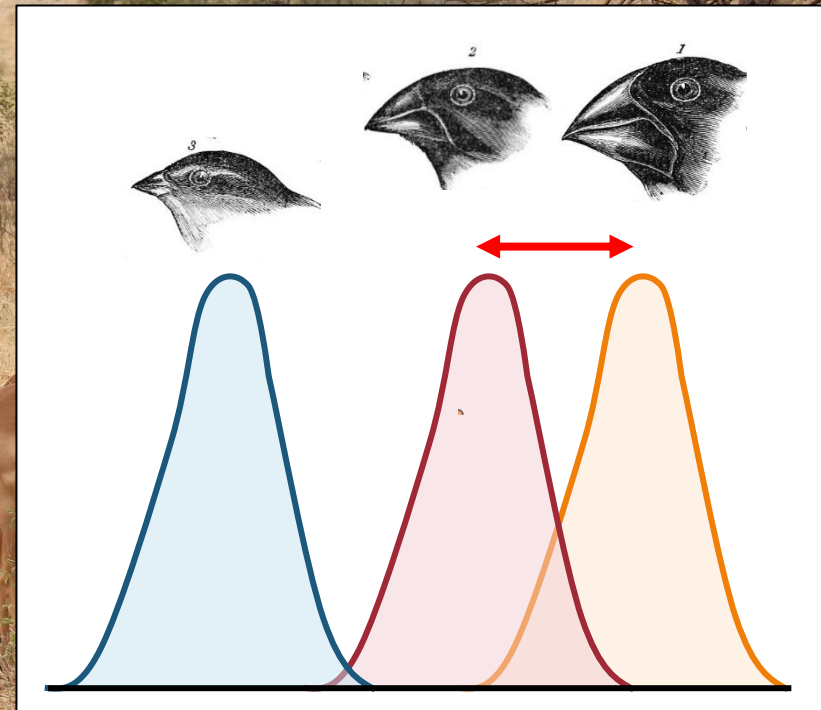
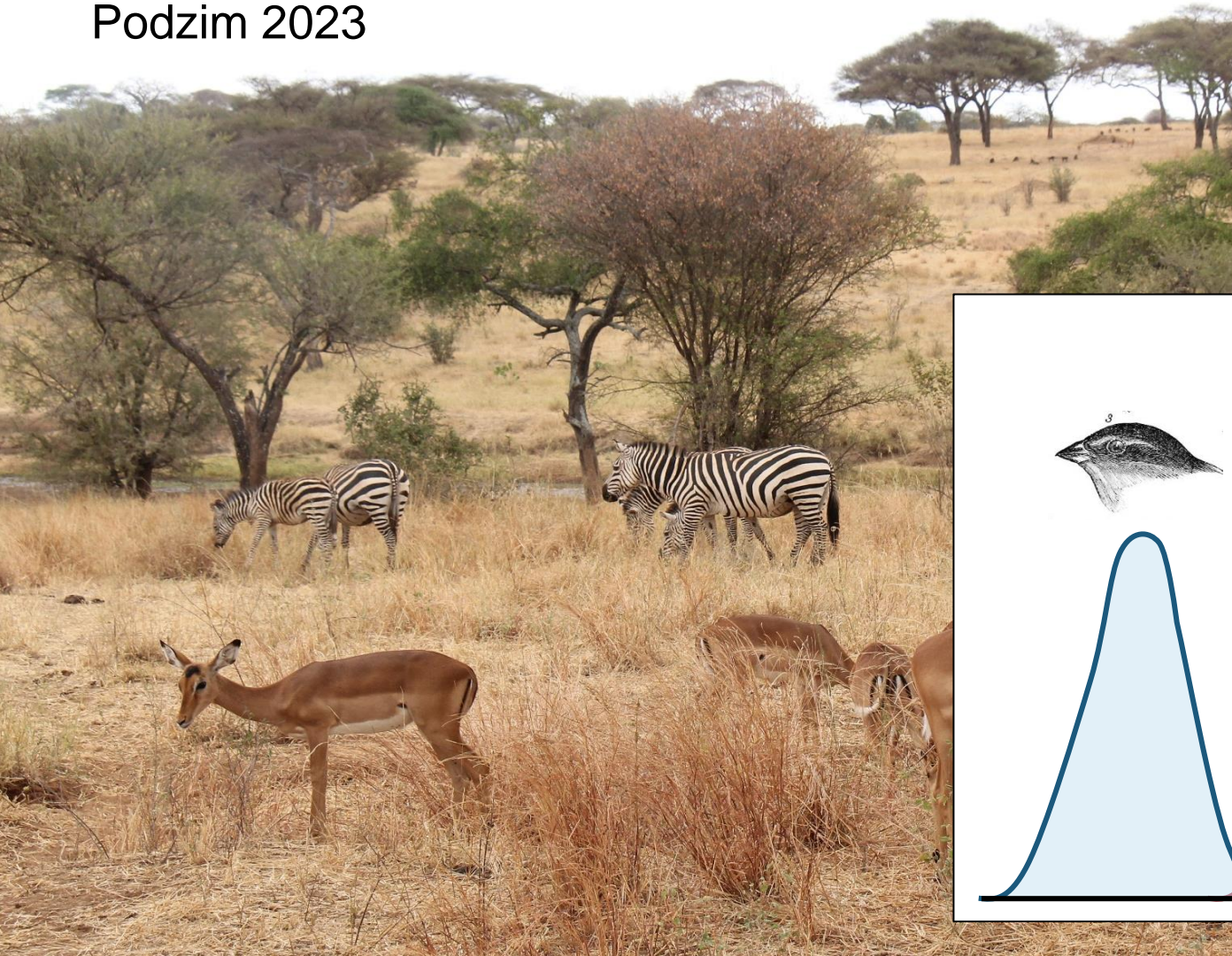


Ekologie společenstev a makroekologie

2. Struktura společenstev

Přednáší: Milan Chytrý, Ústav botaniky a zoologie,
Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity
Podzim 2023

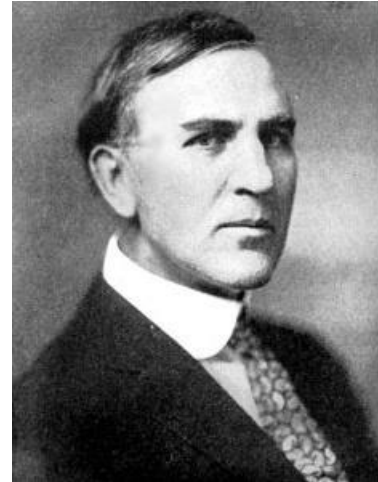


Organismální a individualistické pojetí společenstva

Organismální pojetí

(Clements 1916, Tansley 1939)

- mezi druhy existují silné interakce
- společenstva reálně existují jako “superorganismy” či “quasi-organismy”



Frederic E. Clements
(1874-1945)

<http://www.wku.edu/~smithch/chronob/CLEM1874.htm>

Individualistické pojetí

(Gleason 1917, 1926, Ramenskij 1924)

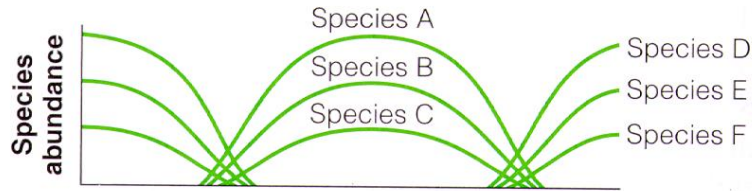
- druhy se vyskytují na sobě zcela nezávisle
- výskyt a abundance druhů jsou závislé pouze na abiotickém prostředí



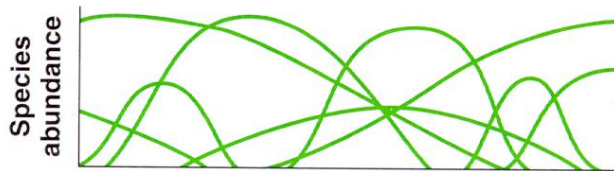
Henry A. Gleason
(1882-1975)

sciweb.nybg.org

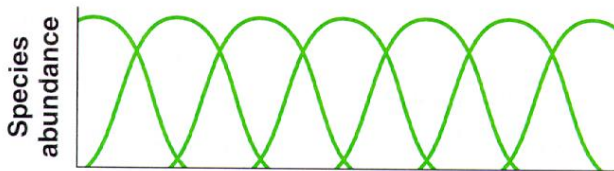
Organismální a individualistické pojetí společenstva



(a)



(b)



(c)



(d)

organismální pojetí
(Clements, Tansley)

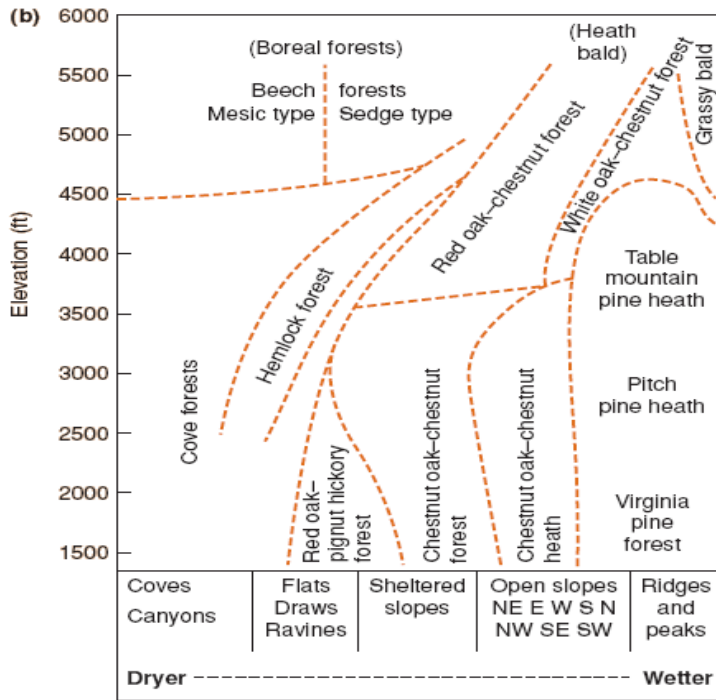
individualistické
(kontinualistické) pojetí
(Gleason, Ramenskij,
Whittaker)

resource-partitioned
continuum

resource-partitioned
continuum se třemi gildami
(např. třemi patry v lesním
porostu)

Popis společenstva

1. pomocí typů společenstev (klasifikace, stanovní hranice)

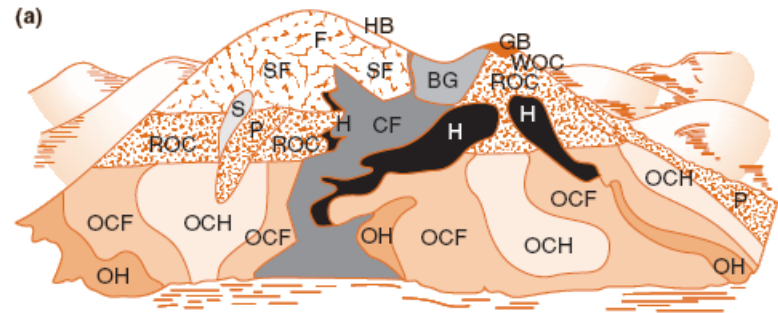


Robert H. Whittaker

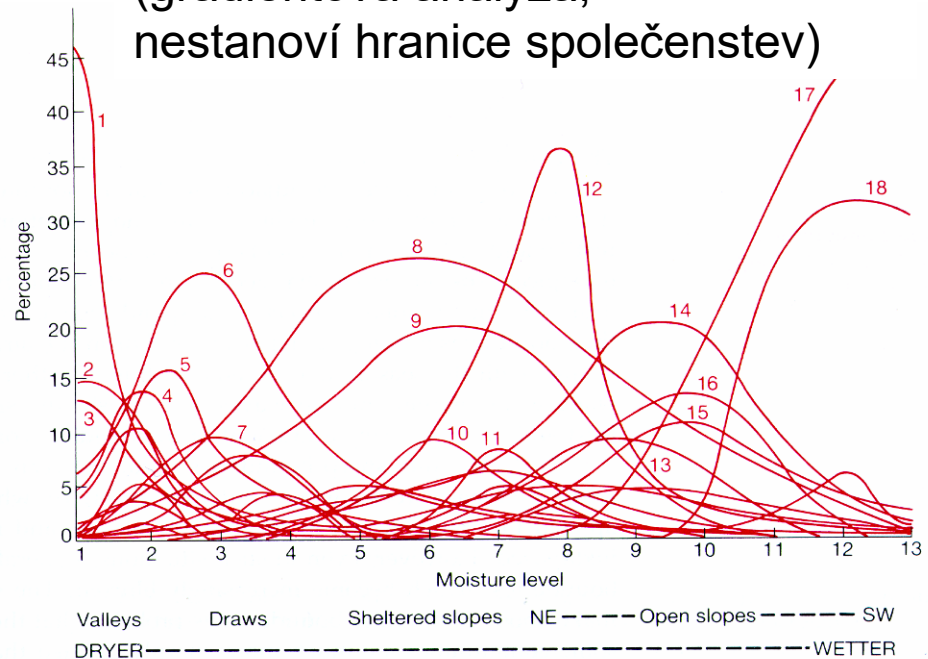


Whittaker 1956,
Ecological Monographs
26: 1-80.

Great Smoky Mountains, Tennessee



2. pomocí jednotlivých druhů (gradientová analýza, nestanovní hranice společenstev)



Hranice mezi společenstvy

ostré

např.

- na náhlém přechodu mezi souší a vodou ovlivněným prostředím
- na hranici mezi dvěma typy půd
- na hranici mezi disturbovanou a nedisturbovanou plochou



Hranice společenstev v lesostepi Jižního Uralu

difúzní

v místech s pozvolnými gradienty faktorů prostředí

mozaikovité

v oblastech s mozaikovitým abiotickým prostředím nebo maloplošnými disturbancemi, kterými prochází jeden dominantní gradient (např. lesostep)

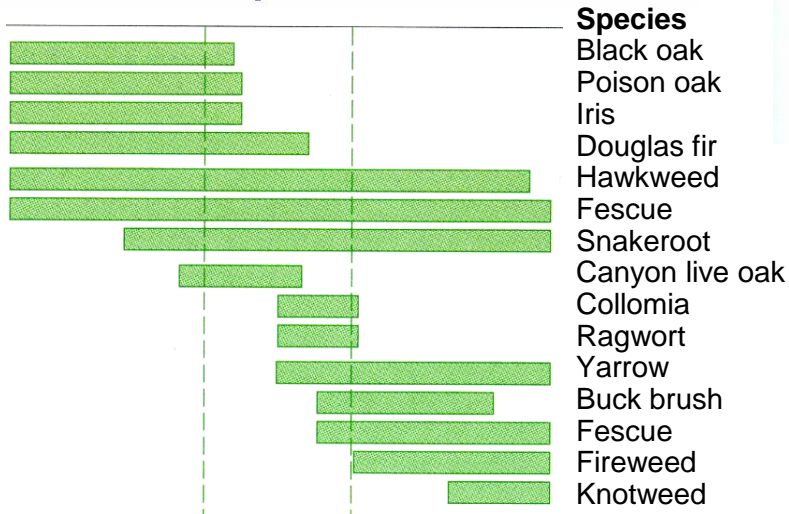
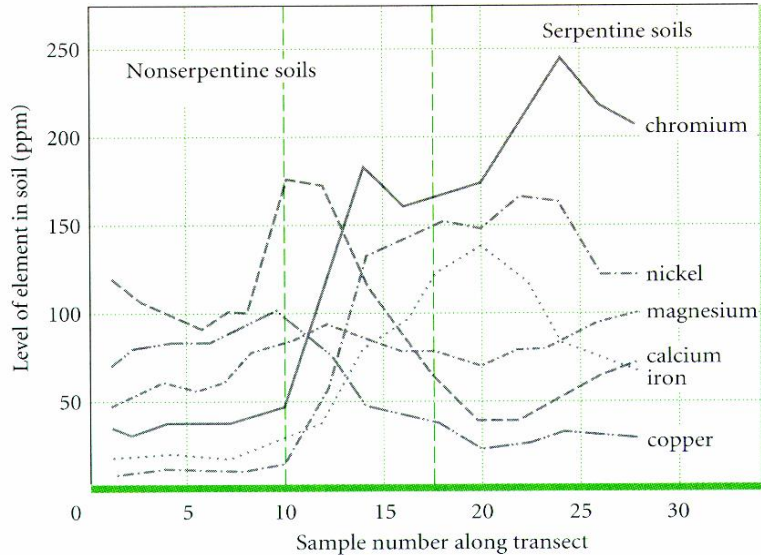
Hranice mezi společenstvy

Ostré hranice mohou vzniknout **pozitivní zpětnou vazbou** i tam, kde není výrazná hranice mezi typy abiotického prostředí

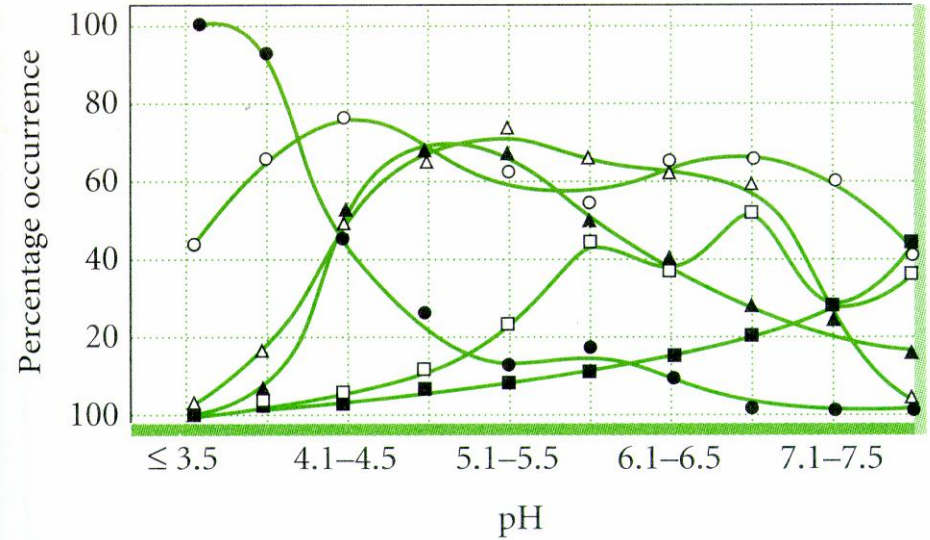


Hranice mezi společenstvy

Na transektu v terénu



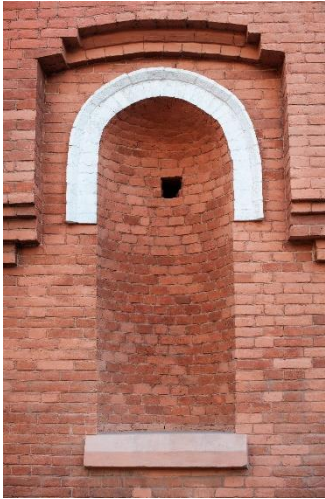
Na gradientu faktoru prostředí



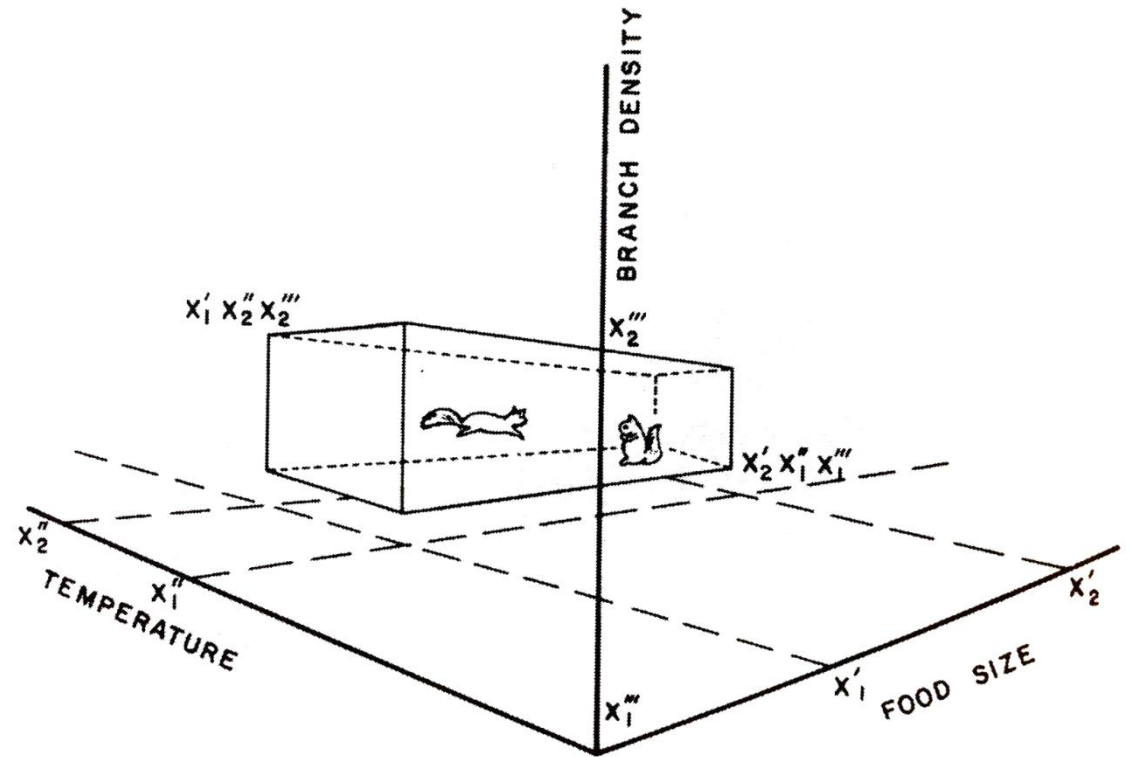
← White (1971, in Ricklefs & Miller 2000: 525)

↑ Grime & Lloyd (1973, in Ricklefs & Miller 2000: 529)

Nika (Hutchinson 1957)



Trojrozměrná nika veverky

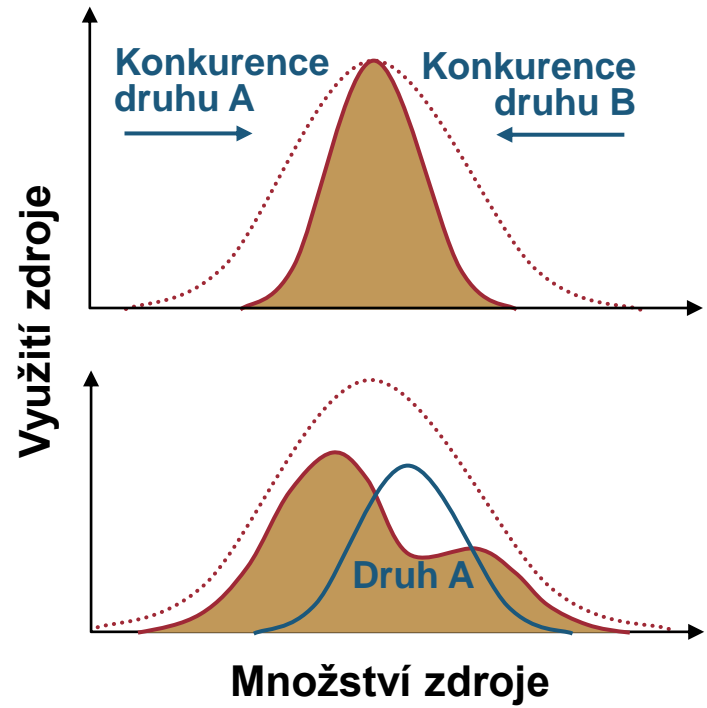
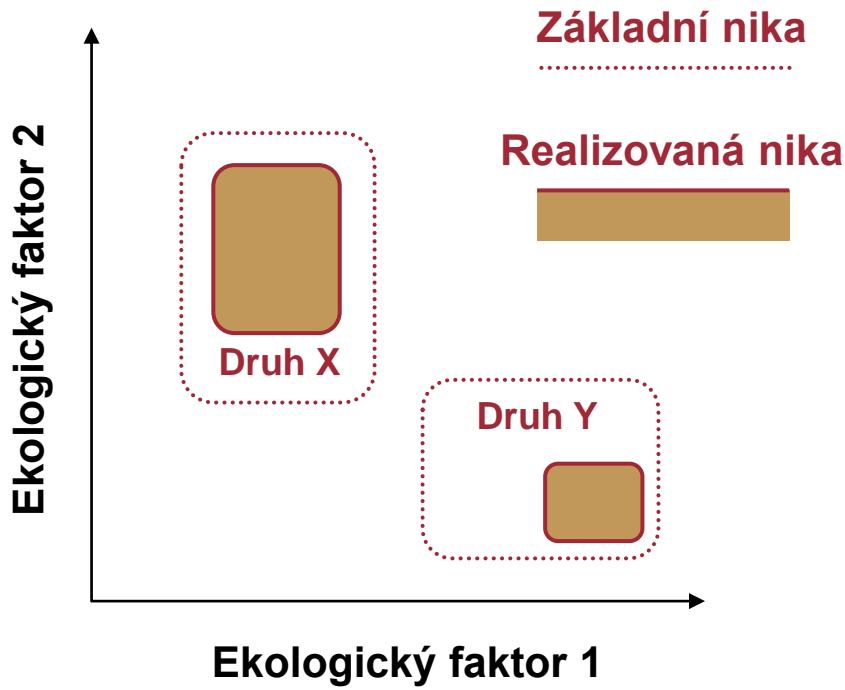


Hutchinson 1978, *An Introduction to Population Ecology*

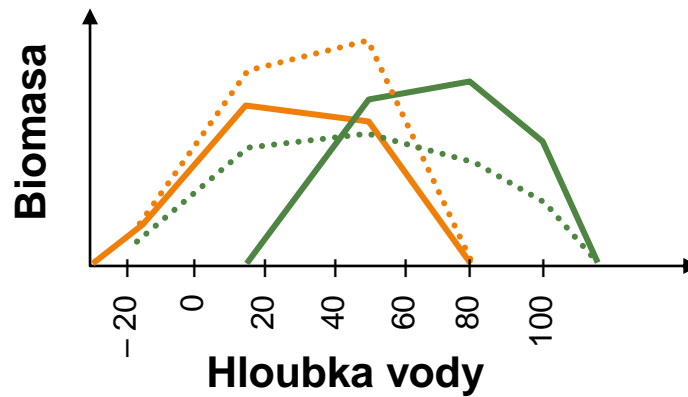


G. Evelyn Hutchinson (1903–1991)
(foto z *Yale Alumni Magazine*)

Nika (Hutchinson 1957)



Konkurenční pokusy



Grace & Wetzel 1981,
American Naturalist

Typha latifolia
orobinec širokolistý

———— v přírodě nebo směsné kultuře
..... v monokultuře



Typha angustifolia
orobinec úzkolistý

———— v přírodě nebo směsné kultuře
..... v monokultuře

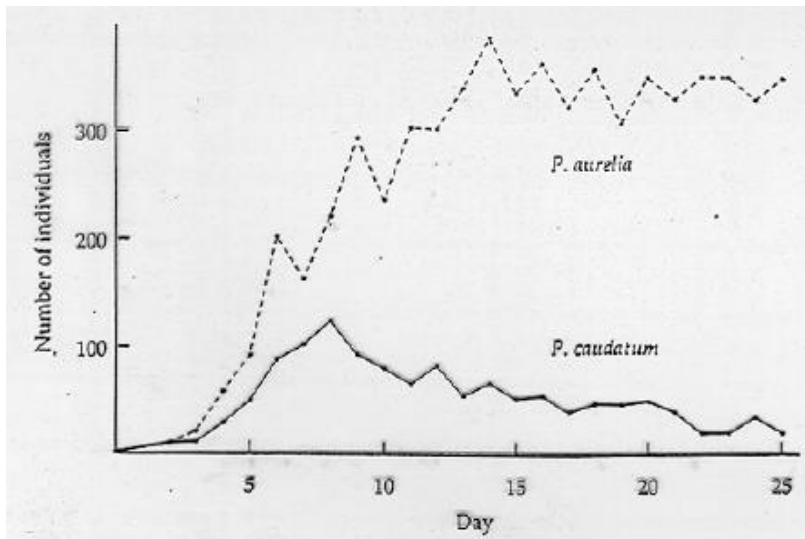


Princip konkurenčního vyloučení

(*Competitive Exclusion Principle* – Gause 1934)

- Koexistence více druhů v homogenním prostředí vede k tomu, že konkurenčně nejsilnější druh převládne a ostatní druhy jsou eliminovány
- Na jedné lokalitě nemohou dlouhodobě koexistovat druhy se shodnými nikami

Princip formuloval ruský mikrobiolog Georgij Gause při pokusech s trepkami (*Paramecium aurelia* a *P. caudatum*) a kvasinkami (*Saccharomyces cerevisiae* a *Schizosaccharomyces kefir*)



Gause (1934), *The struggle for existence*



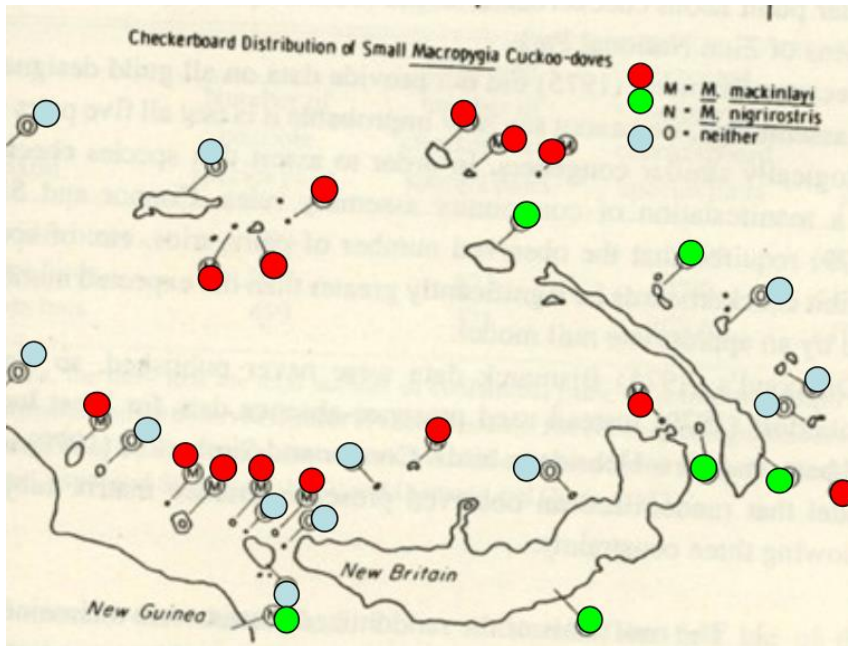
Wikipedia

Georgij Gause
(1910–1986)

Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Klasická definice: omezení výskytu nebo abundance druhů závislá na přítomnosti jiných druhů (tj. nikoliv prostá závislost na prostředí)

„Šachovnickový výskyt“ dvou druhů holoubků (*Macropygia*, *Columbiformes*) na Bismarckově souostroví



Diamond (1975),
in *Ecology and Evolution of Communities*

Ke čtení: Begon et al. 1997: 724-725

Jared Diamond

- zpopularizoval výzkum sdružovacích pravidel pracemi o ptácích Bismarckova souostroví
- uvažujeme-li všechny možné kombinace druhů regionální avifauny, některé z nich v přírodě neexistují
- jinými slovy: některé dvojice druhů se nikdy nevyskytují spolu („checkerboard distribution“)
- důvodem může být konkurence, ale tu lze dokázat až po odstranění vlivů rozdílů v prostředí mezi ostrovy
- na sdružovací pravidla déle poukazuje např. existence
 - **High-S species** – druhy vyskytující se jen na ostrovech s velkým počtem druhů
 - **Supertramp** – výskyt jen na ostrovech s malým počtem druhů (menší konkurence)



Wikipedia

Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Příklad testu sdružovacích pravidel proti nulovému modelu

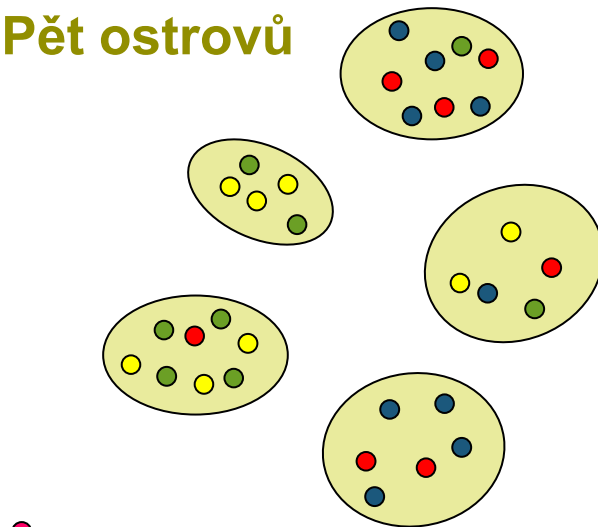
Nulový model

- reprezentuje nulovou hypotézu
- vzniká náhodným zamícháním dat
- reálná data se s ním srovnávají, aby se odhalily nenáhodné struktury

Cévnaté rostliny
na ostrovech
jezera Manapouri,
Nový Zéland



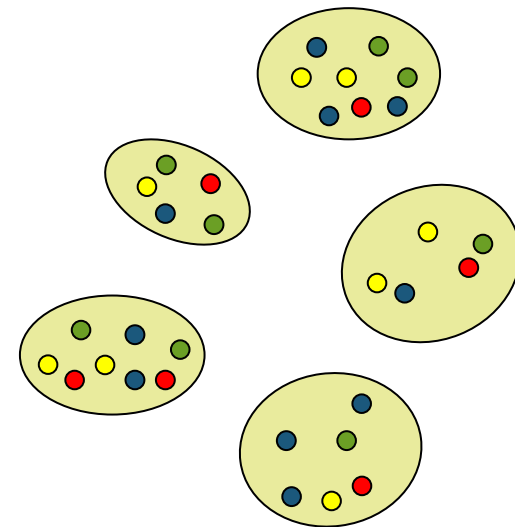
Pět ostrovů



- kuličky = jedinci
- 4 barvy = 4 druhy

randomizace (permutace)

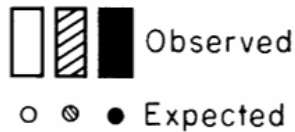
-
- (1) stejný počet druhů
 - (2) stejný počet jedinců na druh
 - (3) stejný počet jedinců na ostrov
 - (4) náhodné přeskupení jedinců mezi ostrovy

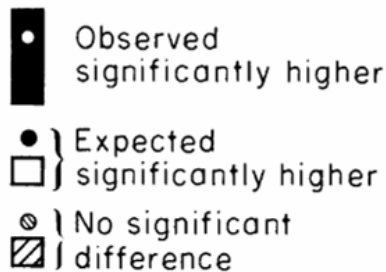


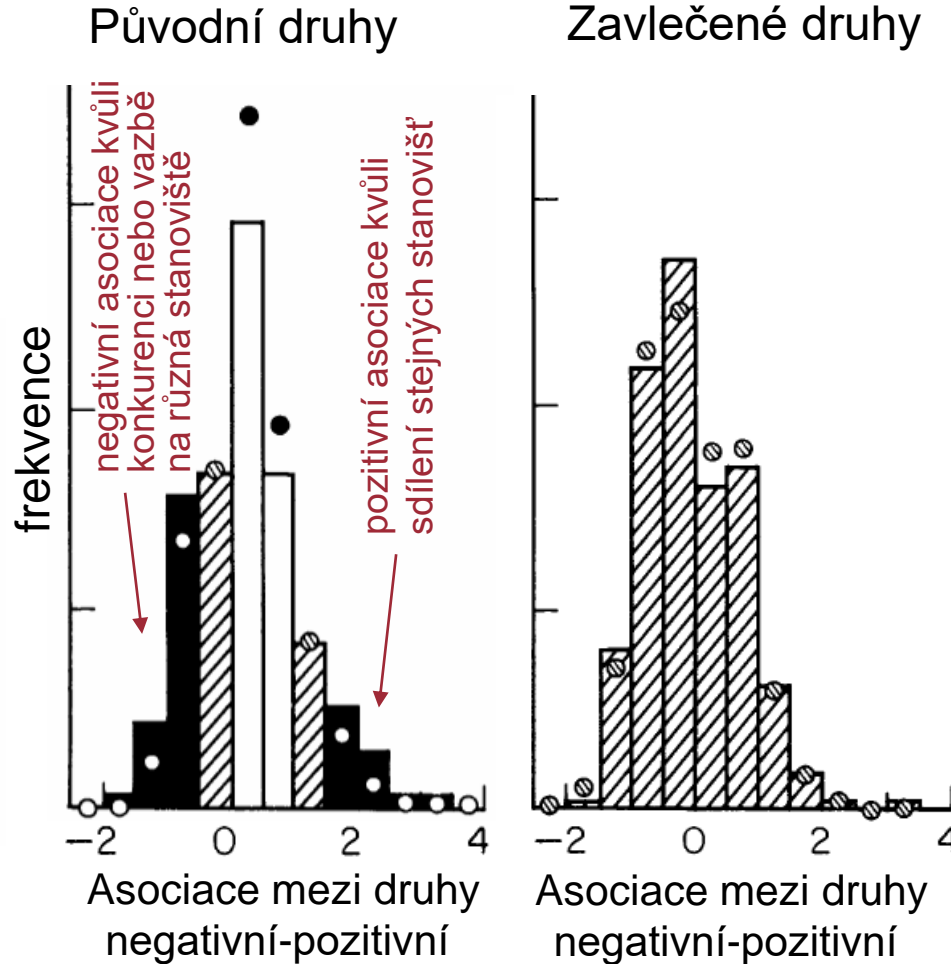
Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Příklad testu sdružovacích pravidel proti nulovému modelu

Cévnaté rostliny
na ostrovech
jezera Manapouri,
Nový Zéland


 Observed
 Expected


 Observed significantly higher
 Expected significantly higher
 No significant difference



Závěr

- převaha signifikantních asociací (+ i -) u původních druhů může indikovat jejich stanovištní vazbu
- nesignifikantní asociace u zavlečených druhů indikuje závislost jejich výskytu na šíření spíše než na integraci do společenstev

Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Způsoby testování sdružovacích pravidel

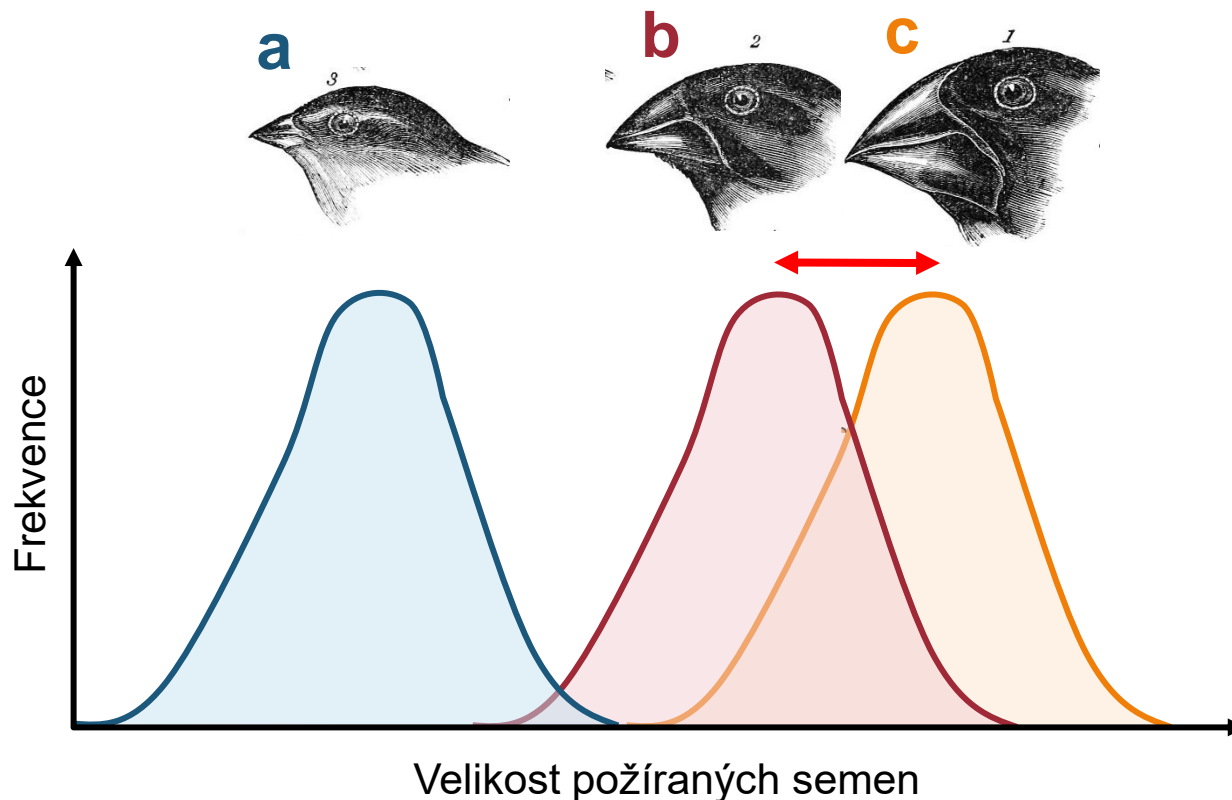
- **Společný výskyt druhů** – je-li méně pozorovaných společných výskytů ve skutečném společenstvu než v randomizovaném společenstvu, může to být vlivem konkurence (viz Diamond 1975, Wilson 1988)
- **Omezení nikami (niche limitation)** – je-li variabilita počtu druhů mezi lokalitami ve skutečném společenstvu menší než v randomizovaném společenstvu, může to být vlivem omezeného počtu nik nebo konkurence
- **Proporcionalita gild (guild proportionality)** – druhy si konkurují hlavně v gildách, proto by omezení nikami mělo platit hlavně v rámci gild; je-li podíl druhů v různých gildách ve skutečném společenstvu vyrovnanější než v randomizovaném společenstvu, může to být vlivem konkurence
- **Limitní podobnost (limiting similarity)** – protože si konkurují hlavně funkčně podobné druhy, měly by být rozdíly ve funkčních vlastnostech koexistujících druhů ve skutečném společenstvu větší než v randomizovaném společenstvu

Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Limitní podobnost (*limiting similarity*)

maximální podobnost druhů ve vlastnostech umožňujících využívání zdrojů, která ještě umožňuje jejich koexistenci (MacArthur & Levins 1967, *American Naturalist*)

Příklad: Darwinovy „pěnkavy“



Druhy **a + b** se budou vyskytovat společně

Druhy **a + c** se budou vyskytovat společně

Druhy **b + c** se *nebudou* vyskytovat společně

Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

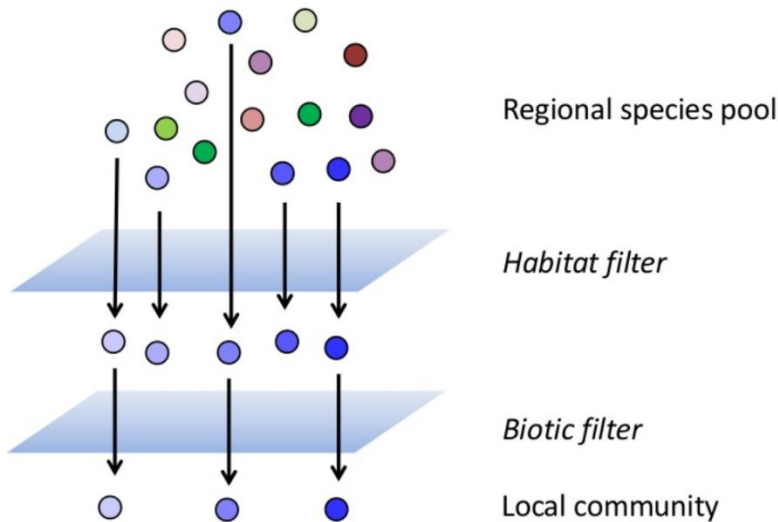
Limitní podobnost (*limiting similarity*)

- druhy stejného společenstva musí být podobné, aby mohly existovat na daném stanovišti (*habitat filtering*), ale přitom do jisté míry odlišné, aby na něm mohly existovat společně s jinými druhy (*limiting similarity*)
- jsou-li rozdíly ve vlastnostech druhů ve skutečném společenstvu menší než v randomizovaném společenstvu (*trait convergence*), potom je strukturování společenstva určováno hlavně **stanovištním výběrem** (*habitat filtering*)
- jsou-li rozdíly ve vlastnostech druhů ve skutečném společenstvu větší než v randomizovaném společenstvu (*trait divergence*), potom se na strukturování společenstva podílí **limitní podobnost**

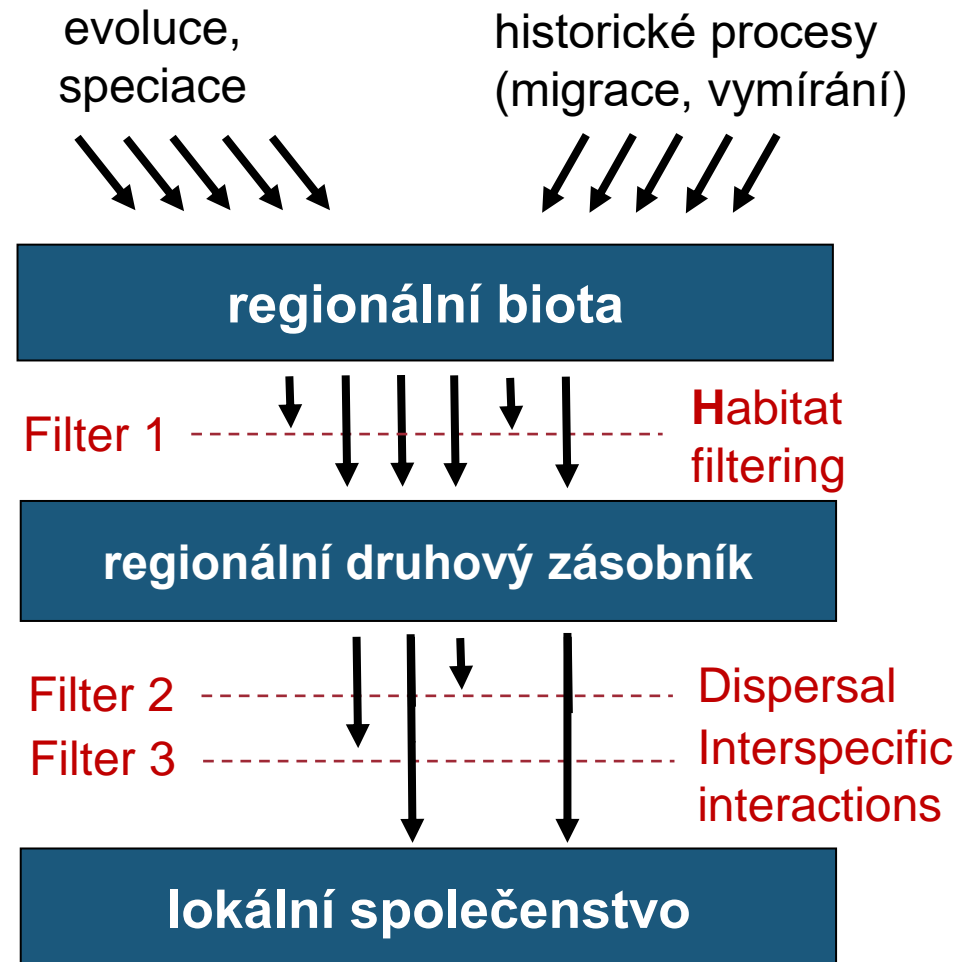
Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Rozšíření původního Diamondova pojetí: druhový zásobník a filtry

- **Keddy 1992** – sdružovací pravidla jsou všechny ekologické procesy, které podporují nebo znemožňují výskyt druhů z regionálního druhového zásobníku ("filtry")



Götzenberger et al. 2011, *Biological Reviews*
(odtud ke čtení kapitola I a II)



Sdružovací pravidla (*assembly rules*)

Rozšíření původního Diamondova pojetí: druhový zásobník a filtry

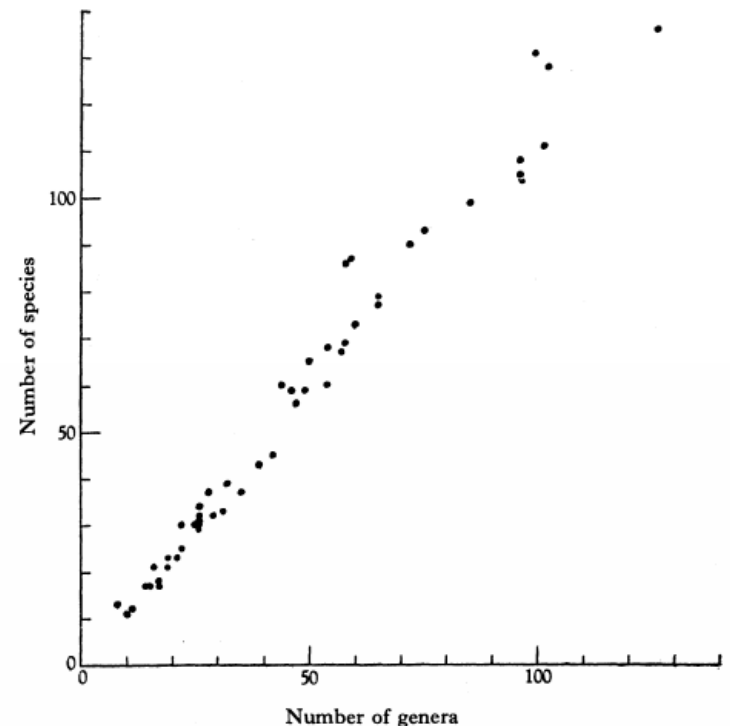
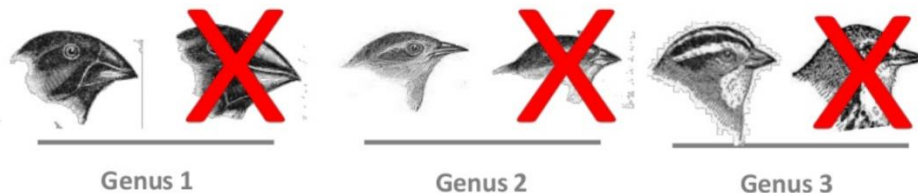
- Hubbell 2001 – rozlišil:
 - **niche-assembly rules** (výskyt druhů určuje vhodné prostředí)
 - **dispersal-assembly rules** (výskyt druhů určuje šíření)
- dnes převažuje obecné pojetí sdružovacích pravidel (jakákoliv omezení koexistence druhů)

Fylogenetická struktura společenstev

Prvotní úvahy:

- Darwin 1859: „As species of the same genus usually have some similarities in habits and structure, the struggle will generally be more severe between species of the same genus“.
- Elton 1946, *Journal of Animal Ecology*: V lokálních společenstvech se většinou nachází jen jeden druh každého rodu, přestože v regionální biotě jsou některé rody druhově hodně bohaté.

COMPETITION AND THE STRUCTURE OF
ECOLOGICAL COMMUNITIES
By CHARLES ELTON, *Bureau of Animal Population, Oxford University*
(With 1 Figure in the Text)



Fylogenetická struktura společenstev

Annu. Rev. Ecol. Syst. 2002. 33:475–505

doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Copyright © 2002 by Annual Reviews. All rights reserved

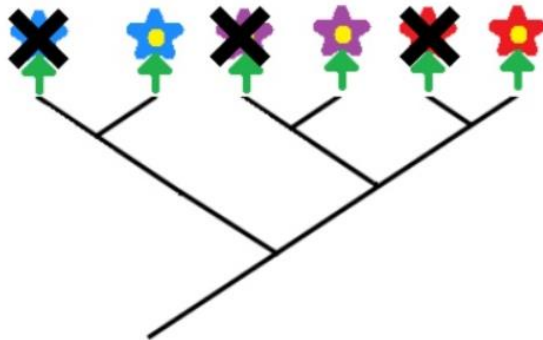
First published online as a Review in Advance on August 14, 2002

PHYLOGENIES AND COMMUNITY ECOLOGY

Campbell O. Webb¹, David D. Ackerly², Mark A. McPeck³,
and Michael J. Donoghue¹

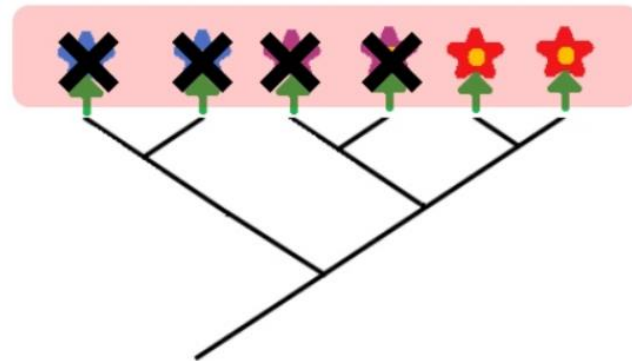
Overdispersion

Příčina: konkurenční
vyloučení, překročení
limitní podobnosti



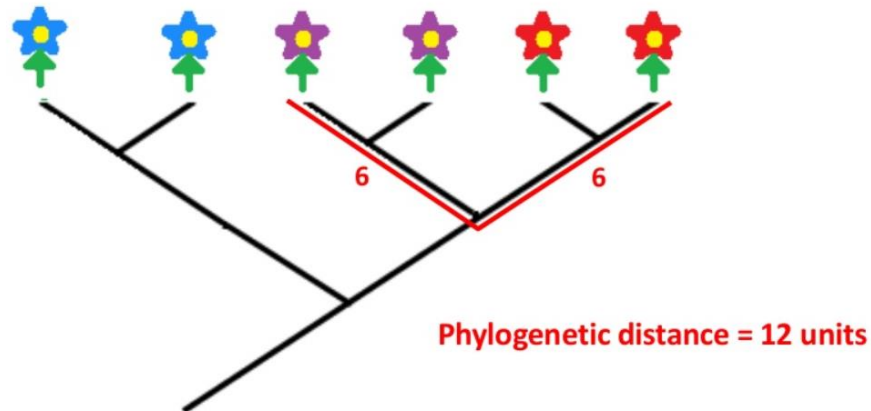
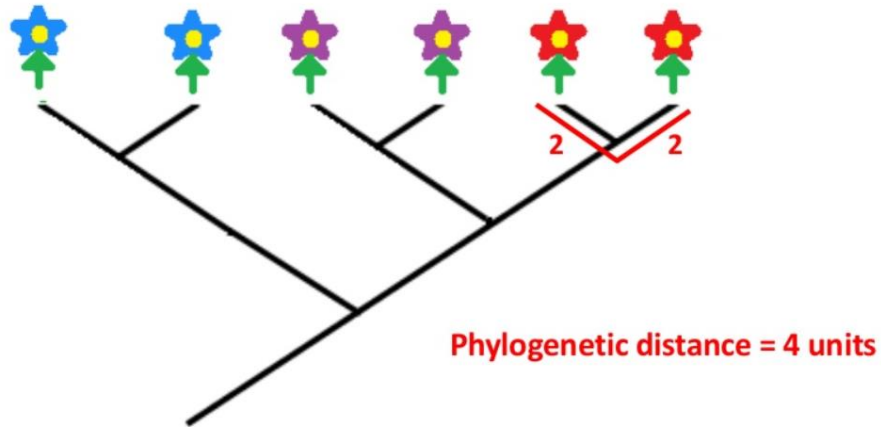
Clustering (underdispersion)

Příčina: výběr stanovištěm



Fylogenetická struktura společenstev

Fylogenetická vzdálenost dvou druhů ve společenstvu



Fylogenetická struktura společenstev

MPD – mean phylogenetic distance (Webb 2000)

Průměrná vzdálenost všech dvojic druhů daného společenstva na fylogenetickém stromu



fylogenetický strom
úplného regionálního
druhového zásobníku



společenstvo
s náhodnou
(random)
fylogenetickou
strukturou



společenstvo
se shlukovitou
(clustered)
fylogenetickou
strukturou



společenstvo
s rovnoměrnou
(overdispersed)
fylogenetickou
strukturou

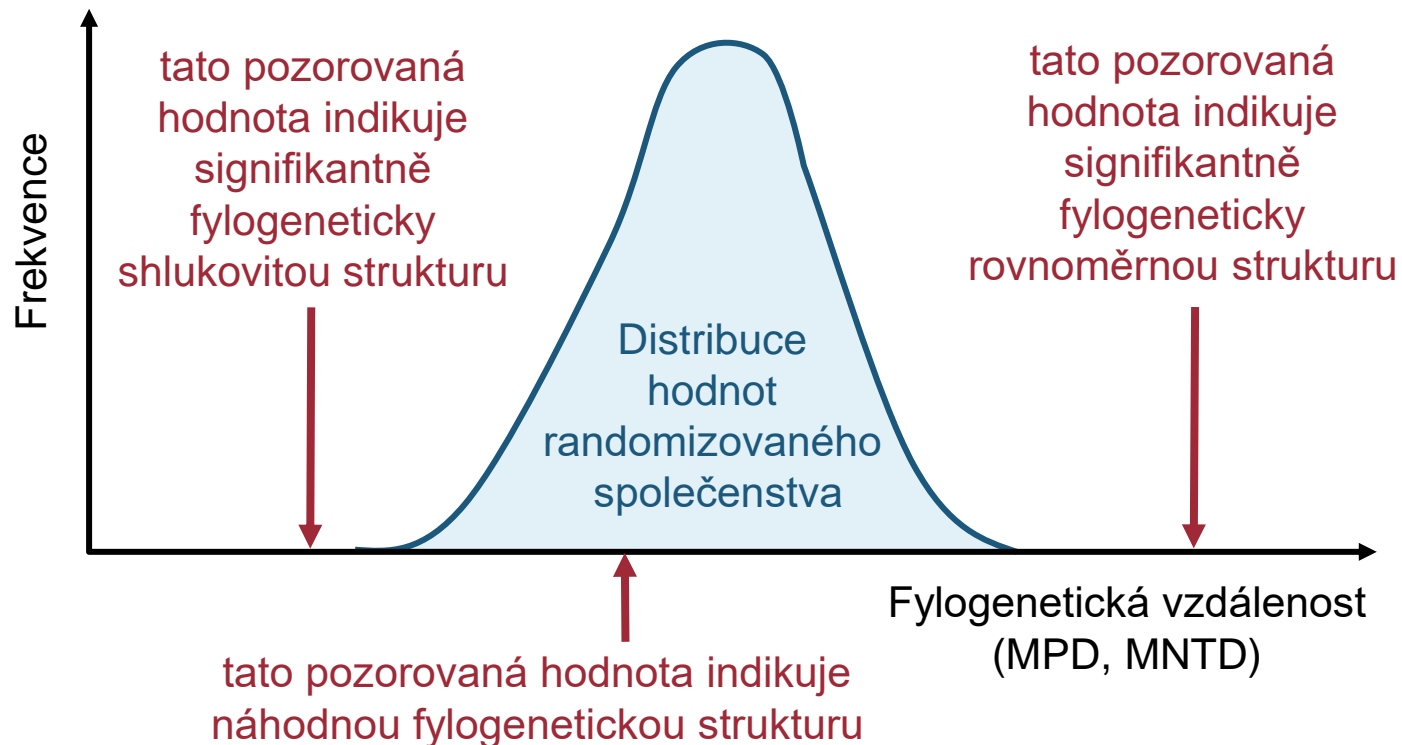
MNTD – mean nearest-taxon distance (Webb 2000)

Průměrná vzdálenost na fylogenetickém stromu od každého druhu daného společenstva k jeho nejbližšímu příbuznému druhu v daném společenstvu – měří fylogenetickou diverzitu na konci větví, tj. zpravidla kolem úrovně rodu

Fylogenetická struktura společenstev

Statistický test fylogenetické struktury společenstva

- Srovnání hodnot měřených ve skutečném společenstvu s hodnotami měřenými v mnoha randomizovaných společenstvech
- Při randomizaci se zamíchají (permutují) druhy na konci větví fylogenetického stromu
- R knihovna „picante“, Kembel et al., cran.r-project.org



Fylogenetická struktura společenstev

Příklad: typy rostlinných společenstev ČR

Aggregated Community Type	Vascular Plants (%)		
	Clustered	Random	Overdispersed
Cliffs, Screes and Walls	0	1 (25)	3 (75)
Alpine and Sub-alpine Vegetation	0	2 (100)	0
Aquatic Vegetation	0	3 (100)	0
Wetland and Riverine Vegetation	2 (17)	10 (83)	0
Spring and Mire Vegetation	0	5 (63)	3 (37)
Mesic and Wet, Nutrient-rich Grasslands	6 (86)	1 (14)	0
Mesic, Nutrient-poor Grasslands	1 (50)	1 (50)	0
Dry Grasslands and Steppes	4 (67)	2 (33)	0
Sand Grasslands	5 (100)	0	0
Vegetation of Saline Soils	1 (25)	3 (75)	0
Heathlands and Scrub	3 (38)	3 (38)	2 (24)
Forests	4 (20)	4 (20)	13 (60)
Ruderal and Weed Vegetation	5 (83)	1 (17)	0