouku (řetězec pohoří pokračující až na jih a končící jihoafrickým pohořím Drakensberg) a podhůří Himálají; kromě toho je zvýšená biodiverzita např. v oblasti atlantských lesů (mata atlântica) v Brazílii, ve Střední Americe a také v pásu vulkanických hor v Kamerunu. Naopak některé nížiny, jako Konžská pánev, jsou na to, jaké v nich panuje vlhké a teplé klima, relativně chudé. Podle: D. Storch a kol. (2006)

2 Tropický deštný prales představuje prostředí, které na první pohled poskytuje obrovské množství úkrytů, příležitostí a ekologických nik. Nejpatrnější to bývá v horských mlžných lesích, jako je prales Monte Verde v Kostarice. Přesto nemůžeme hledat příčiny vysoké rozmanitosti v heterogenitě tropického prostředí, poněvadž ta není úplně univerzální a je spíše následkem než příčinou vysoké rozmanitosti. Tropické pralesy se však vyznačují ještě jednou zvláštností, která se jen nepřímou týká problému obecně vysoké tropické biodiverzity – lokálně, na malé ploše, spolu dokáže koexistovat ohromující množství druhů stromů (až stovky druhů na několika hektarech). To byla dlouho naprostá záhada, protože jedna z hlavních pouček ekologické teorie říkala, že druhy využívající tentýž zdroj (a u tropických stromů se nezdálo, že by využívaly různé zdroje) nemohou dlouhodobě koexistovat. Až v posledních 20 letech se podařilo doložit, že stromy v tropickém lese koexistují díky tzv. Janzenově-Connelově efektu, kdy vzácnější druhy profitují z toho, že se tolik nenamnoží jejich přirození škůdci, hlavně houby, které výrazně snižují přežívání semenáčků (a vůbec mladších stromků) druhů, jež jsou hojně. Tato negativní frekvenční závislost (čím vzácnější druh, tím větší naděje na efektivní reprodukci) je pozorovatelná v různých typech lesů, ale v těch tropických je nejsilnější a vede k tomu, že žádný druh nepřeváží na úkor ostatních. Foto D. Storch

principů. Krásně to vidíme na vlivné knize Michaela Rosenzweiga (1995) *Species diversity in space and time*, v níž autor dochází k zjištění, že pro biologickou rozmanitost je zdaleka nejdůležitější rozloha území. Ta jistě hraje klíčovou roli, s rozlohou univerzálně roste počet druhů, ale Rosenzweig to dotáhl až do extrému – říká, že v tropech žije nejvíce druhů právě kvůli největší rozloze. Rovník je totiž nejdelší rovnoběžka, takže tropický pás je nejdelší, zároveň sahá od rovníku na obě strany a teplota se drží poměrně stabilní v širokém rozmezí zeměpisných šířek.



Podle M. Rosenzweiga to umožňuje existenci velkých geografických areálů druhů, které tudíž hned tak nezaniknou, a navíc se snadno rozpadají a dávají vzniknout novým druhům. Potíž je v tom, že tropické druhy typicky nemají velké geografické areály (spíše naopak, jak praví tzv. Rapoportovo pravidlo) a rozlohu areálů neurčuje rozloha celého klimatického pásu, ale spíše rozloha jednotlivých biotů na konkrétních kontinentech. A tropické biomy nejsou větší než netropické (snad kromě pouště, ale ta nesluje právě velkou biodiverzitou). Tak jednoduché to tedy nebude.

Podobně dopadla i další elegantní myšlenka z 90. let, tzv. mid-domain effect (Colwell a Hurr 1994). V jádru je prostá. Když geografické areály dané velikosti náhodně rozmísťujeme mezi dvěma tvrdými hranicemi (ty mohou reprezentovat třeba zemské póly nebo hranice věčného ledu), překrývají se s větší pravděpodobností uprostřed dané domény (proto mid-domain). Jde o přímý geometrický následek toho, že ať je posuneme, jak chceme, velké areály budou vždy dosahovat doprostřed domény, zatímco na okrajích nutně být nemusejí. Podle této představy máme v tropech nejvíc druhů proto, že je největší pravděpodobnost, že se tam náhodně rozmístěné areály

„trefí“. Potíž, podobně jako v předchozím případě, spočívá v tom, co vlastně bude ona doména určující rozmístění geografických areálů. Areály druhů nejsou náhodně rozmísťovány mezi póly, ale maximálně tak uvnitř kontinentů. A když tento proces simulujeme právě uvnitř kontinentů (Storch a kol. 2006), vyjde nám sice, že nejvíc druhů by mělo být uprostřed kontinentů, ale to už nutně neznamená, že jde o tropy, a navíc to ve většině případů nevychází (viz např. Jižní Amerika, kde se nejvíc druhů vyskytuje v podhůří And, tedy vlastně na okraji kontinentu).

V 90. letech se však kromě formulace elegantních, ale nefungujících myšlenek událo i něco podstatnějšího. Ekologové začali poprvé detailně analyzovat regionální a globální data o rozšíření organismů (zpočátku hlavně ptáků, později se k tomu přidali obojživelníci, savci a semenné rostliny) a koreláty jejich diversity. Zjistili, že počet druhů koreluje univerzálně s teplotou, srážkami a dostupností energie, přičemž kdybychom měli vybrat jedinou veličinu nejlépe vysvětlující rozdíly v biodiverzitě, byla by to primární produktivita prostředí (NPP), tedy produkce rostlinné biomasy za jednotku času na jednotce plochy. Začalo být jasné, že důležité je skutečně

množství zdrojů, dostupnost energie v ekosystému. Jediným problémem bylo zjistit, jak přesně energie nebo dostupnost zdrojů ovlivňuje procesy podmiňující biologickou rozmanitost.

Nejjednodušeji vztah mezi energií a biodiverzitou (species-energy relationship, SER) vysvětlíme tak, že větší množství energie udržuje větší počet všech jedinců ve společenstvu (napříč všemi druhy), takže tam může mít více druhů životaschopné populace. Jinými slovy, když je v ekosystému málo dostupné energie, a tudíž nízký celkový počet jedinců, nemůže v něm žít moc druhů, poněvadž ty by nutně měly malé populace a brzy by vymřely. Podle této more-individuals hypothesis (MIH) tedy bude větší počet druhů pouze následkem vyššího celkového počtu jedinců ve společenstvu. Jenže to by znamenalo, že vlastnosti prostředí (teplota, srážky, NPP) ovlivňují primárně právě celkový počet jedinců, a ten by proto měl s uvedenými veličinami korelovat ještě lépe než počet druhů. Pozorujeme však přesný opak – počet druhů dobře koreluje s klimatem a dostupností energie, ale počet jedinců na těchto parametrech prostředí závisí mnohem méně, a navíc i vztah mezi celkovým počtem jedinců a počtem druhů nebývá nijak silný (Currie a kol. 2004). Zdroje a energie nějakým způsobem důležité jsou, ale přes celkový počet jedinců prostorové trendy rozmanitosti nevysvětlíme. Do hry musejí vstupovat ještě jiné procesy než potenciální vymírání dané velikostí populací, které předpokládá MIH.

Nultá léta a příklon k historickým vysvětlením

Na začátku tohoto tisíciletí se začala řada biologů domnívat, že kořeny globálních trendů biologické rozmanitosti musíme hledat v historii jednotlivých evolučních linií, v dynamice jejich vznikání, šíření po povrchu Země a postupném vymírání (Wiens a Donoghue 2004). Bylo to dáno i rostoucí dostupností fylogenetických stromů a geografických dat o rozšíření druhů, která přímo volala po rekonstrukci osídlování světa jednotlivými taxony. Řada studií řešila, zda lze tropy považovat za „kolébku“ biologické rozmanitosti, tedy za zdrojovou oblast rychlého vznikání nových druhů, nebo za „muzeum“, což odpovídá představě, že v tropech nové druhy zase tak rychle nevznikají, ale postupně se tam díky větší stabilitě tropického prostředí kumulují a málokdy vymírají. Naproti tomu v netropických oblastech by se podle této představy jednotlivé linie kvůli velkým výkyvům klimatu neudržely.

Toto historické vysvětlení latitudinálního gradientu biodiverzity není až tak nové. Už staří biogeografové předpokládali, že oblasti vzdálené od rovníku jsou ochuzené vlivem ledových dob, které se podepsaly na struktuře fauny i flóry. Podle této představy velká část druhů mírného pásu vymřela, poněvadž se při každém glaciálním ochlazení nestihla přesunout do vhodných refugií, a naopak při oteplení ne všechny druhy domigrovaly opět zpátky na sever (jižní polokoule je z tohoto hlediska trochu problematická, protože nebyla plošně zaledněná a vliv glaciálů tam byl mnohem menší). Stabilita prostředí



(ať už daná malým vlivem glaciálů, nebo nevýraznou sezonalitou) by zároveň mohla vést k selekci na ekologickou specializaci, poněvadž v nestabilním nebo sezonním prostředí se specialisté neudrží – a specializace umožňuje koexistenci většího počtu druhů. Jenže nemáme žádné pořádné doklady větší specializace druhů v tropech, a co se týče vlivu glaciálů v tropických oblastech, nevíme skoro nic. V principu totiž není vyloučeno, že doby ledové nebyly v tropech o nic fatálnější než v mírném pásu – bylo sucho (většina vody byla vázaná v ledovcích) a mnohé biomy včetně deštného lesa se zmenšily na zlomek původní velikosti, což jistě také provázela nějaká vymírání. Navíc latitudinální gradient diverzity je určitě starší než čtvrtohory (kvartér), charakterizované glaciálními cykly.

Moderní verze vysvětlení založeného na historické stabilitě tropů tedy neoperuje ani tak s kvartérní historií a glaciálními cykly, ale hledá zdroje tropické diverzity ve vzdálenější minulosti. Konkrétně v eocénu (před 55 až 34 miliony let), kdy byla celá Země výrazně teplejší a zároveň vlhčí, takže tropický pás sahá skoro až k pólům. Většina evolučních linií se podle této představy adaptovala na vlhké a horké klima a díky konzervatismu jejich ekologických nik (niche conservatism) pak měla problém pronikat do později vzniklých chladnějších a sušších oblastí. Početné analýzy vskutku ukázaly, že v tropech se postupně nahromadila řada starých evolučních linií, které se příliš nerozrůžňovaly, zatímco oblasti vzdálenější od rovníku typicky osídlili potomci malého počtu odvozenějších linií. Rekonstrukce předků mnoha skupin organismů rovněž ukazovala na jejich tropický původ. Hypotéza nízkého konzervatismu, někdy také nazývaná „age and area“ nebo „time for

species accumulation hypothesis“, tvrdila, že většina druhů žije v teplejších a vlhčích oblastech zkrátka proto, že si většina fylogenetických linií na tento charakter zvykla v eocénu a na novější a méně stabilní typy prostředí se tyto linie ještě nestihly adaptovat.

Proti hypotéze tropů jako „muzea“ biologické rozmanitosti, založené na představě celotropické minulosti Země, pořád ale stála hypotéza tropů coby „kolébky“, kde druhy rychleji vznikají. Ta dostala mohutnou podporu v podobě metabolické teorie ekologie (MET), vzniklé na přelomu století, která mimo jiné tvrdila, že teplota ovlivňuje rychlost všech biologických procesů prostřednictvím svého vlivu na rychlost metabolismu, a v teplejším prostředí tedy ektotermní organismy mutují i vytvářejí nové druhy rychleji (Allen a kol. 2006). A skutečně, některé analýzy ukázaly i rychlejší štěpení druhů v tropech. Situace se začala komplikovat – někdy se zdálo, že v tropech měly díky větší stabilitě jednotlivé linie jen více času na postupnou kumulaci, jindy vycházelo, že tropické linie v tropech rychleji vznikají. A globální analýzy často dokládaly, že na jednom kontinentě fungují tropy více jako muzeum, zatímco jinde spíše jako kolébka biologické rozmanitosti. Fylogenetické analýzy tedy nakonec nepřinesly zásadní převrat v porozumění tomu, jak geografické trendy biodiverzity vznikají.

Desátá léta

a hledání limitů biologické rozmanitosti

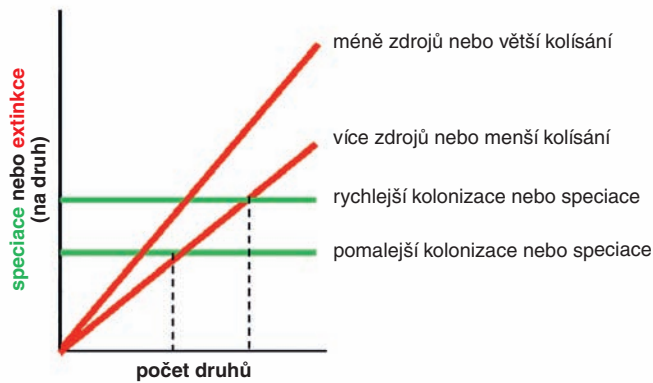
V poslední době se čím dál tím více ukazuje, že globální trendy biologické rozmanitosti odrážejí nějaké regionálně specifické limity možného počtu druhů spíše než pouhou historii šíření a rozrůžňování evolučních linií. Hlavním argumentem je právě nezávislost trendů biodiverzity

na konkrétních historiích rozrůžňování. Např. pěvci (Passeriformes) mají srovnatelnou diverzitu ve Starém a Novém světě, přitom ale vznikli ve Starém světě (konkrétně v australských oblastech), kde se jednotlivé linie pomalu kumulovaly, až výrazně později pronikly do neotropické oblasti Střední a Jižní Ameriky, kde rychlou radiací nakonec vytvořily obdobnou biologickou rozmanitost jako v tropech Starého světa (a ještě o něco vyšší; Jetz a kol. 2014). Starý svět tedy funguje spíše jako muzeum, zatímco Nový svět jako kolébka biologické rozmanitosti, přitom nakonec to vyjde nastejno. Jako kdyby existoval nějaký rovnovážný počet druhů pro daný region, jehož se dosáhne někdy rychlou radiací, která ale neproběhne v místech, kde už se stačilo nahromadit hodně druhů. Také z analýz fylogenetických stromů vyplývá, že diverzifikace jednotlivých linií má tendenci se postupně zpomalovat, a to tím více, čím větší je překryv areálů mezi příslušnými druhy (Machac a kol. 2018). Podobně časové série fosilních dat ukazují, že rychlé radiace následují typicky po velkých vymíráních, a pak se nárůst počtu druhů zpomaluje, až se ustálí.

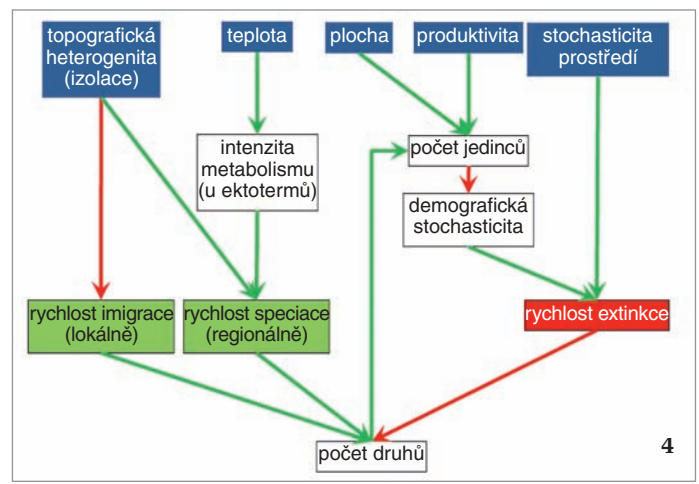
Máme tedy doklady existence regionálních limitů biologické rozmanitosti i toho, že tyto limity se liší mezi různými oblastmi a pravděpodobně stojí za hlavními geografickými trendy biodiverzity (Storch a Okie 2019). Čím jsou ale dány tyto limity? Jak jsme už zmínili, nemůže to být celkovým počtem jedinců, který daná oblast dokáže uživit; to by počet jedinců vykazoval podobně (resp. ještě výraznější) trendy jako počet druhů, což se neděje. Je naopak pravděpodobné, že se na těchto limitech – nebo bychom měli raději říkat rovnovážných stavech biodiverzity – podílejí všechny základní procesy generující biologickou

Tab. 1 Přehled hlavních (a dosud přímo nevyvrácených) vysvětlení latitudinálního gradientu biologické rozmanitosti, založený na přehledovém článku, který jsme publikovali v tomto roce (Pontarp a kol. 2019). První část tabulky (světlý podklad) se týká rovnovážných hypotéz, které nějak operují s existencí limitů biologické rozmanitosti. Prostřední část (tmavší) pracuje s vyšší rychlostí diverzifikace v tropech, přičemž většinou nezahrnuje předpoklad nějakých limitů nebo rovnováh (většinou to s ním ale není v rozporu). Poslední část (nejtmavší barva) považuje za určující faktor délku historie jednotlivých oblastí a explicitně tedy nepředpokládá dosažení nějakého rovnovážného stavu. Všimněme si, že řada hypotéz je si dost podobných a není úplně jasné, jak by je bylo možné v praxi rozsoudit.

Hypotéza	Hlavní faktory
Větší plocha tropů podporuje větší areály druhů, které tak méně vymírají.	Plocha
Větší množství zdrojů v tropech podporuje více druhů s životaschopnými populacemi (more-individuals hypothesis).	Produktivita prostředí, množství zdrojů
Větší množství zdrojů v tropech může být jemněji rozděleno ekologickými nikami jednotlivých druhů.	Produktivita prostředí, množství zdrojů
Větší specializovanost druhů v tropech vlivem nízké sezonality nebo dlouhodobější stability prostředí umožňuje efektivnější rozdělení zdrojů a koexistenci druhů.	Nízká sezonalita, stabilita prostředí
Vyšší teplota v tropech zvyšuje rychlost vznikání nových druhů vlivem zvýšené intenzity metabolismu.	Teplota
Větší množství jedinců v tropech vede k většímu množství mutací, a tudíž rychlejšímu vznikání druhů.	Produktivita prostředí, množství zdrojů
Větší specializace v tropech vlivem nižší sezonality nebo vyšší stability prostředí vede k větší roli geografických bariér při speciaci (třeba horské hřebeny jsou hůře překonávány).	Nízká sezonalita, stabilita prostředí
Ve stabilním tropickém prostředí se ustaví silnější biotické interakce, které urychlují speciaci a snižují riziko vymření.	Stabilita prostředí
Větší plocha tropů vede ke snadnější fragmentaci geografických areálů druhů a rychlejší speciaci.	Plocha
Stabilnější tropické prostředí vede k selekci na schopnost konkurovat na úkor schopnosti šíření, vedoucí k nižšímu toku genů a snadnějšímu vzniku druhů (speciaci).	Stabilita prostředí
Časté změny prostředí dále od rovníku (třeba v souvislosti s glaciálními cykly) způsobují častější vymírání a nedovolují postupné vznikání druhů.	Stabilita prostředí
Starší tropické prostředí zde umožnilo vzniknout více druhům (time for speciation hypothesis).	Delší historie tropických biotů
Větší dlouhodobá stabilita tropů umožnila více druhům se na toto prostředí adaptovat a jejich klimatické preference jim brání kolonizovat netropická prostředí (niche conservatism hypothesis).	Delší historie tropických biotů, plocha



3



4

3 Princip regulace počtu druhů. Pokud je množství zdrojů víceméně konstantní, vede nárůst počtu druhů nutné ke snižování jejich průměrné biomasy a/nebo velikosti populací, poněvadž celkovou biomasu a početnost (přes všechny druhy) udržuje právě dané množství zdrojů. S rostoucím počtem druhů tak roste pravděpodobnost vymření každého druhu (červená linie), jelikož ta se zvyšuje se zmenšováním populací. Pokud pravděpodobnost vzniku (speciace) nového druhu (přepočtená na jeden druh, zelené linie) nebo imigrace nového druhu na počtu druhů nezávisí (přesně řečeno neroste s počtem druhů tak strmě jako extinkce), ustaví se nakonec stabilní rovnovážný počet druhů (přerušované linie), kdy by další nárůst počtu druhů zvýšil pravděpodobnost vymření nad pravděpodobnost vzniku/kolonizace nového druhu. Konkrétní poloha linií vymírání a speciace/kolonizace, a tedy konkrétní hodnota rovnovážného počtu druhů ovšem závisí na vlastnostech prostředí: menší množství zdrojů nebo větší kolísání prostředí např. zvýší sklon „vymírání“ linie, poněvadž pro daný počet druhů je pak pravděpodobnost vymření vyšší. Podobně zvýší-li se z nějakého důvodu rychlost vznikání nových druhů nebo rychlost jejich šíření, ustaví se nová rovnovážná hodnota počtu druhů.

Podle: D. Storch a J. G. Okie (2019)

4 Základní faktory ovlivňující velkoškálové trendy biologické rozmanitosti na povrchu Země. Zelené šipky znamenají pozitivní vliv, červené negativní. Všimněme si, že topografická heterogenita může biologickou rozmanitost ovlivňovat jak pozitivně (tím, že podporuje speciace), tak negativně, omezením rychlosti kolonizace. Důležitá a dosud zanedbávaná je prostřední šipka vedoucí od počtu druhů k počtu jedinců. Celkový počet jedinců sice omezuje počet životaschopných populací, ale sám není přímo určen jen vlastnostmi prostředí (množstvím zdrojů a dostupnou plochou), ale i schopností druhů využívat zdroje, takže větší množství druhů povede za stejných podmínek pravděpodobně k většímu celkovému množství jedinců. Přesto se může ustavit rovnováha mezi množstvím zdrojů (a plochou), počtem druhů a celkovým počtem jedinců, ta bude ale ovlivněná i dalšími faktory určujícími rychlost speciace a extinkce. Podle: D. Storch a kol. (2018)

rozmanitost (obr. 3) a o rovnovážném stavu rozhoduje jak množství zdrojů nebo dostupné energie, tak rychlost speciace a extinkce (Storch a kol. 2018). Jednotlivé teorie zmíněné výše jsou vlastně fatálně neúplné – hypotéza více jedinců počítá výhradně s extinkcemi (které závisejí na velikosti populací), metabolická teorie ekologie zase uvažuje jen o rychlosti speciace, zatímco představa o historickém vlivu původního tropického klimatu uvažuje pouze čas nutný pro adaptaci a pomalé šíření druhů do chladnějších a sušších oblastí. Rovnovážný počet druhů je přitom s největší pravděpodobností pozitivně ovlivněn jak množstvím zdrojů, tak faktory určujícími rychlost speciace (třeba topografickou rozrůzněností), kolonizace i extinkce (např. stabilitou prostředí; obr. 3).

Tento integrální pohled navíc vrhá světlo i na skutečnost, že v horách je typicky větší biologická rozmanitost, než by odpovídalo primární produkci zdejších ekosystémů. Může to mít několik důvodů. Hory předně fungují jako geografické bariéry a podporují tak alopatrickou speciace, tedy vznik druhů prostřednictvím fyzického oddělení populací a nezávislé evoluce v těchto oddělených populacích. Ale hory pravděpodobně fungují také jako refugia v době klimatických změn, a tak zpomalují vymírání druhů. Má to hned dva důvody. V horách bývá vždy více srážek, a tak mohou být příznivější pro život většiny organismů v dobách ledových, o nichž jsme si řekli, že byly nejen chladnější, ale hlavně sušší než doby meziledové. A na horách je prudký klimatický gradient související s nadmořskou výškou, takže když se změní klima, druhy se jen posunou nahoru nebo dolů. V nížinách je to mnohem větší problém, poněvadž při změně klimatu se pro daný druh příznivé prostředí může ocitnout tisíce kilometrů daleko. Tuhle představu podporuje i zjištění, že rychlost klimatické změny (climate change velocity), veličina říkající, o jakou vzdálenost se posunou oblasti s daným klimatem při určité změně teploty, je nejlepším korelátem počtu endemických druhů – endemické druhy jsou soustředěny v oblastech, kde se klima o mnoho „neposouvá“, a to jsou většinou právě hory (Sandel a kol. 2011).

Proč je tedy v tropech, a zejména v tropických horách, nejvíce druhů? Pravděpodobně proto, že tyto oblasti mají vyšší „nosnou kapacitu prostředí“ pro počet

druhů. Díky kombinaci vysoké teploty a srážek tam bude vyšší produkce biomasy, a tedy více zdrojů pro všechny konzumenty. Díky tomu se udrží více druhů s životaschopnými populacemi, které mají také nižší rychlost vymírání vlivem stabilnějšího prostředí, což platí především pro hory. Geografické bariéry a vyšší teplota navíc podporují speciace, a tak se ve vlhkých, teplých a topograficky heterogenních oblastech ustaví rovnováha mezi těmito procesy, vedoucí k vyšší biologické rozmanitosti (obr. 3).

Budoucnost

To, že máme k dispozici teorii, kde do sebe vše docela pěkně zapadá a která zároveň zahrnuje základní faktory, o nichž víme, že ovlivňují regionální diverzitu (obr. 4), neznamená, že všemu rozumíme a otázka původu globálních prostorových trendů biodiverzity je vyřešená. Teorie totiž poskytuje jen obecný rámec, jak formulovat další otázky. Nevíme třeba, jak relativně důležité jsou jednotlivé faktory a procesy a jak moc se tato relativní důležitost liší mezi jednotlivými skupinami organismů. Faktory rozhodující o diverzitě rostlin se mohou např. zásadně lišit od faktorů ovlivňujících živočichy, o mikroorganismech nemluvě. Navíc bude záležet na fylogenetické škále – malé taxony, jako jsou jednotlivé čeledi, mají dost odlišné gradienty biologické rozmanitosti, dané pravděpodobně jinými faktory, než větší skupiny jako celé třídy (savci, ptáci, obojživelníci atd.); u malých skupin bude asi hrát mnohem větší roli historie šíření, zatímco velké skupiny budou limitovanější celkovým množstvím zdrojů. A konečně pořád tu existují výjimky, tedy místa s mnohem vyšší, nebo naopak nižší diverzitou, než by na první pohled odpovídalo množství zdrojů nebo stabilitě prostředí – proč roste třeba tak obrovské množství druhů kvetoucích rostlin v kapské oblasti jižní Afriky? S každou novou odpovědí se rojí nové otázky, a tak se nemusíme obávat, že by nás rozdílly v biologické rozmanitosti různých oblastí světa přestaly fascinovat jen proto, že těm základním procesům snad jakž takž rozumíme.

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živý.