

Úvod

Základy ekologie společenstev se neustále vyvíjejí (např. Cody a Diamond 1975, Proce et al. 1984, Strong et al. 1984a). Ve všeobecně známých ekologických učebnicích (např. Odum 1977, Pianka 1978, Ricklefs 1979) byla předkládána především dokonale propracovaná teorie mezidruhové konkurence, která slouží k vysvětlení mnoha stránek organizace ekologických společenstev. V přírodě však mohou být základem uspořádání, které je přičítáno mezidruhové konkurenci, jiné mechanismy (např. Lawton a Strong 1981). Nová ekologie se zejména od 80. let snaží čelit podobným nesrovnalostem a předkládá alternativní vysvětlení (např. Price 1984).

Podle Priceho (1984a) je velkým nebezpečím v ekologii společenstev univerzální aplikace jakékoli teorie. A právě teorie mezidruhové konkurence v minulosti sloužila k univerzálnímu vysvětlení mnoha stránek organizace ekologických společenstev (viz Jarošík 1987). Konkurenční teorie se však tak ocitla "ve světě snů, kde může být vysvětleno vše, ale platnost těchto vysvětlení nemůže být dostatečně ověřena" (Price 1984a).

V přednášce podáváme přehled hlavních teorií, které se zabývají organizačními silami společenstev v různých podmínkách a pro různé typy organismů. Zdůrazňujeme zejména důležitost heterogenity, variability a individuálních reakcí pro organizaci společenstev.

4.2. Podjednotky organizace společenstev

Ekologie společenstev nabízí vedle ekosystémů poslední, ale nejkomplexnější možnost podrobného pohledu na vzájemné vztahy organismů mezi sebou a vztahy s jejich fyzikálním prostředím. Společenstva a ekosystémy tak poskytují vzrušující možnost studia, protože představují pravděpodobně největší jednotky ekologické klasifikace, v nichž se dají vzájemné vztahy studovat dostatečně podrobně. Při studiu vyšších ekologických jednotek, biomů, je již zpravidla nutný systémový přístup (Price 1975).

Pro podrobnější analýzy je přitom možné společenstva rozdělit na zřetelné části, odlišitelné prostorově nebo časově. Složená společenstva (compound communities) jsou tvořena většinou dílčími společenstvy (component communities); jsou to soubory druhů spojené s nějakým mikroprostředím nebo zdrojem, který je chápán jako faktor prostředí, který je přímo využíván organismem a může potenciálně ovlivnit jeho zdatnost (fitness). Může jít např. o živnou rostlinu jako potravní zdroj či stromovou dutinu nebo opadanku jako mikroprostředí (Root 1973). Dílčí společenstvo může být tvořeno několika synuziemi (guild); to jsou skupiny druhů, které využívají některé zdroje podobným způsobem (Root 1967, viz také Jaksic 1981). Jsou to pravděpodobně nejmenší soubory druhových populací, které lze realisticky jako části společenstva studovat (Price 1975). Např. hmyz žijící na jedné rostlině můžeme rozdělit do několika synuzií: druhy žijící ve stonku, druhy živící se kořeny, druhy živící se semeny, druhy sbírající pyl a nektar apod. Dalšími příklady mohou být synuzie hmyzožravých ptáků (MacArthur 1972), synuzie pouštních ještěrek (Pianka 1978, 1980) atd. Takové synuzie jsou složeny z druhů, které jsou si ekologicky značně podobné a liší se pouze specializací na poněkud jinou část společného zdroje. Jinými slovy, druhy synuzie se liší pouze podél jednoho rozměru svých nik, např. pouze velikostí hmyzu, který je jejich kořistí. Synuzie jsou obvykle souvislé (spektrum zdrojů využívané jedním druhem hraničí těsně se spektrem zdrojů pro sousední druh) a mohou být ve skutečnosti objektivně definovány jako skupiny druhů,

oddělené od jiných podobných skupin rozdílem větším než je rozdíl mezi sousedními členy synuzie (Putman a Wratten 1984).

Studium společenstev, rozdělených na zřetelné podjednotky, umožňuje podrobně hodnotit požadavky jednotlivých druhů na využití zdrojů. Takové studie jsou dnes nejplodnějším přístupem k odhalení skutečné struktury společenstev. (viz např. Price et al. 1984). Pravidla, podle kterých se budou chovat např. ptačí synuzie (Lack 1971, Cody 1974), přitom nutně nejsou stejná jako pravidla např. pro mořské pobřežní organismy (Paine 1980), sladkovodní bezobratlé živočichy (Zaret 1980), tropické korálové ryby (Sale 1977) nebo parazity (Price 1980), přičemž každý systém se může iší od všech ostatních. Existuje proto naléhavá potřeba studia celé řady typů synuzií.

Nulová hypotéza

Každá teze, odvolávající se na strukturní a organizační síly ve společenstvu, musí uvažovat nulovou hypotézu jako alternativu a pokusit se o její zamítnutí. Je třeba identifikovat zdroje, studovat druhy, které je využívají, pokusit se odhadnout, které druhy interagují a které ne, a následně aplikovat testy, které mají schopnost rozlišovat mezi nulovou hypotézou a hypotézami alternativními.

Nulová hypotéza říká, že druhy reagují na využívané zdroje nezávisle jeden na druhém. V evolučním čase divergují ve využívání zdrojů pouze díky navzájem neslučitelným odpovědím k selekčním tlakům vyvolaným buď abiotickým prostředím, nebo využívanými zdroji. V ekologickém čase kolonizují druhy určité biotopy jednoduše proto, že podmínky jsou vhodné pro přežití a žijí všude tam, kde jsou pro ně vhodné autologické podmínky (Price 1984a).

Mezidruhová konkurence

Mezidruhová konkurence říká, že počet druhů ve společenstvu je dán soutěží o společně využívané zdroje navzájem si konkurujícími druhy. Společenstvo je tak nasyceno "balíkem" navzájem si konkurujících druhů, kde může nový druh vstoupit pouze konkurenčním vyloučením jiného druhu. Všeobecně známé starší ekologické učebnice (např. Odum 1971, Pianka 1978, Ricklefs 1979) používají mezidruhovou konkurenci jako důležité organizační síly společenstev a předkládají dokonale rozvinutou teorii tak, jako kdyby byla ověřena v přírodě. Dnes je však prokázáno, že:

3.a Konkurenční testy byly často metodicky nedostatečné (Connel 1980, Strong et al. 1984, Johnson et al. 1987);

3.b Základem uspořádání, které bylo přisuzováno výsledkům konkurence, mohou být jiné mechanismy (Lawton a Strong 1981, den Boer 1986, Kuno 1988, Rohde 1978, Beaver 1979, Price 1980, Brawn et al. 1987);

3.c Důkazy pro konkurenci chybějí v mnoha společenstvech (např. Rathcke 1976 a,b; Strong et al. 1979, Strong 1981, Price 1980, Kozár 1987, Fritz et al. 1987, den Boer 1985, Jermy 1985, Choat a Andrew 1986, Tokeshi 1986, Akimoto 1988). Navíc mnohá společenstva nebo jejich části jsou trvale nerovnovážná (např. Grime 1979, Connell 1979, Dayton 1971, Wiens 1974, Sale 1977, Price 1980, Lawton 1984).

Reálný svět totiž jasně ukazuje na nemožnost univerzální aplikace této teorie. Protože se podmínky pro každý organismus značně liší v každé oblasti, taková aplikace ignoruje vliv disperzní schopnosti druhů, odlišných zdrojů, různé generační doby organismů a různé doby dostupnosti zdrojů (Price 1984a). Pokud bereme v úvahu reálnou distribuci využívaných zdrojů, specifické typy zdrojů spolu s reakcí populací, které je využívají, dospíváme k závěru, že mezidruhovú konkurence je v mnoha přírodních společenstvech relativně nedůležitá.

Heterogenita zdrojů

Tato hypotéza tvrdí, že počet druhů ve společenstvu je pozitivně korelován s počtem zdrojů, hranice počtu druhů je dána počtem zdrojů a relativní hojnost druhů je určována relativní hojností zdrojů (Price 1984a). Heterogenita zdrojů má přitom různé formy v závislosti na typu zdrojů a typu druhů, které je využívají (např. Starý et al. 1985, Roskam a van Uffelen 1981, Price 1983, Fritz et al. 1987, Berenbaum 1978, 1981).

Když se zvyšuje heterogenita prostředí, je větší pravděpodobnost, že bude koexistovat více druhů, protože existuje více ekologických nik a žádný zdroj není dostatečně běžný, aby umožnil několika druhům vysoký stupeň dominance a následné vyloučení jiných druhů mezidruhovou konkurencí (viz např. Price 1970). Proto jestliže množství zdrojů ve společenstvu zůstane stále a srovnáme dvě společenstva, jedno s úzkým rozsahem zdrojů, ale s jejich velkou zásobou a druhé s širokým rozsahem zdrojů, ale relativně malým množstvím každého zdroje, můžeme předvídat velké množství jedinců, ale malé množství druhů v prvním a malé množství jedinců, které však náleží mnoha druhům, ve druhém společenstvu (obr. 1).

Proti předpokladu, že větší kvantita zdrojů způsobuje větší druhové bohatství přitom existuje řada důkazů z teoretických studií, rostlinných a živočišných společenstev. Rosenzweigův (1971) model ukázal, že zvětšování zdroje snižuje stabilitu v systému s dvěma druhy a zvyšuje pravděpodobnost vymření jednoho z druhů. Podobný výsledek získal v konkurenčním modelu i Riebesell (1974). Patrick a Strawbridge (1963) tvrdí, že dominantní druhy jsou často charakteristické pro flóru, která má přebytek živin, světla nebo vody. Např. lesy mírného pásu mají v půdě zásobu rezervních živin a v jejich složení dominuje jeden nebo dva druhy, zatímco tropické lesy na laterických půdách s velmi chudým zastoupením živin jsou tvořeny mnoha druhy. Woodwellova (1974) studie naznačuje, že při malé zásobě živin dochází k větší segregaci nik mezi druhy. Terborgh (1973) tvrdí, že velký počet druhů rostlin v pouštích Severní Ameriky je důsledkem rozmanitých způsobů, které si rostliny osvojily, aby si mezi sebou rozdělily zásoby vody. Nepředvídatelnost srážek v průběhu roku značně zvyšuje počet životních forem rostlin (ex Pianka 1978). Hnojivo aplikované na úhoru vede ke snížení druhové pestrosti a vyrovnanosti společenstva (Stephenson 1973, Pyšek a Pyšek 1987, Pyšek a Lepš 1991) a méně úrodné půdy mají často více druhů rostlin než půdy úrodné (Yoda et al. 1963, Hyder a Barrett 1986). Podobný účinek má často znečištění (Patrick 1963, Wilhm a Dorris 1968, Harman 1972, Jarošík 1983), neboť dojde k uložení velkého

množství látek jednoho typu. V živočišných společenstvech Karr (1975) vysvětlil větší množství ptačích druhů v tropických lesích ve srovnání s lesy mírného pásu rovněž převážně na základě zdrojů. Jako jednu z hlavních příčin většího množství druhů v tropech uvádí potravní zdroje, specifické velké druhy hmyzu a velké druhy ovoce vyskytující se pouze v tropech, na něž se váží specializované druhy tropických ptáků. MacArthur a MacArthur (1961) prokázali nezávisle na různých kontinentech jasný pozitivní vztah mezi druhovou rozmanitostí ptáků a rozmanitostí listových pater a řada autorů (Thompson a Price 1977, Lawton a Schröder 1977, Neuvonen a Niemela 1981, Moran 1980, Fowler 1985, Leather 1986) v synuziích fytofágů nebo jejich parazitoidů poukázala na důležitou roli fenotypové heterogenity, mající např. formu různé architektury rostlin (obr. 2).

Zdá se tedy, že v mnoha typech společenstev často existuje pozitivní a relativně jednoduchý vztah mezi počtem zdrojů a počtem přítomných druhů.

Velikost ostrova nebo zdroje

Tato hypotéza vysvětluje rozdíly v počtu druhů ve společenstvu v klasické podobě rovnovážné teorie ostrovní biogeografie působením samotné velikosti plochy ostrova (MacArthur a Wilson 1963, 1967). Plocha jako taková má přímý a pozitivní vliv na počet druhů ve společenstvu, protože větší ostrov má větší pravděpodobnost získat kolonisty, kteří budou přežívat déle, neboť větší populace na větších ostrovech mají menší pravděpodobnost vymření vlivem mezidruhové konkurence, přirozených nepřátel nebo náhodných příčin (obr. 3 a 4).

Hypotéza o velikosti ostrova či zcela obecně, jakéhokoli zdroje (obr. 5), zároveň předvídá, které druhy se budou vyskytovat ve společenstvu. Druhy se liší kolonizační schopností, a proto nejmenší ostrovy nebo zdroje mohou být nalezeny pouze druhy s nejvyšší kolonizační schopností, zatímco velké plochy mohou obsahovat i druhy s malou kolonizační schopností (viz např. Opler 1974).

Ačkoli uspořádání předpovídané ostrovní teorii o ploše jako takové bylo mnohokrát pozorováno (např. Simberloff 1978, Connor a McCoy 1979, Strong 1979, Price 1980, Rey 1981, Claridge a Wilson 1981, Dickerson a Robinson 1986, Brown a Dinsmore 1988, Blake a Karr 1987, Pyšek a Liška 1991), může být vysvětleno jednodušším způsobem. Je pravděpodobné, že plocha je korelovaná s rozmanitostí zdrojů (např. Fowler a Lawton 1982); v tom případě platí hypotéza o heterogenitě zdrojů (4.5.). Nebo větší plochy představují větší "terč" a "sbírají" tudíž větší množství kolonizujících druhů, a tak akumulují za časovou jednotku více druhů. Tato pasivní sběrná hypotéza, definovaná Connorem a McCoyem (1979), nepředpokládá žádné interakce mezi druhy. Maximální množství druhů na ostrově je podle ní definováno nikoli mezidruhovými interakcemi, ale počtem druhů v okolí, ze kterého je možné kolonizovat ostrov nebo obecně jakýkoli zdroj (hypotéza o vyčerpání druhového "poolu" - Lawton a Strong 1981, viz 4.7.).

Máme tudíž tři hypotézy vztahující se k velikosti ostrova nebo využitelného zdroje (Connor a McCoy 1979): hypotézu o ploše jako takové (4.6.a), hypotézu o rozmanitosti zdrojů na biotopu (4.6.b) a pasivní sběrnou

hypotézu (4.6.c). Hypotéza o rozmanitosti zdrojů na biotopu je přesvědčivě dokumentována Stevensem (1986). Pasivní sběrná hypotéza je pro vztah mezi druhy a plochou nulovou hypotézou (4.3.)

4.7. Časová hypotéza

Tato hypotéza vysvětluje rozdíly v počtu druhů ve společenstvech vlivem času, v jehož důsledku je více druhů na dlouho existujících plochách nebo zdrojích a méně druhů na relativně mladých plochách nebo zdrojích. Tato hypotéza byla nejčastěji aplikována v evolučním čase, počínaje Southwoodovou (1961) studií, která ukázala, že stromy s více fosilními záznamy z Velké Británie hostí více druhů hmyzu než stromy evolučně mladší (obr. 6). Southwood (1960a,b) tvrdí, že právě tak jako delší vystavení insekticidům zvýší vývoj rezistence, tak i delší vystavení stromů působení hmyzu zvýší pravděpodobnost, že rezistence stromů bude překonána a strom získá nového fytofága. Wilson (1969) (obr. 7) rovněž zahrnul evoluční čas jako nezbytnou složku pro vzrůst počtu druhů ve společenstvu, přičemž tvrdí, že rovnovážný počet druhů vzrůstá během koevoluce, protože se druhy navzájem adaptují k účinnější koexistenci.

V Southwoodově scénáři se neuznává žádná hranice pro přírůstek druhů, takže pravděpodobně v každém dalším časovém úseku dojde k akumulaci dalších druhů. Druhy přitom kolonizují zdroj nezávisle. Tento názor představuje podle Priceho (1984a) nekonkurenční pohled na evoluční časovou hypotézu (4.7.a). Wilsonův scénář bere v úvahu mezidruhovou konkurenci jako faktor stanovující horní hranici počtu druhů ve společenstvu. Tento typ časové hypotézy představuje podle Priceho (1984a) konkurenční pohled na evoluční časovou hypotézu (4.7.b) .

Evoluční konkurenční časová hypotéza odpovídá hypotéze o expanzi zdrojů (4.7.b.a) (Whittaker 1969, 1977, Whittaker a Woodwell 1972), podle níž se jak kvantita zdrojů, tak i poměr nik (a tudíž i počet druhů) může měnit v průběhu evoluce. Po ustanovení evoluční rovnováhy evoluční konkurenční časová hypotéza odpovídá rovněž hypotéze o ekologické saturaci (4.7.b.b) (Raup 1972, MacArthur 1972, May 1973, 1981, Hutchinson 1978, Gould 1981), která tvrdí, že zatímco "herci" - druhy, řády nebo i kmeny - vstupují a odcházejí z ekologického jeviště, celkové množství "rolí" - počet nik - zůstává přibližně stálý (Strong et al. 1984). Mezidruhová konkurence podle této hypotézy zabraňuje koexistenci více než určitého (a přibližně stálého) počtu druhů na konečné zásobě zdrojů; pokud se vyvine nový druh, jiný je vyloučen konkurencí a vymírá.

Pro evoluci fytofágních hmyzích synuzií, na základě jejichž výzkumu byla evoluční časová hypotéza formulována, přitom dostupné údaje dovolují zamítnout evoluční konkurenční časovou hypotézu (Strong et al. 1984) a podpořit nekonkurenční evoluční časovou hypotézu. Počet řádů a hlavních podřádů fytofágního hmyzu, a tudíž pravděpodobně i počet druhů, v geologickém čase neustále roste. Současná společenstva fytofágního hmyzu nejsou příliš ovlivněna mezidruhovou konkurencí (viz Jarošík 1987) a v minulosti se pravděpodobně chovala podobným způsobem. Údaje tak naznačují, že může koexistovat více druhů na přibližně stejném počtu zdrojů, a tím podporují hypotézu, že druhové bohatství fytofágního hmyzu není vážně omezeno mezidruhovou konkurencí. Zřejmým závěrem je, že většina současných synuzií fytofágního hmyzu je nenasycena druhy; není

důvod, proč by se v dlouhodobých časových měřících nemělo vyvinout více druhů dělicích se o existující zdroje.

S nekonkurenční evoluční časovou hypotézou tak souvisí hypotéza o vyčerpání zásobního "poolu" druhů (4.7.a.a), navržená Lawtonem a Strongem (1981) rovněž na základě studia společenstev fytofágního hmyzu. Podle této hypotézy nejsou v průběhu času vyčerpány zdroje, ale zásobní "pool" potenciálních kolonistů; na rostlinách přitom zůstává mnoho prázdných nik. Jinými slovy, analogicky ke konkurenční evoluční časové hypotéze o ekologické saturaci, chybí nikoli dobré role, ale vhodní herci (Hutchinson 1965).

Dobré důkazy existence "prázdných nik" mohou být nalezeny v řadě fytofágních synuzií. Např. většina rostlin čeledi Apiaceae (=Umbelifereae) je napadána motýly z čeledi Papilionidae a mouchami z čeledi Agromyzidae, ale v rámci blízkce příbuzných rostlin lze vždy rovněž nalézt rostlinné druhy, které napadány nejsou (Slansky 1973, Lawton a Price 1979). Pro taxonomicky blízkce příbuzné rostliny lze také snadno nalézt rostlinné části, které na určitém druhu nejsou fytofágy nikdy exploatovány, ale jsou využívány na jiném, blízkce příbuzném druhu. Přitom nenapadené části rostlin jednotlivých druhů kolísají náhodným způsobem. Rovněž srovnání regionálních faun (např. Turnipseed a Kogan 1976) z v různých geografických oblastí (Lawton 1982) ukazuje, že v různých oblastech využívají stejné zdroje velmi různé počty fytofágních druhů, a že existují nepřekonatelné rozdíly ve způsobech využití zdrojů v různých oblastech (obr. 8 a 9). V mnoha případech neexistuje otázka "druhového balení" (Schoener 1986, MacNally a Doolan 1986) na omezeném souboru zdrojů, která je obvykle uvažována v konkurenční teorii (4.4.). Jednotlivé druhy spíše představují body na rozsáhlé matici zdrojů, která by mohla uživit přinejmenším o řád vyšší počet koexistujících druhů (Price 1984a).

Bylo by rozhodně nelogické v těchto případech aplikovat evoluční konkurenční časovou hypotézu po ustanovení evoluční rovnováhy, tedy hypotézu o ekologické saturaci. Některé rozdíly ve využití zdrojů na různých, blízkce příbuzných rostlinách nebo stejných družích rostlin v různých geografických oblastech mohou být vysvětleny působením přirozených nepřátel (viz 4.8.). Nejjednodušším vysvětlením je však nekonkurenční evoluční časová hypotéza o vyčerpání "poolu" druhů schopných kolonizovat tyto zdroje. Většina hmyzích druhů z regionálního "poolu" má totiž nesmírně malou pravděpodobnost, že bude někdy schopna překonat biochemické, fyziologické a další obranné mechanismy rostliny a regionální "pool" potenciálních kolonistů je proto v průběhu času poměrně rychle vyčerpán.

Strong (1974a,b) kritizoval evoluční časové hypotézy poté, co prokázal, že data použitá Southwoodem pro stromy na britských ostrovech korelují lépe se současným geografickým rozšířením stromů než s rozšířením v evolučním čase (tj. časem dostupným pro kolonizaci) a jsou proto lépe vysvětlitelná hypotézou o velikosti ostrova nebo zdroje (4.6.). Birks (1980), který použil lepší metody pro odhad doby, po kterou se stromy vyskytují na britských ostrovech, však potvrdil oprávněnost Southwoodovy hypotézy.

Podle Price (1984b) je třeba při bližší analýze evolučních časových hypotéz a hypotézy o velikosti ostrova nebo zdroje vzít v úvahu dva základně odlišné typy druhů - specializované a nespecializované fytofágy.

Specializované druhy kolonizovaly stromy díky specifickým evolučním změnám, umožňujícím překonání obranné bariéry hostitele, které byly doprovázené následnou reprodukční izolací a speciací; nespecializovaní fytofágové přidali nový hostitelský druh do svého potravního spektra bez evolučních změn. Podle Price (1984b)

by byla cenná nová analýza Southwoodových dat o britských stromech při použití Strongovy metody, ale při rozlišení specializovaných a nespecializovaných fytofágů. Mohli bychom očekávat, že specializované druhy budou korelovat lépe s abundancí stromů v evolučním čase (nikoli však nezbytně s fosilní abundancí užitou Southwoodem a Strongem díky problémům s fosilními záznamy; viz Strong 1974a) a nespecializované druhy lépe s jejich současnou abundancí.

Podle Price (1984a,b) je proto vhodné rozlišit evoluční časové hypotézy od ekologické časové hypotézy (6.c), protože nespecializovaní fytofágové dosahují spíše rovnováhy díky jednoduchým vztahům mezi kolonizací a vymíráním v ekologickém čase, zatímco specializovaní fytofágové spíše rovnováhy v evolučním čase.

Přirození nepřátelé

Paine (1966, 1969) použil jako první pro označení přirozeného nepřitele, který hraje centrální roli v organizaci společenstva, termín "klíčový druh" (obr. 10). Po dravé hvězdici *Pisaster ochraceus* byla zjištěna podobná role např. u juvenilních krabů *Carcinus maenas* (Jensen a Jensen 1985) a dravých mravenců *Solenopsis geminata* (Risch a Carroll 1982).

Hypotéza o vlivu přirozených nepřátel vytvořená na základě těchto experimentů s "klíčovými druhy" předpokládá, že vrcholní predátoři mohou zvyšovat druhovou rozmanitost (např. Robinson a Edgemon 1989) a v obecnější podobě (např. Price 1984a) přichází s tezí, že přirození nepřátelé, tj. obecně predátoři, paraziti, parazitoidi a choroby, hrají organizační roli ve společenstvu tím, že udržují jednotlivé druhy své kořisti na tak nízké populační úrovni, že se pro ně zdroje nestávají limitujícím činitelem (4.8.a). Dnes je však zřejmé, že v mnoha typech reálných společenstev působení přirozených nepřátel ovlivňuje strukturu společenstev méně jednoznačným způsobem (Jackson a Kaufman 1987, Peckarsky 1985, Fairweather 1985, Sinclair 1985, Thorp 1986, Begon et al. 1986).

Je rovněž zřejmé, že ani Browerovo (1958) pozorování, vedoucí k hypotéze, podle které predátoři mohou limitovat podobnost mezi druhy kořisti (4.8.b), neplatí ve všech společenstvech (Waring a Price 1989, Hawkins a Gagné 1989, Akimoto 1988). V řadě společenstev však přirození nepřátelé skutečně působí divergenci sympatrických druhů kořisti (Ricklefs a O'Rourke 1975, Otte a Joern 1977). Potrava druhu, který je kořistí, je přitom omezena na takový potravní zdroj, na kterém je nejefektivnější ochrana proti nepříteli. Askew (1961) zjistil, že divergence tvaru hálek u blízce příbuzných koexistujících hálkotvorných druhů je výsledkem selekčního tlaku parazitických blanokřídlých, a Gilbert (1975) vysvětlil podobné rozdíly, tentokrát ve tvarech listů koexistujících rostlin rodu *Passiflora*, vlivem žiru housenek motýlů z čeledi *Heliconiidae* (obr. 11). Počet koexistujících hálkotvorných druhů a tvar hálek v prvním případě a počet rostlinných druhů a tvar listů ve druhém případě jsou tak určovány vyšší trofickou úrovní.

S hypotézami o vlivu biologických nepřátel na strukturu společenstva těsně souvisí také pojetí diferenciálního vlivu přirozeného nepřitele na různé hostitelské druhy (4.8.c) (Price 1984a,b) a pojetí přirozených nepřátel jako

účinných regulátorů struktury rostlinných společenstev (7.8.d) (Lee a Inman 1975, O'Neill 1976, Collins et al. 1976, Kitchell et al. 1979, O'Neill a Reichle 1980).

Veliký potenciál z hlediska organizace společenstva může totiž mít, získá-li určitý druh přirozeného nepřítele, který je pro daný druh méně zhoubný než pro příbuzný druh konkurenční, protože kdykoli má přirozený nepřítel diferenciální vliv na různé hostitelské druhy, existuje značná pravděpodobnost, že ovlivní jejich vzájemné rozšíření (Price et al. 1988). Příklady mohou být nalezeny v ptačích synuziích (Warner 1968, Lack 1954, Barbehenn 1969, Cornell 1974), synuziích savců (Nelson a Smith 1980), společenstvech fytofágního hmyzu a jejich hostitelských rostlin (Burdon a Chilvers 1974, Morrow 1977, Morrow a La Marche 1978, Bentley a Whittaker 1979, Bentley et al. 1980, Holmes 1979), ve vztazích mezi rostlinami a savým hmyzem jako vektorem rostlinných chorob (Price 1984b) a modelech vlivu šíření infekčních chorob na koexistenci druhů (Holt a Pickering 1985). Vynikajícím (a jedním z prvních) příkladů diferenciálního vlivu přirozeného nepřítele je práce Parka (1948), který prokázal změnu v konkurenčním vztahu mezi potěmnicí *Tribolium castaneum* a *T. confusum* vlivem parazitického prvoka *Adelina tribolii*. Analogicky Parkovu laboratornímu pokusu prokázal Feener (1981) stejnou změnu v konkurenční nadřazenosti ve volné přírodě, a to mezi mravenci *Solenopsis texana* a *Pheidole dentata* vlivem parazitické mouchy *Apocephalus feeneri*.

Přirození nepřátelé rovněž mohou, v pojetí regulátorů struktury rostlinných společenstev, působit významné zvýšení rostlinné produktivity prodloužením růstu rostliny a oddálením jejího stárnutí (Chew 1974, Dyer a Bokhari 1976, McNaughton 1976, 1979) a ovlivňovat kvalitu jedinců ve společenstvu (např. Price 1984b). Tyto jevy jsou podle Priceho (1984b) hlavním typem kolísání ekosystémů zvažovaných Loucksem (1970), které ovlivňují rostlinnou sukcesí, druhovou rozmanitost a primární produktivitu. Mattson a Addy (1975) názorně ukázali, jak může působit regulačním způsobem fytofágní hmyz v lesním společenstvu. Se změnami podmínek ve vztahu mezi hostitelem a rostlinou fytofág reaguje tak, že působí jako negativní zpětná vazba nejen na hostitelskou rostlinu, ale i na jiné složky ekosystému. Lesní škůdci tak ve skutečnosti často hrají důležitou roli při udržování relativně vysoké primární produkce a koloběhu živin. Vztahy mezi hostitelskými rostlinami a jejich fytofágními konzumenty se přitom značně mění podle věku rostliny a vliv fytofágů může mít postupně formy komensalismu (+,0), parazitismu (+,-) a opačné formy komensalismu (0,+). Peterman (1978) tak při použití pojetí přirozených nepřátel jako regulátorů rostlinných společenstev byl v lesním společenstvu dokonce schopen prokázat, že kůrovec *Dendroctonus ponderosae* působí spíše optimalizaci v dlouhodobé produkci borovice (*Pinus contorta* var. *latifolia*) než jako škůdce.

4.9. Závěr

Ačkoli existuje mnoho hypotéz o uspořádání společenstev, v ekologické literatuře převažovala tendence vždy experimentálně testovat pouze jedinou. Dnes je však jasné, že otázka by nikdy neměla být položena tak, zda platí ta či ona hypotéza, ale která hypotéza z celého souboru hypotéz má nejdůležitější vliv za definovaných podmínek a jak spolu jednotlivé vlivy interagují (např. Kotler a Holt 1989, Polis a Mc Cornick 1986, Wilbur 1987, Tilman 1986, Tokeshi a Townsend 1987, Fritz et al. 1986, Menge et al. 1986). Je třeba vyvíjet testovatelné teorie, rychle je ověřovat a publikovat rovněž zdůvodněné negativní výsledky (např. Dritschilo a Erwin 1982,

Murray et al. 1987, Jarošík 1991a,b). Tímto způsobem jde rychle rozeznávat produktivní směry výzkumu a vyhýbat se neproduktivním.

Podle Priceho et al. (1984) se mnoho vědců cítilo povinno vysvětlit své výsledky v souladu s nějakou teorií organizace ekologických společenstev, nikoli však testovat platnost teorie. Jakmile byla vytvořena teorie, badatelé usilovali o její potvrzení. Mnohem zdravější vědecký přístup by ovšem býval věnovat stejné úsilí testování její platnosti (Popper 1962). Dnešní ekologie společenstev však proto nežádá méně teorie, ale teorii nedogmatickou (Bartholomew 1982) a nestranný přístup k ní (Loehle 1987). Teorie v ekologii zůstává plodná a má heuristickou hodnotu.

Literatura

- Akimoto,S., *Oecologia*, 75: 44, 1988.
- Askew,R.R., *Trans. Soc. Br. Entomol.*, 14: 237, 1961.
- Barbehenn,K.R., *Biotropica*, 1: 29, 1969.
- Bartholomew,G.A., *Am. Zool.*, 22: 227, 1982.
- Beaver,R.A., *Nature*, 281: 139, 1979.
- Begon,M.,Harper,J.L.,Townsend,C.R., *Ecology*. Blackwell, Oxford, 1986. Bentley,S.,Whittaker,J.B., *J. Ecol.*, 67: 79, 1979.
- Bentley,S.,Whittaker,J.B.,Malloch,A.J.C., *J. Ecol.*, 68: 671, 1980. Berenbaum,M., *Science*, 201: 532, 1978.
- Berenbaum,M., *Ecology*, 62: 1254, 1981.
- Birks,H.J.B., *Am. Nat.*, 115: 600, 1980.
- Blake,J.G., Karr, J.R., *Ecology*, 68: 1724, 1987.
- Boer,P.J.den, *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, 23: 259, 1985.
- Boer,P.J.den, *Tree*, 1: 25, 1986.
- Brawn,J.D.,Boecklen,W.J.,Balda,R.P., *Oecologia*, 72: 348, 1987.
- Brower,L.P., *Am. Nat.*, 92: 183, 1958. Brown,M.,Dinsmore J.J., *Oecologia*, 75: 426, 1988.
- Burdon,J.J., Chilvers G.A., *Aust. J. Bot.*, 22: 103, 1974.
- Chew,R.M., *J. Sci.*, 74: 359, 1974.
- Choat,J.H.,Andrew,N.L., *Oecologia*, 68: 387, 1986.
- Claridge,M.F.,Wilson,M.R., *Ecol. Entomol.*, 6: 217, 1981.
- Collins,N.C.,Mitchell,R.,Wiegert,R.G, *Ecology*, 57: 1221, 1976.
- Connell,J.H., *Symp. Br. Ecol. Soc.*, 20: 141, 1979.
- Connell,J.H., *Oikos*, 35: 131, 1980.
- Connor,E.F.,McCoy,E.D., *Am. Nat.*, 113: 791, 1979.
- Cornell,H., *Am. Nat.*, 108: 880, 1974.
- Dayton,P.K., *Ecol. Monogr.*, 41: 351, 1971.
- Dickerson,J.E.,Robinson,J.V., *Oecologia*, 71: 12, 1986.
- Dritschilo,W.,Erwin,T.L., *Ecology*, 63: 900, 1982.

- Dyer, M.I., Bokhari, U.G., *Ecology*, 57: 762, 1976.
- Fairweather, P.G., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 89: 38, 1985.
- Feener, D.H., *Science*, 214: 815, 1981.
- Fowler, S.W., *Ecol. Entomol.*, 10: 159, 1985. Fowler, S.W., Lawton, J.H., *Ecol. Entomol.*, 7: 257, 1982.
- Fritz, R.S., Gaud, W.S., Sacchi, C.F., Price, P.W., *Oecologia*, 72: 577, 1987.
- Fritz, R.S., Sacchi, C.F., Price, P.W., *Ecology*, 67: 1608, 1986.
- Gilbert, L.E., in Gilbert, L.E., Raven, R.H. (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. Texas Press, Austin, 1975.
- Gould, S.J., in May, R.M. (edit.), *Theoretical Ecology*. Blackwell, Oxford, 1981.
- Grime, J.P., *Plant Strategies and Vegetation Processes*, Wiley-Interscience, London, 1979.
- Harman, W.N., *Ecology*, 53: 271, 1972.
- Hawkins, B.A., Gagné, R.J., *Oecologia*, 81: 75, 1989.
- Holmes, J.C., in Nickol, B.B. (edit.), *Host-Parasite Interfaces*. Academic Press, New York, 1979.
- Holt, R.D., Pickering, J., *Am. Nat.*, 126: 196, 1985.
- Hutchinson, G.E., *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale Univ. Press, New Haven, 1965.
- Hutchinson, G.E., *An Introduction to Population Ecology*. Yale Univ. Press, New Haven, 1978.
- Hyder, M.B., Barrett, G.W., *Ohio J. Sci.*, 86: 10, 1986.
- Jackson, J.B.C., Kaufman, K.W. *Science*, 235: 687, 1987.
- Jarošík, V., *Věst. čs. Společ. Zool.*, 47: 215, 1983.
- Jarošík, V., *Biol. listy*, 52: 109, 1987.
- Jarošík, V., *Acta Ent. Bohemoslov.*, v tisku, 1991a.
- Jarošík, V., *Acta Ent. Bohemoslov.*, v tisku, 1991b.
- Jensen, K.T., Jensen, J.N., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 89: 157, 1985.
- Jermy, T., *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, 23: 275, 1985.
- Johnson, D.M., Pierce, C.L., Martin, T.H., Watson, C.N., Bohanan, R.E., *Ecology*, 68: 1459, 1987.
- Karr, J.R., in Medina, E. (edit.), *Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. Springer, New York, 1975.
- Kitchell, J.F., O'Neill, R.V., Webb, D., Gallepp, G.W., Bartell, S.M., Koonce, J.F., Ausmus, B.S., *Bio-Science*, 29: 28, 1979.
- Kotler, B.P., Holt, R.D., *Oikos*, 54: 256, 1989.
- Kozár, F., *Oecologia*, 73: 99, 1987.
- Kuno, E., *Res. Pop. Ecol.*, 30: 69, 1988.
- Lack, D., *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon, Oxford, 1954.
- Lawton, J.H., *J. Anim. Ecol.*, 51: 573, 1982.
- Lawton, J.H., in Price, P.W., Slobodchikoff, C.N., Gaud, W.S. (eds.), *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. Wiley-Interscience, New York, 1984.
- Lawton, J.H., Price, P.W., *J. Anim. Ecol.*, 48: 619, 1979.
- Lawton, J.H., Schröder, D., *Nature*, 265: 137, 1977.
- Lawton, J.H., Strong, D.R., *Am. Nat.*, 118: 317, 1981.
- Leather, S.R., *J. Anim. Ecol.*, 55: 841, 1986.
- Lee, J.J., Inman, D.L., *Ecology*, 56: 1455, 1975.

Loehle,C., Quart. Rev. Biol., 62: 397, 1987.

Loucks,O.L., Am. Zool., 10: 17, 1970.

MacArthur,R.H., Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Harper and Row, New York, 1972.

MacArthur,R.H.,MacArthur,J.W., Ecology, 42: 594, 1961.

MacArthur,R.H.,Wilson,E.O., Evolution, 17: 373, 1963.

MacArthur,R.H.,Wilson,E.O., The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, 1967.

MacNally,R.C.,Doolan,J.M., Oikos, 47: 33, 1986.

Mattson,W.J.,Addy,N.D., Science, 190: 515, 1975.

May,R.M., Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, 1973.

May,R.M., in May,R.M. (edit.), Theoretical Ecology. Blackwell, Oxford, 1981.

McNaughton,S.J., Science, 191: 92, 1976.

McNaughton,S.J., Am. Nat., 113: 691, 1979.

Menge,B.A.,Lubchenco,J.,Gaines,S.D.,Ashkenas,L.R., Oecologia, 71: 75, 1986.

Moran,V.C., Ecol. Entomol., 5: 153, 1980.

Morrow,P.A., in Mattson,W.J. (edit.), The Role of Arthropods in Forest Ecosystems. Springer, New York, 1977.

Morrow,P.A.,LaMarche,V.C., Science, 201: 1244, 1978.

Murray,K.G., Feinsinger,P., Busby,W.H., Linhart,Y.B., Beach,J.H., Kinsman,S., Ecology, 68: 1283, 1987.

Nelson,B.C.,Smith,C.R., in Traub,R.,Starcke,M. (edits.), Fleas. Balkema, Rotterdam, 1980.

Neuvonen,S.,Niemela,P., Oecologia, 51: 364, 1981.

Odum,E.P., Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia, 1971.

O'Neil,R.V., Ecology, 57: 1244, 1976.

O'Neill,R.V.,Reichle,D.E., in Waring,R.H. (edit.), Forests: Fresh Perspectives from Ecosystem Analysis. Oregon State Univ. Press, Corvallis, 1980.

Opler,M.A., Am. Sci., 62: 67, 1974.

Otte,D.,Joern,A., Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 128: 89, 1977.

Paine,R.T., Am. Nat., 100: 66, 1966.

Paine,R.T., Ecology, 50: 950, 1969.

Park,T., Ecol. Monogr., 18: 265, 1948.

Patrick,R., Ann. N.Y. Acad. Sci. U.S., 108: 353, 1963.

Patrick,R., Strawbridge,D., Am. Nat., 97: 51, 1963.

Peckarsky,B.L., Can. J. Zool., 63: 1519, 1985.

Perring,F.H.,Walters,S.M. (edits.), Atlas of the British Flora. Nelson, London, 1962. Peterman,R.M., in Kibbee,D.L.,Berryman,A.A.,Amman,G.D.,Stark,R.V. (edits.), Theory and Practice of Mountain Pine Beetle Management in Lodgepole Pine Forests. Idaho Univ. Press, Moscow, 1978.

Pianka,E.R., Evolutionary Ecology. Harper and Row, New York, 1978.

Polis,G.A.,McCormick,S.J., J. Anim. Ecol., 55: 59, 1986.

Popper,K., The Logic and Scientific Theory. Harper and Row, New York, 1962. Price,P.W., Ecology, 51: 445, 1970.

Price,P.W., Evolutionary Biology of Parasites. Princeton Univ. Press, Princeton, 1980.

Price,P.W., in Denno,R.F.,McClure,M.S. (edits.), Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, New York, 1983.

- Price,P.W., in Price,P.W., Slobodchikoff,C.N., Gaud,W.S. (eds.), *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. Wiley-Interscience, New York, 1984a.
- Price,P.W., *Insect Ecology*. Wiley-Interscience, New York, 1984b.
- Price,P.W.,Gaud,W.S.,Slobodchikoff,C.N., in Price,P.W., Slobodchikoff,C.N., Gaud,W.S. (eds.), *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. Wiley-Interscience, New York, 1984.
- Price,P.W.,Westoby,M.,Rice,B., *Am. Nat.*, 131: 544, 1988.
- Pyšek,P., Lepš,J., *Journal of Vegetation Science*, 1991, v tisku.
- Pyšek,P., Liška,J., *Arctic & Alpine Res.*, 1991, v tisku.
- Pyšek,P., Pyšek,A., *Folia Geobot. Phytotax.*, 22: 225, 1987. Rathcke,B.J., *Am. Midl. Nat.*, 99: 98, 1976a.
- Rathcke,B.J., *Ecology*, 57: 76, 1976b.
- Raup,D.M., *Science*, 177: 1065, 1972.
- Rey,J.R., *Ecol. Monogr.*, 51: 237, 1981.
- Ricklefs,R.E., *Ecology*. Chiron, Newton, 1979.
- Ricklefs,R.E.,O'Rourke,K., *Evolution*, 29: 313, 1975.
- Riebesell,J.F., *Ecology*, 55:183, 1974.
- Risch,S.J.,Carroll,C.R., *Ecology*, 63: 1979, 1982.
- Robinson,J.J.,Edgemon,M.A., *Oecologia*, 79: 150, 1989.
- Rohde,K., *Marine Biol.*, 47: 125, 1978.
- Rosenzweig,M.L., *Science*, 171: 385, 1971.
- Roskam,J.C.,Uffelen,G.A.van, *Neth. J. Zool.*, 31: 533, 1981.
- Sale,P.F., *Am. Nat.*, 11: 337, 1977.
- Schoener,T.W., *Am. Zool.*, 26: 81, 1986.
- Simberloff,D.S., in Mound,L.A.,Waloff,N. (eds.), *Diversity of Insect Faunas*. Roy. Entomol. Soc., London, 1978.
- Sinclair,A.R.E., *J. Anim. Ecol.*, 54: 899, 1985.
- Slansky,F., *Psyche*, 81: 243, 1973.
- Southwood,T.R.E., *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 17: 299, 1960a.
- Southwood,T.R.E., *Int. Congr. Entomol.*, 11: 651, 1960b.
- Southwood,T.R.E., *J. Anim. Ecol.*, 30: 1, 1961.
- Starý,P., Pospíšil,J.,Němec,V., *Zeit. angew. Entomol.*, 99: 476, 1985.
- Stephenson,S.N., *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 54: 33, 1973.
- Stevens,G.C., *Am. Nat.*, 128: 35, 1986.
- Strong,D.R., *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, 71: 2766, 1974a.
- Strong,D.R., *Ann. Missouri Bot. Gdn.*, 61: 692, 1974b.
- Strong,D.R., *Ann. Rev. Entomol.*, 24: 89, 1979.
- Strong,D.R., in Denno,R.F., Dingle,H. (eds.), *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation*. Springer, New York, 1981.
- Strong,D.R.,Lawton,J.H.,Southwood,T.R.E., *Insects on Plants*. Blackwell, Oxford, 1984a.
- Strong,D.R.,Szyska,L.A.,Simberloff,D.S., *Evolution*, 33: 897, 1979.
- Terborgh,J., *Am. Nat.*, 107: 481, 1973.
- Thompson,J.M.,Price,P.W., *Ecology*, 58: 1112, 1977.

Thorp,J.H., Oikos, 47: 75, 1986.

Tilman,D., Am. Zool., 26: 5, 1986.

Tokeshi,M., J. Anim. Ecol., 55: 491, 1986.

Tokeshi,M.,Townsend,C.R., J. Anim. Ecol., 56: 833, 1987.

Turnipseed,S.G.,Kogan,M., Ann. Rev. Entomol., 21: 247, 1976.

Warner,R.E., Condor, 70: 101, 1968.

Waring,G.L.,Price,P.W., Oecologia, 79: 293, 1989. Whittaker,R.H., Brookhaven Symp. Biol., 22: 178, 1969.

Whittaker,R.H., Evol. Biol., 10: 1, 1977.

Whittaker,R.H.,Woodwell,G.M., in Wiens,J.A. (edit.), Ecosystem Structure and Function. Oregon State Univ. Press, Corvallis, 1972.

Wiens,J.A., Am. Midl. Nat., 91: 195, 1974.

Wiens,J.A., in Price,P.W., Slobodchikoff,C.N., Gaud,W.S. (edits.), A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems. Wiley-Interscience, New York, 1984.

Wilbur,H.M., Ecology, 68: 1437, 1987.

Wilhm,J.L.,Dorris,T.C., Bio-Science, 18: 477, 1968.

Wilson,E.O., Brookhaven Symp. Biol., 22: 38, 1969.

Woodwell,G.M., Amer. J. Bot., 61: 749, 1974.

Yoda,K.,Kira,T.,Ogawa,H.,Hozumi,K., J. Biol. Osaka City Univ., 14: 107, 1963.

Terminologický slovník

ekologická nika: vymezuje celkový vztah mezi organismem a prostředím;

kladolium: rozšířená část stonku, která má funkci listu;

komensalismus: typ soužití, při němž je populace jednoho druhu zvýhodňována a populace druhého druhu nedotčena;

oligofágie: výživa omezená na několik málo zpravidla blízce příbuzných druhů;

parazitoid: organismus ze skupiny zpravidla drobného hmyzu z řádu Hymenoptera nebo Diptera, jehož larvy se vyvíjejí uvnitř hostitele a nakonec ho zabíjejí. Je to tedy zvláštní typ predátora (dravce), který pro ukončení svého vývoje obvykle usmrcuje pouze jednu kořist;

speciace: vývoj nového druhu evolučním procesem;

společenstvo: soubor populací žijících na určitém území, který funguje jako celek prostřednictvím vzájemně vázaných metabolických přeměn;

synuzie: ekvivalent anglického termínu "guild" (gilda, cech). Skupina druhů, které využívají nějaké zdroje podobným způsobem. Druhy jsou si ekologicky značně podobné, liší se pouze specializací na poněkud jinou část společného zdroje a mohou být objektivně definovány jako skupiny druhů, oddělené od jiných podobných skupin rozdílem větším, než je rozdíl mezi sousedními členy synuzie;

Životní formy rostlin: Raunkiaerovy kategorie řadí rostliny podle stupně ochrany obnovovacích meristémů (epifyty, fanerofyty, chamaefyty, hemikryptofyty, kryptofyty).

Texty k obrázkům

Obr. 1: Srovnání dvou společenstev se stejným množstvím zdrojů, ale různým způsobem jejich distribuce. Podle Price (1984a).

Obr. 2: Příklady vztahu mezi rozmanitostí zdrojů a počtem druhů ve společenstvech. (a) Vztah mezi rozmanitostí listových pater a rozmanitostí ptáků v Severní Americe () a Austrálii (). (b) Vztah mezi rozmanitostí architektury 28 druhů kaktusů rodu *Opuntia* a počtem jejich fytofágů. Rozmanitost architektury rostlin byla hodnocena pomocí bodovaných "architektonických" kategorií: výška dospělých rostlin, průměrný počet kladolí, velikost kladolí, stupeň dřevnatění stonku, hladký až bradavkovitý povrch kladolí. Hodnoceny druhy ze Severní a Jižní Ameriky. Upraveno podle MacArthura a MacArthura (1961) (a) a Morana (1980) (b).

Obr. 3: Teorie ostrovní biogeografie (MacArthur a Wilson 1963, 1967). Počet druhů na ostrově je určen dynamickou rovnováhou mezi rychlostí, kterou druhy kolonizují ostrov, a rychlostí, kterou kolonizující druhy vymírají. Rychlost kolonizace (plné čáry) je větší na velkých ostrovech (A) než na malých ostrovech (B); rychlost vymírání (přerušované čáry) je menší na velkých ostrovech než na malých ostrovech. V závislosti na velikosti ostrova se tak ustanovuje rovnovážný počet druhů $S_i - S_{iv}$, rostoucí s plochou ostrova.

Obr. 4: Ověření teorie ostrovní biogeografie o vztahu mezi počtem druhů a velikostí ostrova. Počet druhů sladkovodních ptáků na ostrovech Sundského souostroví roste s velikostí ostrova. Podle MacArthura a Wilsona (1967).

Obr. 5: Rozšíření teorie ostrovní biogeografie na obecnou teorii o velikosti zdroje. Jako "ostrov" je na obrázku chápána populace hostitelské rostliny fytofágů. Kolonizační rychlost může být opět vyšší (a rychlost vymírání nižší) na větších "ostrovech", tj. rostlinách s větším geografickým rozšířením nebo na rostlinách s větším počtem taxonomicky blízkých příbuzných druhů; nižší kolonizační rychlost (a větší vymírání) na rostlinách s malým geografickým rozšířením, rostlinách taxonomicky izolovaných či rostlinách neobvyklých biochemicky (např. mimořádně jedovatých). Na obrázku jsou vyneseny počty fytofágních druhů (S nebo $S+1$) proti geografickému rozšíření hostitelských rostlin. (a) Všechny druhy fytofágů vázané na jednotlivé rody britských stromů; (b) všechny druhy fytofágů na britských vytrvalých bylinách; (c) hmyzí škůdci na kakaovníku - každý bod odpovídá jiné geografické oblasti; (d) mouchy čeledi Agromyzidae vázané na britské rostliny čeledi Apiaceae (=Umbelliferae); (e) - (g) hálkotvorné chalcidky čeledi Cynipidae vázané na severoamerické křovinné () a dřevinné () druhy dubů pacifické (e,f) a atlantické (g) oblasti; (h) minující housenky vázané na listy severoamerických dubů. Podle Stronga et al. (1984).

Obr. 6: Vztah mezi počtem kvartérních fosilních záznamů stromů, které vyjadřují dobu, po kterou byly stromy dostupné pro kolonizaci hmyzem, a počtem fytofágních druhů na autochtonních () a introdukovaných (+) stromech ve Velké Británii. Podle Southwooda (1961).

Obr. 7: Teoretický vývoj rovnovážného počtu druhů společenstva v čase. Časová škála představuje relativní časová období, kdy by mohly být dosaženy různé rovnovážné stavy. Podle Wilsona (1969).

Obr. 8: Ukázka existence "prázdných nik" srovnáním regionálních faun fytofágů vázaných na široce rozšířenou hostitelskou rostlinu v různých geografických oblastech. Části sójové rostliny, na něž jsou vázáni fytofágové ve třech geografických oblastech. Levá horní část obdélníku udává počet druhů vázaných na danou část rostliny v hodnocené oblasti (+ označuje minimální odhad), pravá dolní část počet "prázdných nik" - částí rostliny využívané fytofágními druhy v jedné nebo obou zbývajících oblastech, ale nikoli v právě hodnocené oblasti. Podle Turnipseed a Kogana (1976).

Obr. 9: Ukázka existence "prázdných nik" srovnáním regionálních faun fytofágů vázaných na široce rozšířenou hostitelskou rostlinu v různých geografických oblastech. Místa napadení a způsob výživy fytofágních druhů hmyzu vázaných na hasivku orličí (*Pteridium aquilinum*) na třech studovaných plochách v různých geografických oblastech. Oblasti nemají žádný společný fytofágní druh. Každá tečka naznačuje místo napadení a způsob výživy jednoho druhu hmyzu; druhy napadající více než jednu část "listu" jsou spojeny čarou. Společenstva se značně liší v počtu druhů a jejich rozložení mezi zdroji. Zjevně existuje mnoho "prázdných nik". (A) Skipwith Common, Yorkshire, Anglie; (B) Hombrom Bluff, Papua, Nová Guinea; (C) Sierra Blanca, Nové Mexiko, USA. Upraveno podle Lawtona (1982).

Obr. 10: Vrcholný predátor zvyšuje druhovou rozmanitost společenstva, je-li preferovaná kořist konkurenčně dominantní. Ve znázorněném společenstvu klíčový predátor, hvězdice *Pisaster ochraceus*, uvolňuje prostor pro konkurenčně podřízené druhy tím, že odstraňuje dominantní druhy, vilejše *Balanus glandula*, a zejména slávkou *Mytilus californicus*, která je schopna v nepřítomnosti klíčového predátora ostatní koexistující druhy znázorněné na obrázku postupně z prostoru vytlačit. Společenstvo z tichomořského skalnatého pobřeží, Severní Amerika. Upraveno podle Paina (1966).

Obr. 11: Divergence sympatrických druhů rostlin rodu *Passiflora*, které jsou potravou housenek motýlů rodu *Heliconius*. Počet rostlinných druhů a tvar jejich listů je v každé oblasti určován převážně predáčním tlakem motýlů. Jednotlivé druhy motýlů jsou přísně oligofágní a při hledání živných rostlin pro housenky se řídí zrakem. Druhová rozmanitost živných rostlin v každé oblasti pak může být limitována počtem tvarů listů, které jsou dostatečně odlišné k tomu, aby nebyly spleteny při vizuálním pátrání motýlů po živných rostlinách. Naproti tomu tvary listů rostlin z různých oblastí jasně konvergují. Podle Gilberta (1975).