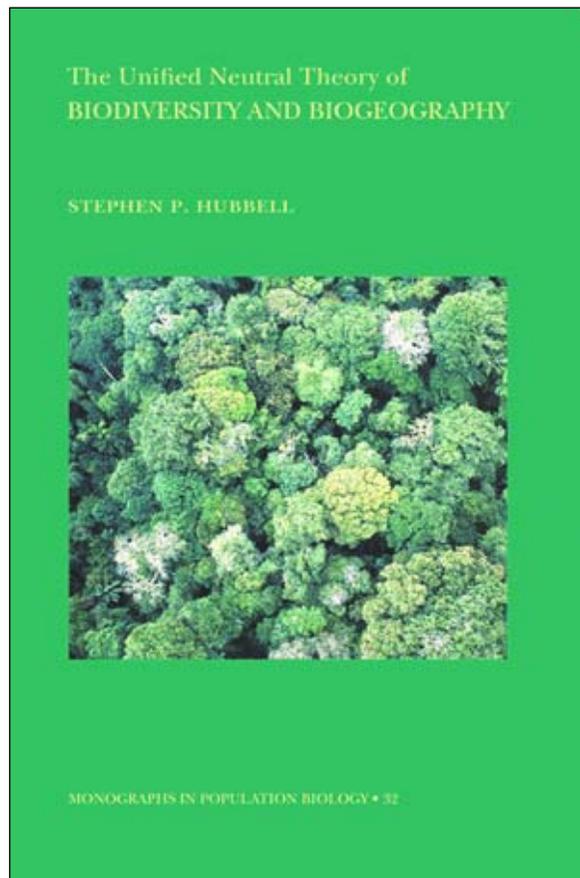


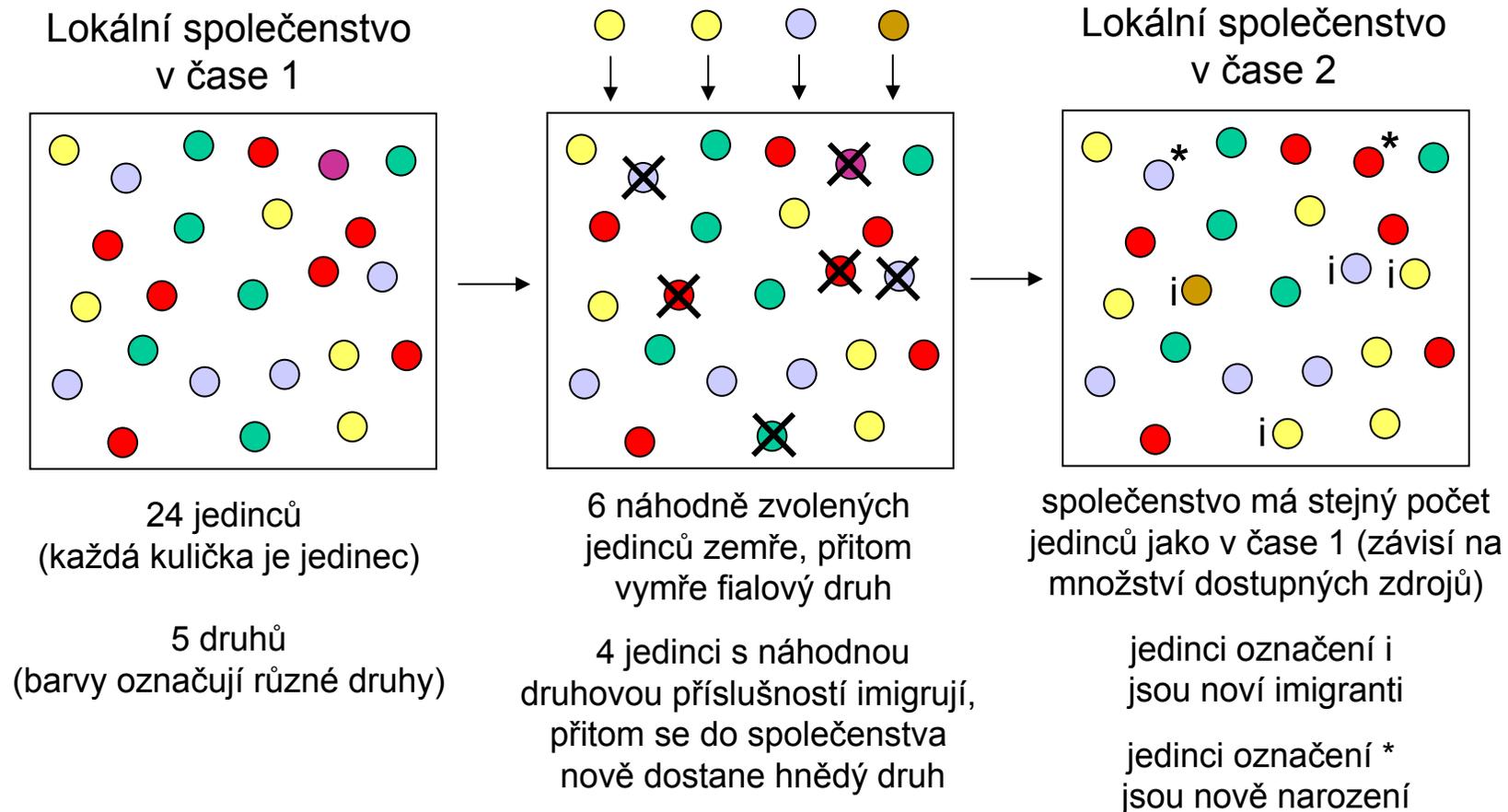
Neutrální teorie biodiverzity a biogeografie



Hubbell S. P. (2001): *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Hubbelova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

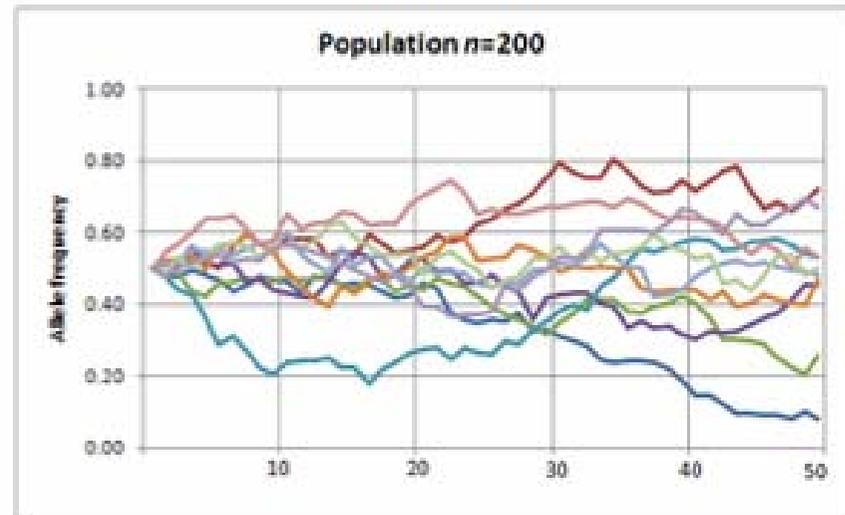
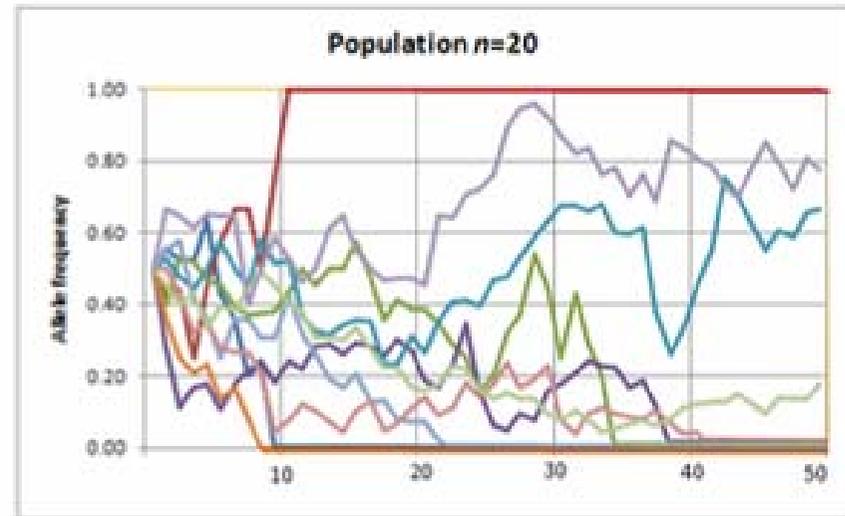
- rozšiřuje teorii ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1967)
- rozdíl je v úrovni, na které je uvažována ekologická ekvivalence:
 - teorie ostrovní biogeografie: úroveň druhů (imigrace a vymírání)
 - Hubbelova teorie: úroveň jedinců (narození, smrt a imigrace)



Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

- ekologický drift (analogie genetického driftu)

- určuje délku existence druhu ve společenstvu
- vymření druhu je určováno procesy demografické stochasticity a závisí na abundanci daného druhu a velikosti společenstva



Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

● zero-sum game

- počet jedinců v lokálním společenstvu je stálý v závislosti na množství dostupných zdrojů (nebo na velikosti území)
- druh může zvýšit svoji abundanci v lokálním společenstvu (imigrací nebo lokálním narozením nových jedinců) jen na úkor smrti jedinců jiných druhů
- teorie se proto vztahuje ke společenstvům troficky podobných druhů (guildy, životní formy)
- teorie předpokládá značný překryv nik mezi různými druhy

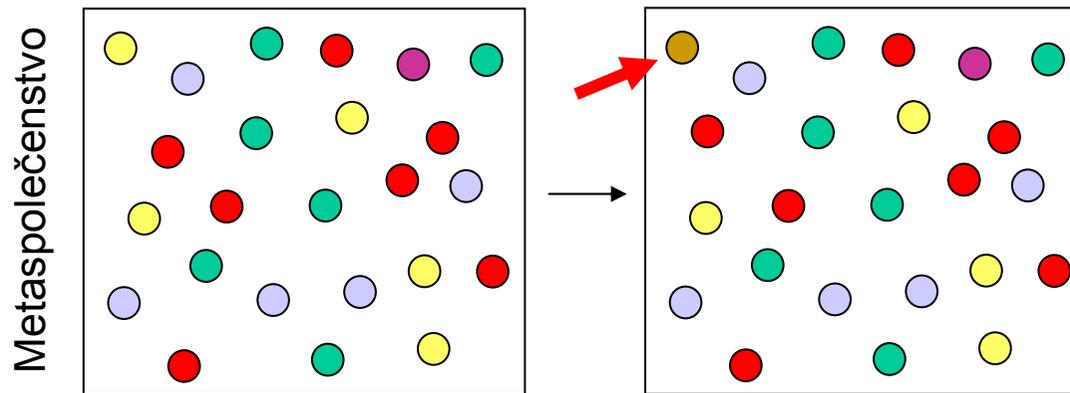
● lokální společenstvo a metaspolečenstvo

- lokální společenstvo je společenstvo malého ohraničeného území
- metaspolečenstvo nahrazuje koncepci zdrojového území (pevniny) v teorii ostrovní biogeografie, Hubbellova teorie však predikuje i velikost metaspolečenstva
- metaspolečenstvo je evoluční biogeografická jednotka, v níž většina druhů vzniká, žije a posléze vymírá

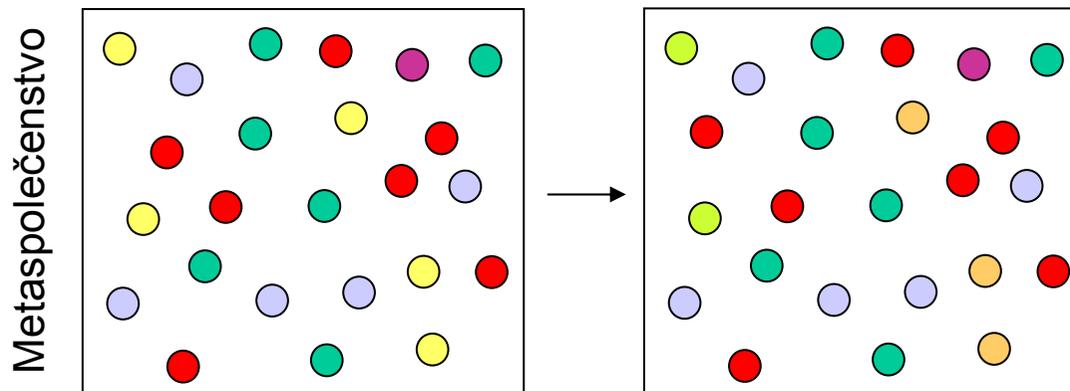
Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

- **speciace v metaspolečenstvu**

Speciace „bodovou mutací“ (point mutation speciation)



Náhodné rozštěpení ancestrálního druhu (random fission speciation)



Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

● parametry Hubbellovy teorie

v (ný) – rychlost speciace (v metaspolečenstvu)

J_M – velikost metaspolečenstva

(součet jedinců všech druhů v metaspolečenstvu)

J – velikost lokálního společenstva

(součet jedinců všech druhů v lokálním společenstvu)

m – rychlost šíření druhů z metaspolečenstva do lokálního společenstva

θ (theta) – *fundamental biodiversity number* (bezrozměrné číslo)

$$\theta = 2 J_M \cdot v$$

za předpokladu neutrality toto číslo spolu s m plně určuje

- druhovou bohatost
- relativní abundance druhů
- závislost počtu druhů na velikosti plochy

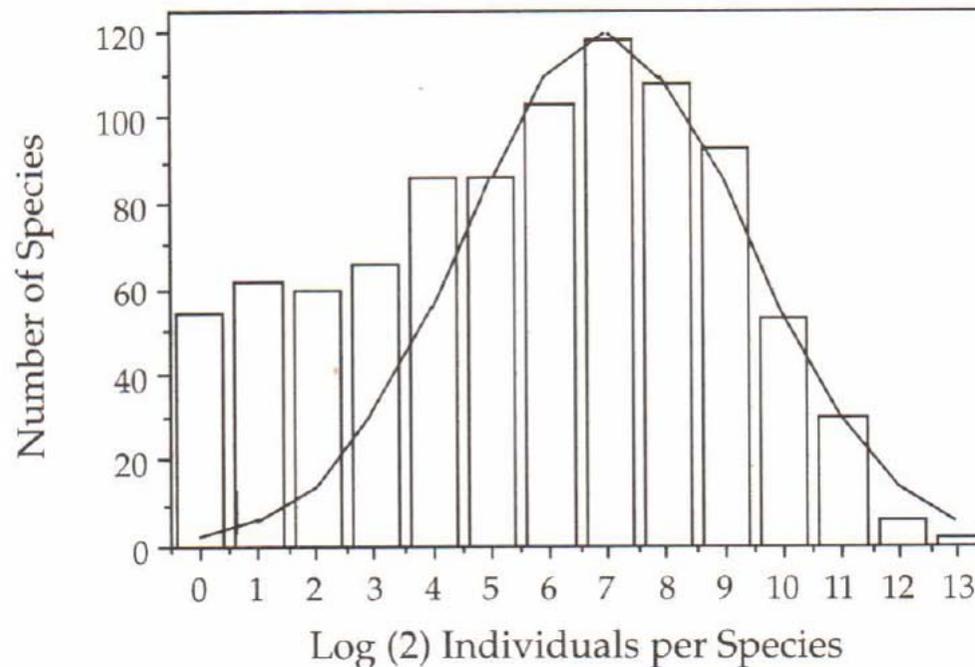
Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

Predikce teorie:

relativní abundance druhů v metaspolečenstvu

- s point mutation speciation: Fisherova log-series
- s random fission speciation: zero-sum multinomial distribution

Stromy v tropickém lese v Malajsii



Hubbell 2001,
*The Unified Neutral
Theory ...*, p. 61

Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

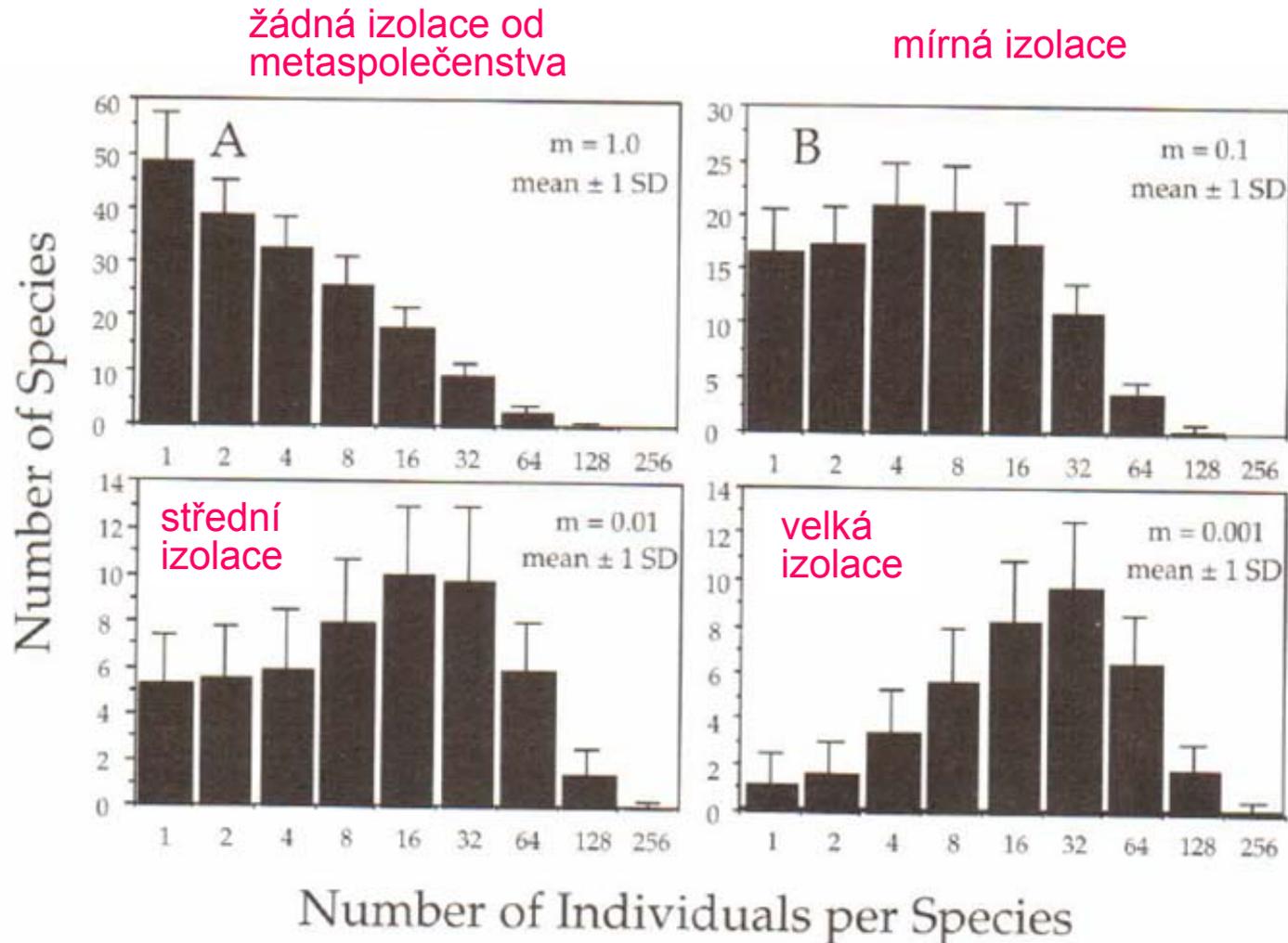
Predikce teorie:

relativní abundance druhů v lokálním společenstvu

- liší se od relativních abundancí v metaspolečenstvu v oblasti vzácných druhů, kterých je v lokálním společenstvu méně kvůli lokálnímu vymírání a migračním bariérám
- proto izolovaná (např. ostrovní) společenstva mají kromě menších počtů druhů také větší abundance hojných druhů a menší abundance vzácných druhů (za předpokladu stejné hodnoty θ jako u neizolovaných společenstev)

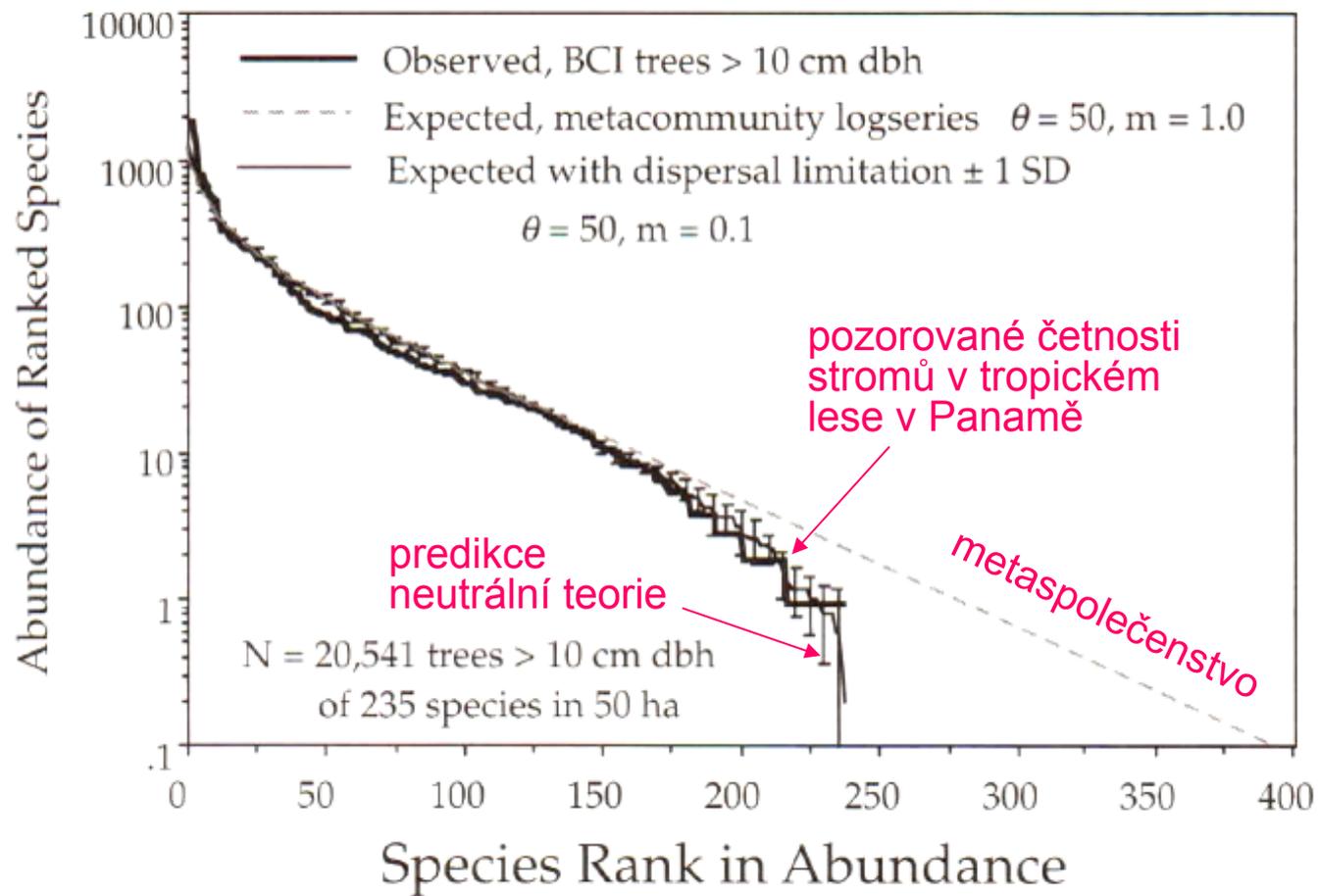
Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

Relativní abundance druhů v lokálním společenstvu



Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

Relativní abundance druhů v lokálním společenstvu



Hubbellova neutrální teorie biodiverzity a biogeografie

Predikce teorie: křivky species-area

$$J = \rho \cdot A$$

J ... velikost lokálního společenstva (počet jedinců všech druhů)

ρ ... hustota společenstva (počet jedinců na jednotku plochy)

A ... velikost plochy

$$S = c \cdot A^z \text{ (Arrheniova rovnice)}$$

$$S = J^z, \text{ pokud stanovíme, že } c = \rho^z \text{ (Arrheniova rovnice)}$$

Hubbellova teorie vysvětluje třífázový charakter species-area křivky:

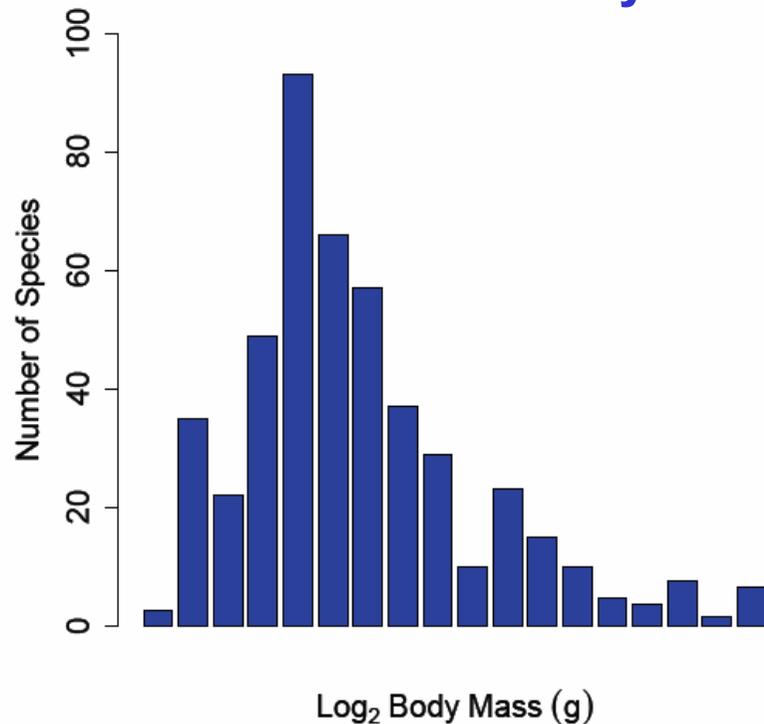
- na malé škále jsou druhy počítány z distribuce abundancí, ve které dominují hojně druhy, proto je křivka zakřivená v log-log prostoru
- na střední škále křivka nezávisí na abundancích druhů, ale na tom, jak často velikost území vstoupí do areálu nového druhu; je-li θ velké relativně k m , bude sklon křivky velký a naopak
- na velké škále se překračují migrační bariéry (hranice biogeografických provincií), proto sklon křivky roste

Metabolická teorie ekologie

Distribuce velikostí těla organismů

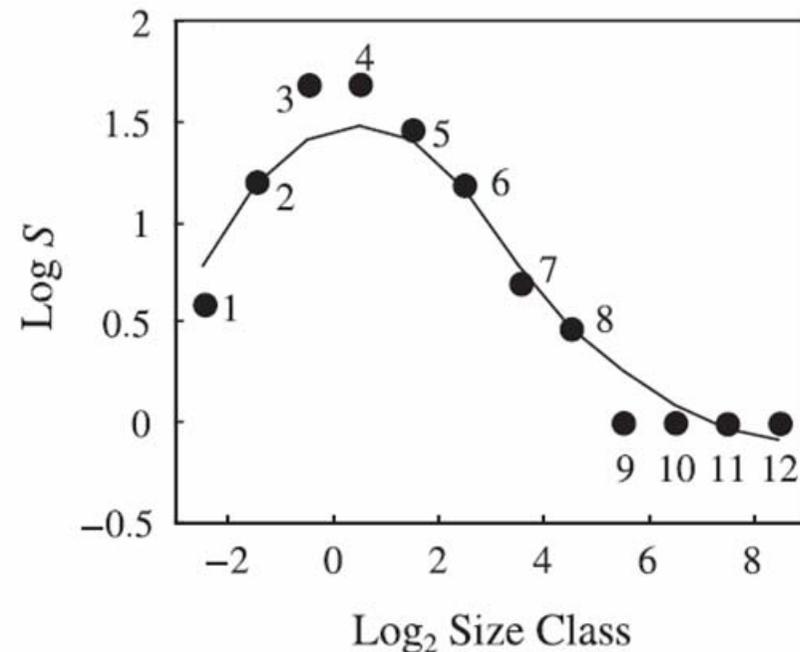
Většina druhů je malých

Terestriční savci
Severní Ameriky



Brown & Nicoletto 1991,
American Naturalist 138:1478-1512

Hlubokomořští plži
severozápadního Atlantiku

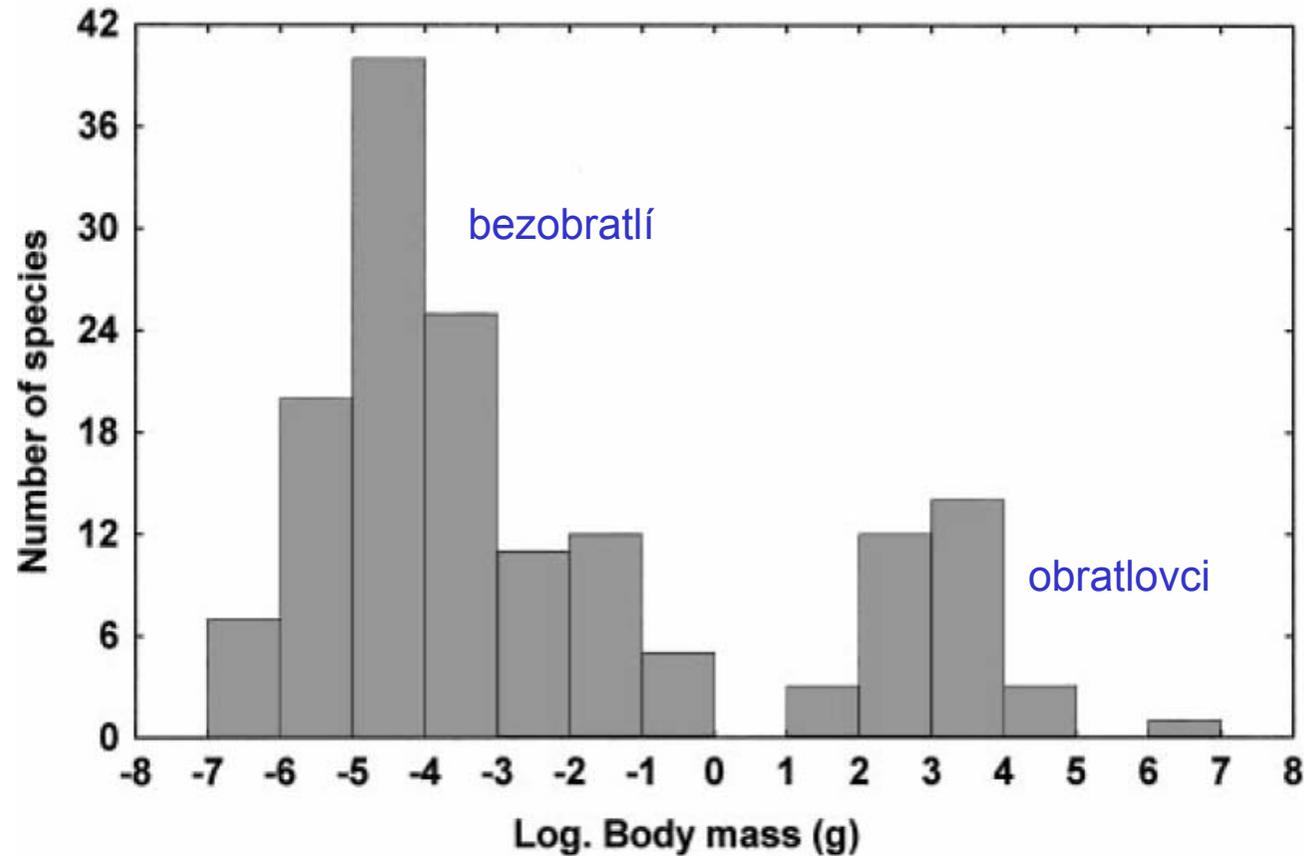


McClain 2004, *Global Ecology and Biogeography* 13: 27–334

Distribuce velikostí těla organismů

Většina druhů je malých

Marion Island – všichni terestriční živočichové



Distribuce velikostí těla organismů

Většina druhů je malých

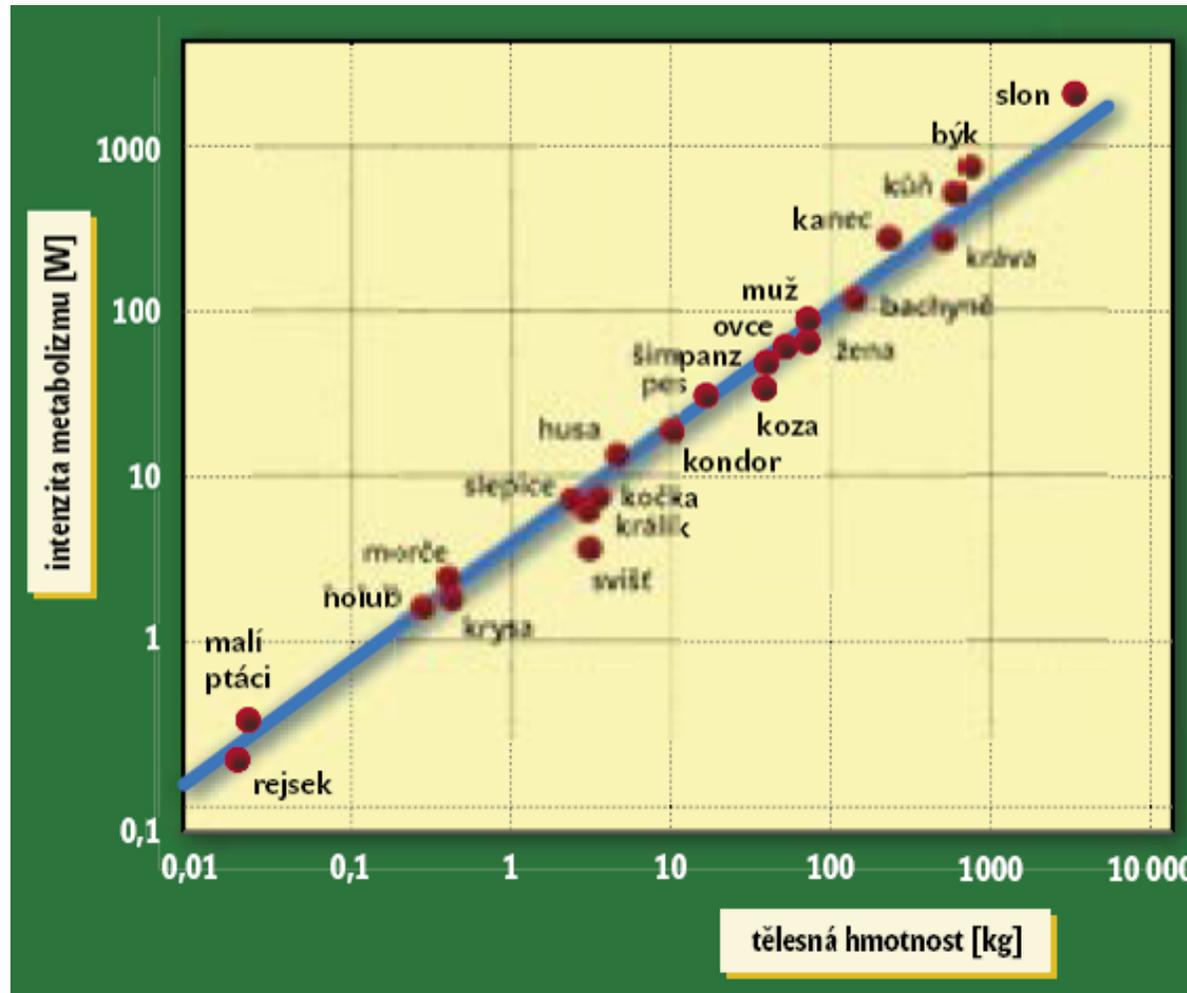
Možná vysvětlení

- malé organismy mají kratší generační dobu, a proto je u nich rychlejší speciace
- velké organismy spotřebují víc zdrojů na jednoho jedince, proto musí mít menší populace, ale menší populace jsou náchylnější k vymření

Kleiberovo pravidlo

Kleiber 1947, *Physiological Reviews* 27: 511-541

Závislost rychlosti metabolismu na hmotnosti těla



Kleiberovo pravidlo

Kleiber 1947, *Physiological Reviews* 27: 511-541

Závislost rychlosti metabolismu na hmotnosti těla

$$B \sim M^{3/4}$$

B ... rychlost metabolismu jedince (např. ve W)

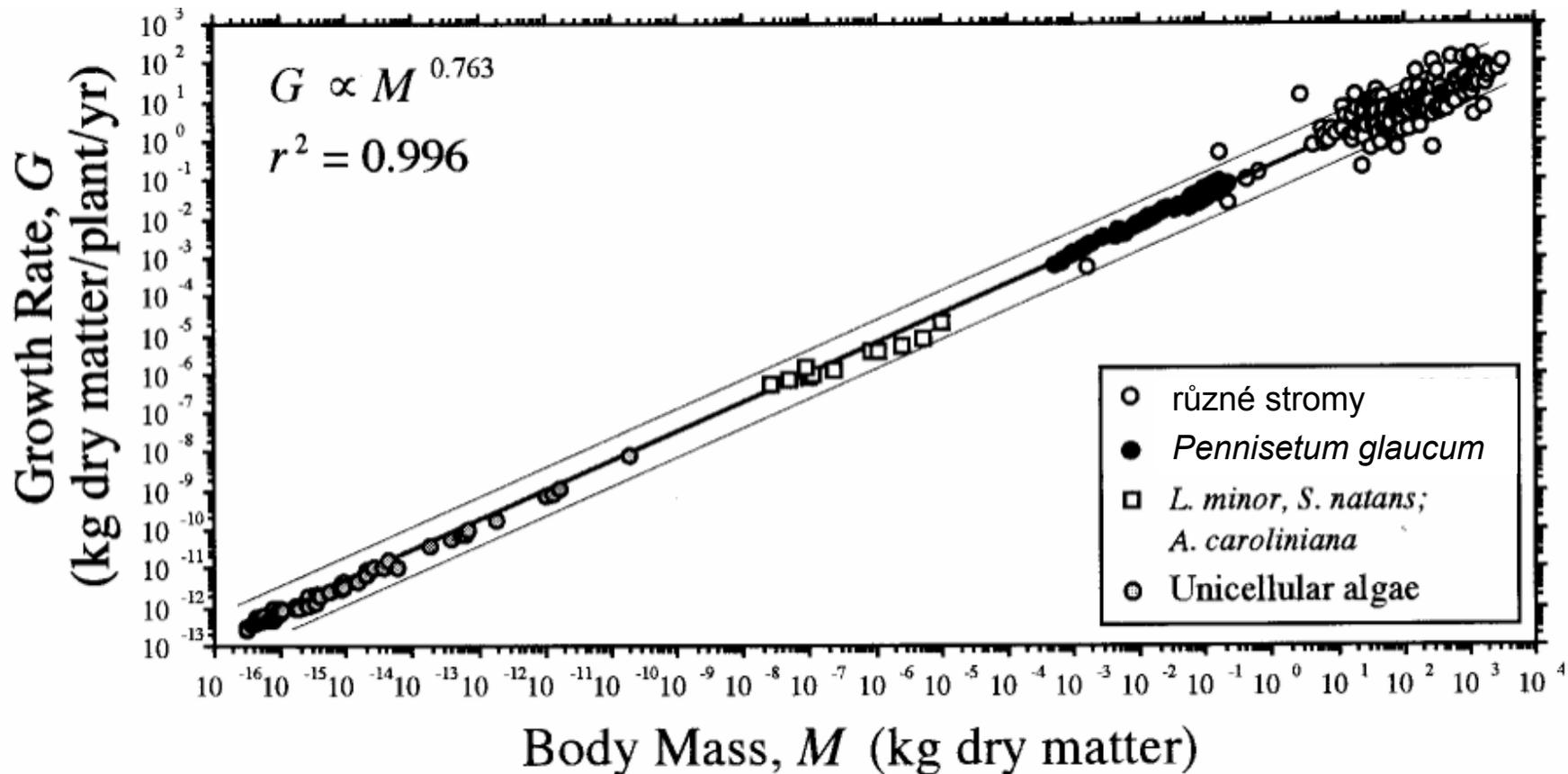
M ... hmotnost těla

zvíře 10 x těžší než myš bude mít	6 x rychlejší metabolismus
100 x těžší	32 x rychlejší
1000 x těžší	178 x rychlejší

Kleiberovo pravidlo

Kleiber 1947, *Physiological Reviews* 27: 511-541

Závislost rychlosti metabolismu na hmotnosti těla u rostlin



Niklas & Enquist 2001, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 2922–2927

Metabolická teorie ekologie

Kontroverze ohledně velikosti exponentu

$B \sim M^{3/4}$ nebo $M^{2/3}$?

2/3 (dřívější představa)

- organismy jsou trojrozměrné, ale mají dvojrozměrný povrch
- objem produkuje energii, ale přes povrch energie uniká

3/4 (West et al. 1999, *Science* 284: 1677-1679)

- organismy musí zprostředkovat přívod látek ke všem buňkám těla, což se děje pomocí fraktálních struktur (stále jemněji se větvících trubic)
- geometricky lze ukázat, že toto lze optimalizovat pro $B \sim M^{3/4}$

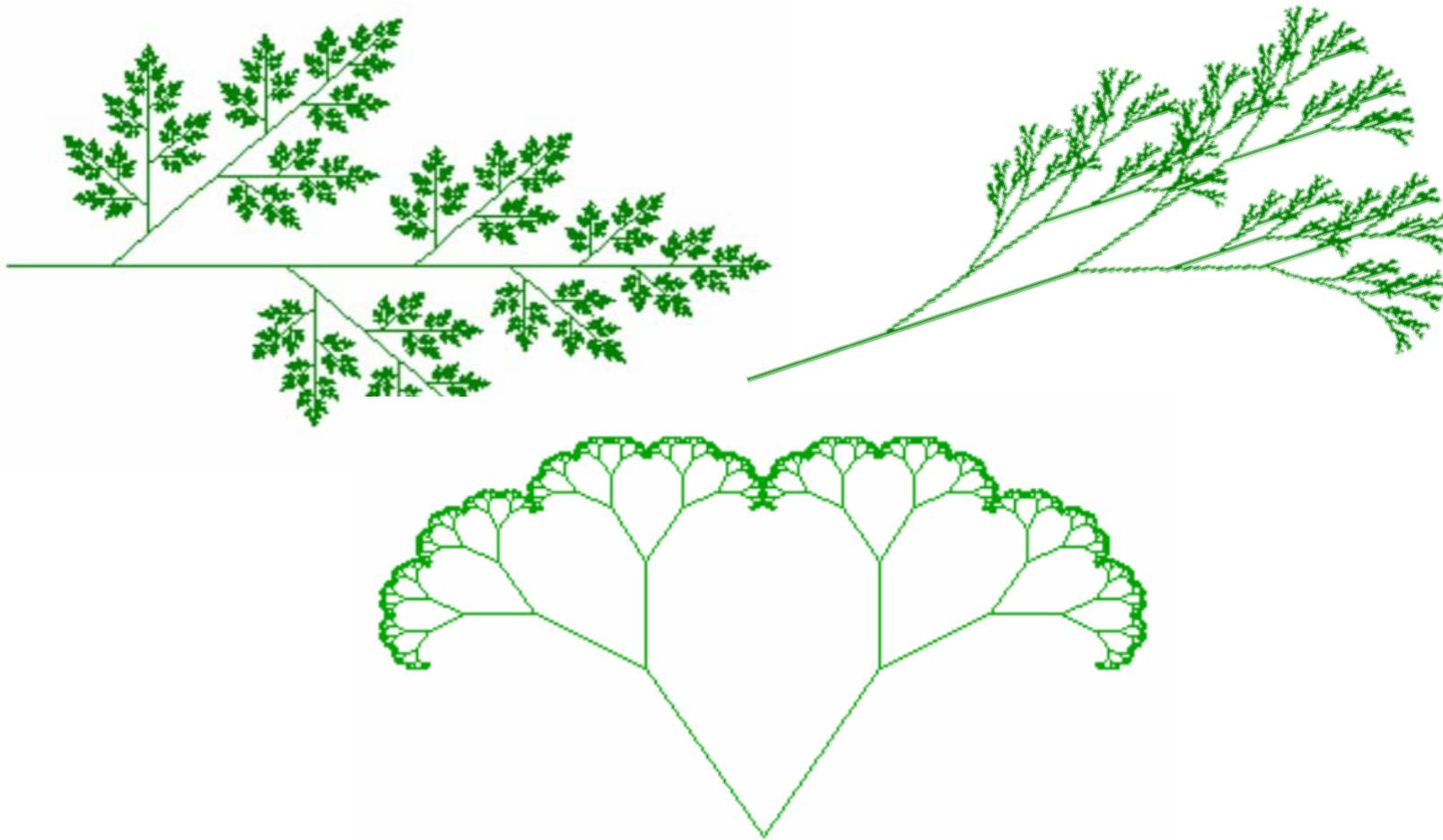
Metabolická teorie ekologie

Příklad fraktální struktury u živočichů: krevní řečiště



Metabolická teorie ekologie

Příklady fraktálních struktur u rostlin



Metabolická teorie ekologie

Závislost rychlosti metabolismu na hmotnosti těla

$$B = B_0 \cdot M^{3/4}$$

B ... rychlost metabolismu jedince

B_0 ... konstanta (např. ve $\text{W}\cdot\text{kg}^{-1}$)

M ... hmotnost těla

Závislost rychlosti rychlosti chemických reakcí na teplotě

(popisuje ji Boltzmannův faktor = Van't Hoffův-Arrheniův vztah)

$$e^{-E/kT}$$

E ... aktivační energie reakce

k ... Boltzmannova konstanta ($\text{J}\cdot\text{K}^{-1}$)

T ... teplota (K)

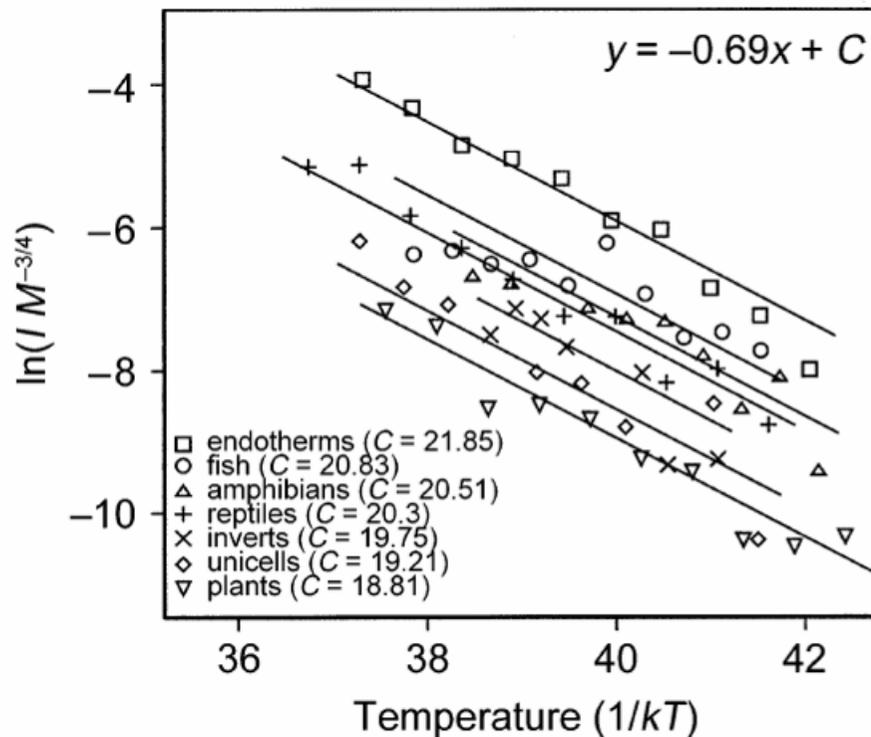
Závislost rychlosti metabolismu na hmotnosti těla a teplotě

$$B = b_0 \cdot M^{3/4} \cdot e^{-E/kT}$$

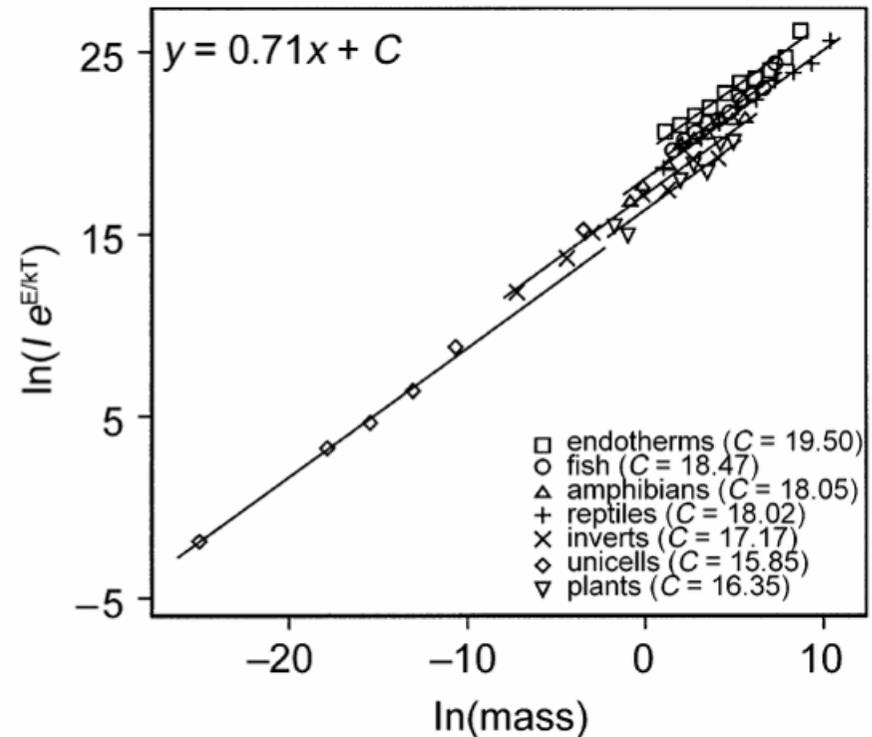
b_0 ... konstanta

Metabolická teorie ekologie

Závislost rychlosti metabolismu korigovaného na velikost těla na teplotě



Závislost rychlosti metabolismu korigovaného na teplotu na velikosti těla



Brown et al. 2004, *Ecology* 85: 1771-1789
Gillooly et al. 2001, *Science* 293: 2248-2251

Metabolická teorie ekologie

Důsledky

- **délka života organismu** závisí na rychlosti metabolismu, protože rychlejší metabolismus vede k rychlejšímu opotřebování
 - velké organismy mají pomalejší metabolismus, a proto žijí déle
 - počet tepů srdce za život je u různě dlouho žijících obratlovců přibližně shodný
- **rychlost růstu:** organismy v mládí rostou rychle, ale později se růst zpomaluje, protože transportní sítě jsou stále složitější

Metabolická teorie ekologie

Důsledky

- **sukcese:** v iniciálních stadiích jsou hojnější malé druhy, protože rychleji rostou a snadněji kolonizují uvolněný prostor, pak se šíří větší druhy a sukcese se zpomaluje
- **evoluce je rychlejší:**
 - u organismů z teplejších oblastí (proto existuje latitudinální gradient diverzity)
 - u menších organismů (proto je více malých druhů)
 - u endotermních organismů (ve srovnání s ektotermními organismy se stejně velkým tělem)