

letce a v delší perspektivě ovlivnily zásadně úkoly vyplývající ze závěrů XVI. sjezdu KSC, především požadavky na soustředění tvůrčích kapacit k řešení prioritních problémů a urychlení převodu vědeckých výsledků do oblastí vědeckotechnického rozvoje a praxe. Byl proto zpracován návrh zpřesnění činnosti ústavu a schválen plénum II. oddělení věd biologických a chemických ČSAV v roce 1981, jako zásadní dokument pro naši další práci. Kromě dlouhodobě rozvíjených výzkumů v oblasti soustavné vertebratologie, je věnována kapacita na řešení dvou prioritních problémových okruhů výrazného ekologického pojetí. Prvním je komplexní výzkum vybraných druhů ekonomicky významných obratlov-

ců s cílem vypracovat zásady optimalizace využití jejich produkčních schopností (včetně ochrany fauny). Druhým je výzkum principů a metod regulace populační density škodlivých druhů obratlovců ke snížení nebo eliminaci ztrát působených především v zemědělství. Přístupem ke sjednocení obou těchto problémových okruhů je lokalizace většiny výzkumných prací do agrosystémů Jihomoravského kraje a jejich návaznost na vodohospodářské úpravy, které zde probíhají. Oba problémové okruhy, na které se soustředila řešitelská kapacita ústavu, jsou svými vědeckými i společenskými cíli v plném souladu se strategií dlouhodobého a efektivního využívání přírodních obnovitelných zdrojů, jejichž

nezastupitelnou součástí jsou také obratlovci. Hlavním realizačním úkolem celého pracovního kolektivu ústavu je zabezpečení společenské objednávky, formulované ve dvou cílových projektech základního výzkumu „Ekologická optimalizace hospodaření v krajině“ a „Integrovaná ochrana kulturních rostlin“. Oba cílové projekty jsou prioritami soustavné a ekologické biologie a mnoha dalších vědních oborů k časovému horizontu 7. a 8. pětiletky. Splněním realizačních výstupů, určených v těchto projektech našemu pracovišti, bude dosaženo vyššího stupně praktického uplatnění vědního oboru zoologie obratlovců a současně dále progresivně rozvinuta jeho teoretická základna.

## Teoretická východiska ostrovní biogeografie

Marcel Rejmánek

Antropocentrické ztotožnění přírody s obnovitelnými a neobnovitelnými zdroji pro lidskou aktivitu se stalo samozřejmostí. Riziko spojené se stále pokračující ztrátou druhového bohatství a genetické rozrůzněnosti<sup>1)</sup> biosféry se většinou promítá do ekonomických nebo potenciálně ekonomických ukazatelů. Je tu ovšem i aspekt etický. Člověkem se evolute stala vědomou a člověk se stal odpovědným za ostatní její větve. Úlitba přírodě a „příštím generacím“ ve formě chráněných území se často považuje za přiměřenou protiváhu k rozporupnosti lidské tvorby v krajině obklopující tyto chráněné ostrovy. Slovo „ostrov“ zde není použito náhodou, není to jen metafora. To, co je známo o skutečných ostrovech izolovaných stovkami a tisíci kilometrů volného moře, by mělo najít svoji odezvu i v chápání chráněných území izolovaných v oceánech intenzivně obhospodařovaných a osídlených krajin. Modely dalšího vývoje společenstev velkých savců ve východoafrických rezervacích jsou sice příkladem exotickým, přesto však jedním z nejnázornějších. Podívejme se však nejprve na některé základní poznatky ostrovní biogeografie.

### Proč právě tolik druhů?

Flóra a fauna ostrovů hrála důležitou úlohu ve vývoji ekologického myšlení od Darwina a Wallacea až po teorii ostrovní biogeografie, kterou formulovali MacArthur a Wilson a dále ji dotvářejí např. Diamond a Terborgh. Proč ostrovy vyprovokovaly k teoretickému myšlení tolik biologů? Příčin je řada. Mezi nej-

významnější patří to, že ostrovy mají jednoznačné ohraničení, existují v ohromném množství různých velikostí, v různých zeměpisných šířkách a v nejrůznějších vzdálenostech od kontinentů. Někdy je i velmi přesně známo jejich stáří. Ostrovy často hostí poměrně jednoduchá společenstva rostlin a živočichů, která jsou srozumitelným výsledkem ekologických a evolučních experimentů přírody.

*Vztah ostrovů a pevnin hrál vždy důležitou úlohu ve vývoji ekologického myšlení... (východní část poloostrova Peloponésu a přilehlé ostrovy z výšky 920 km)*



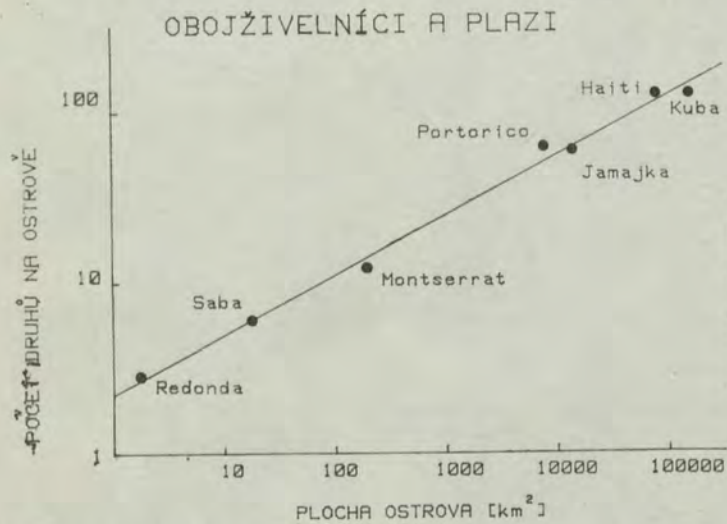
<sup>1)</sup> Maďarský genetik profesor G. Vida dochází porovnáním odhadu prehistorického a současného stavu k alarmujícímu hodnocení dosavadního poklesu genetické diverzity biosféry vlivem člověka: až o 90%. Odhady jiných autorů jsou optimističtější, neklesají však pod 25%. Často se ovšem opírají o prosté porovnání druhového bohatství, které je nepřiměřeně konzervativním odhadem rozrůzněnosti genofundu, a to především v krajinách s klimaxovými (sukcesně zralými) biologickými společenstvy, kde celkový genetický polymorfismus zastoupených druhů je většinou výrazně vyšší než v krajinách s ruderalními, kulturními a obecně sukcesně mladými společenstvy.

Z biot žijících na ostrovech se zatím největší pozorností v zobecňujících studiích těšili ptáci. Kvantitativní porovnání některých ostrovů bylo však již také provedeno např. s ohledem na flóru cévnatých rostlin, faunu mravenců, měkkýšů, obojživelníků a plazů. Jako „ostrovy“ byly již také zkoumány horské vrcholy (savci), vodní nádrže (měkkýši), jeskyně (stejnonožci, různonožci), padlé kmeny (brouci) a přírodní rezervace (cévnaté rostliny, ptáci, savci). Jak je vidět, slovo ostrov má v současné biogeografii a ekologii vedle svého klasického významu i značně širší smysl.

K nejnápadnějším statickým charakteristikám ostrovů patří závislost počtu zastoupených druhů „S“ na ploše ostrova „A“. Porovnáme-li druhové bohatství ostrovů, které jsou stejného stáří a mají podobné prostředí,<sup>2)</sup> potom pro rostliny i živočichy nacházíme vztah, který můžeme vyjádřit ve tvaru

$$S = cA^z, \quad (1)$$

$$\text{neboli } \log S = \log c + z \log A. \quad (2)$$



Vlevo obr. 1 — Závislost druhového bohatství herpetofauny ostrovů Malých a Velkých Antil na jejich ploše. Podle Wilsona a Bosserta. Vpravo obr. 2 — Počet zastoupených rodů cévnatých rostlin v závislosti na izolaci ostrova (souostroví). Stejnou tendenci vykazují také počty druhů. J — Jamaika, NK — Nová Kaledonie, F — Fidži, H — Havajské ostrovy, FP — Fernando Poo, ST — Svatý Tomáš, ZK — Západní Karolíny, M — Marquesy, SC — Santa Catalina, V — Vánoční ostrov, S — Socorro, SH — Svatá Helena, E — Easter. Podle van Balgooye

Bezrozměrný parametr z zde představuje sklon regresní přímky v obrázku, kde logaritmus počtu druhů je vyneseno proti logaritmu plochy (viz např. obr. 1, kde  $z = 0,301$ ). Parametr  $c$  je číslo, které odpovídá  $S$  pro  $A = 1$ . Tento vztah tedy ukazuje, že počet druhů se stoupající velikostí ostrova roste nejprve rychle a posléze stále pomaleji.

Sledujeme-li druhové bohatství přibližně stejně velkých ostrovů v závislosti na jejich vzdálenosti od nejbližší pevniny, potom docházíme k negativně exponenciálnímu vztahu, který je ilustrován obr. 2. Zde je opět naznačen i význam plochy ostrovů. Počet nalezených druhů se snižuje se vzdáleností od zdroje kolonizace; nejprve rychle a potom stále pomaleji. To je další empirické pravidlo, které je dnes již bohatě dokumentováno i z neklasických ostrovů.

Druhová chudost vzdálených ostrovů (srovnatelné velikosti) byla obvykle přičítána nedostatku času, a tedy příležitosti pro jejich osídlení. Podle tohoto vysvětlení počet druhů na ostrovech s časem stále roste a bude-li probíhat takový

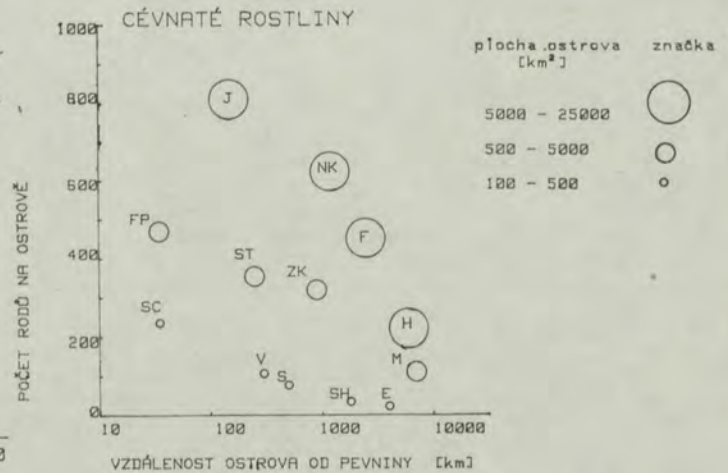
vývoj dostatečně dlouho, potom i vzdálené ostrovy budou mít druhové bohatství srovnatelné s ostrovy blízkými ke zdrojům kolonizace. Alternativní vysvětlení naznačil Preston v roce 1962 a v následujících letech podal ucelenou teorii ostrovní biogeografie MacArthur<sup>3)</sup> a Wilson. V rámci této teorie dostáváme i uspokojivou odpověď na otázku ze záhlaví této kapitoly.

**Rovnovážný model**

Výchozí představu o teorii ostrovní biogeografie můžeme získat z obr. 3. Tento obrázek ukazuje, jak se počet druhů osídlujících ostrov může dostat do rovnováhy s počtem druhů, které na něm ve stejných časových intervalech vymírají. Klesající křivky znázorňují rychlosti, kterými se nové druhy dostávají na blízký a vzdálený ostrov. Se vzrůstajícím počtem druhů na ostrově tyto rychlosti nevyhnutelně klesají, neboť klesá pravděpodobnost, že druh, který se dostane

lonizace (např. rostliny z čeledi hvězdnicovitých neboli složnokvětých,<sup>4)</sup> je příčinou toho, že křivka rychlosti osídlování (imigrace) zprvu klesá strměji.<sup>5)</sup> Stoupající křivky znázorňují rychlosti vymírání druhů, a to na relativně velkém a relativně malém ostrově. Tato závislost opět není lineární, i když v blízkosti rovnovážného počtu druhů (viz dále) je možno ji za lineární považovat. Kdyby všechny druhy měly stejnou pravděpodobnost vymření nezávislou na celkovém počtu přítomných druhů, potom by tato závislost byla skutečně lineární a byla by znázorněna přímkou. Realističtější je však představa, že s přibývajícím počtem druhů na ostrově stoupá intenzita vzájemného ovlivňování přítomných druhů (konkurence, kořistění atd.), a tedy nutně stoupá i pravděpodobnost jejich vymírání.

Klesající a stoupající křivky se ovšem protínají. Na těchto místech se vytvářejí rovnováhy rychlosti osídlování a rychlosti vymírání. Odpovídající počty druhů



na ostrov, zde není přítomen. Skutečnost, že jen malý počet kontinentálních druhů jsou druhy schopné rychlé ko-

S1\*, S2\*, S3\* a S4\* jsou rovnovážné počty druhů. Nejvyššího rovnovážného počtu druhů tedy dosahují ostrovy velké a sou-

2) Srov. Rejmánek M., 1974: Druhové bohatství rostlin a živočichů. Vesmír 53: 38—45.

3) Viz Vesmír 57 [1978]: 222.

4) Srov. Haager J. a Rejmánek M., 1978: Paricutín: sukcese na mladé sopce. — Živa 28: 173—176.

5) V kontextu teorie ostrovní biogeografie vznikly termíny  $r$ - a  $K$ -selektce, resp.  $r$ - a  $K$ -strategie. Je zde použito parametrů růstových rovnic, kde  $r$  je specifická rychlost růstu a  $K$  je nosná kapacita prostředí. Druhy s vysokým  $r$  mají vesměs vyšší kolonizační schopnosti a vyšší pravděpodobnosti přežití v počátečních stadiích osídlování ostrovů ( $r$ -selektce). Naopak při vyvážených hustotách v pozdějších stadiích se uplatňují druhy s nižšími rychlostmi rozmnožování a šíření, ale

s vyššími konkurenčními schopnostmi ( $K$ -selektce). Rozdělení druhů na  $r$ - a  $K$ -strategie není absolutní; jsou to jen nápadné konce kontinua vlastností organismů v přírodě. Alespoň několik příkladů: Typickými  $r$ -stratěgy mezi dřevinami jsou vrby a břízy (velké množství malých semen, anemochorie), zatímco buky a duby jsou  $K$ -stratěgové (malé množství velkých semen, autochorie a zoochorie). V rámci hmyzu mohou být příkladem  $r$ -stratěgů octomilky (jak rychle se nám namnoží na zbytcích ovoce!) a mšice (rozmnožují se také velmi rychle a šíří se větrem na stovky kilometrů), vedle nich roháči a jasoni jsou ukázkami  $K$ -stratěgů (rychlost rozmnožování je o několik řádů nižší, vyznačují se silnou vazbou na plošně omezené lokality).

## Ostrovni biogeografie

časne blízké ke kontinentům, nejnižší rovnovážné počty druhů se (za srovnatelných podmínek prostředí) realizují na ostrovech malých a současně vzdálených od zdrojů kolonizace.

K rovnovážnému počtu druhů  $S^*$  (např.  $S_2^*$ ) se bude momentální počet  $S$  v čase postupně přibližovat (zleva, je-li  $S < S^*$ , a zprava, je-li  $S > S^*$ ). Rychlost změny počtu druhů v čase<sup>6)</sup> bude tedy vždy dána rozdílem rychlosti osídlování ( $I$ ) a rychlosti vymírání ( $V$ ):

$$dS/dt = I - V. \quad (3)$$

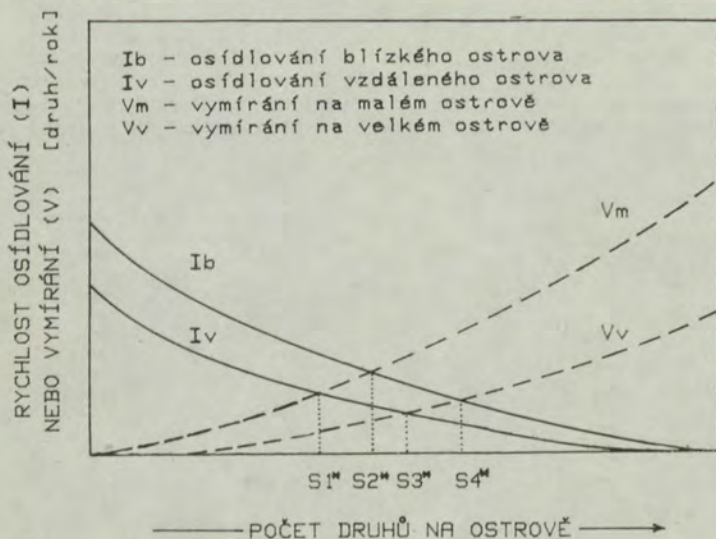
Je zřejmé, že tato rychlost může být pozitivní (převažuje osídlování), negativní (převažuje vymírání), nebo nulová (je dosaženo rovnovážného počtu druhů,  $I = V$ ). Počet druhů  $S$  v čase  $t$  získáme potom integrací<sup>7)</sup>

$$S = \int (I - V) dt. \quad (4)$$

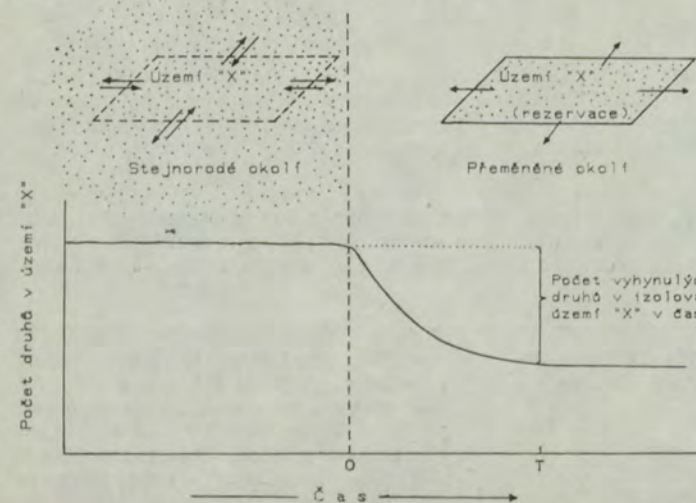
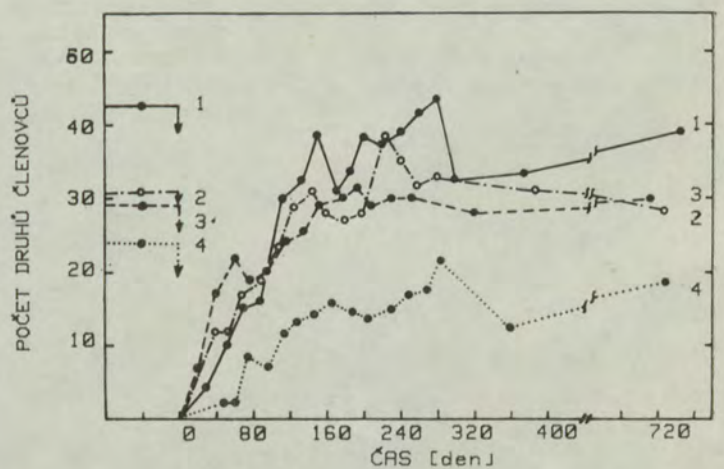
Konkrétní průběh funkcí  $I$  a  $V$  může učinit tento výpočet poněkud komplikovanějším.

Experimentální důkaz dosažení rovnovážného počtu druhů připravili Simberloff a Wilson (viz obr. 4). Řadu mangrovových ostrůvků o průměru 11 až 18 m zbavili uměle veškerých členovců a sledovali průběh jejich znovuosídlení. Šlo jim tedy o proces dosažení rovnovážného druhového počtu „zleva“ (srov. obr. 3). Na základě svých výsledků dospěli k závěru, že se během procesu kolonizace ostrova postupně vystřídají tři typy rovnovážných stavů: „neinteraktivní“, „interaktivní“ a „uspořádávací“. První rovnovážný stav trvá jen krátce a je v něm dosaženo vysokého počtu druhů, někdy

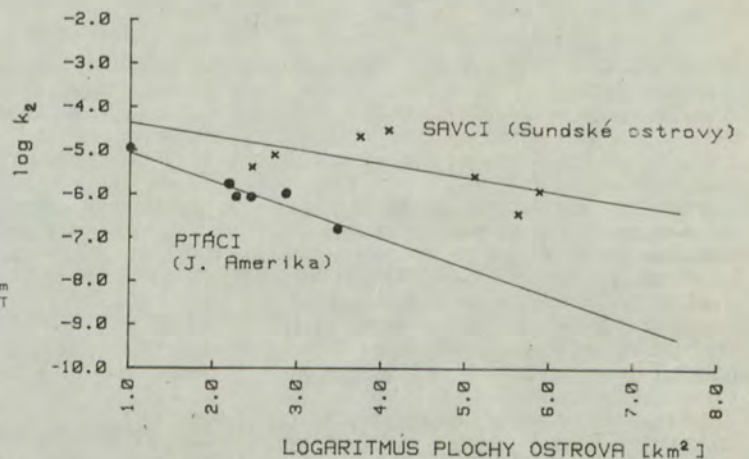
i většího, než jaký odpovídá původnímu stavu. Z obrázku je vidět, že se tento stav uskutečnil mezi 180. až 290. dnem (podle vzdálenosti ostrova od zdroje kolonizace). Většina zastoupených druhů se ještě vyskytuje s poměrně malou hustotou, takže interakce mezi nimi jsou slabé. Druhý stav je výsledkem silných mezidruhových interakcí a počet druhů je proto nižší. Tento stav trvá již déle a odpovídá mu zbývající sledovaný vývoj ostrůvků (obr. 4). Třetí rovnovážný stav následuje po řádově delším období a je v něm dosaženo původního počtu druhů. Druhy se zde dostávají do takového kvalitativního, kvantitativního a prostorového uspořádání, že jsou schopny dlouhodobé koexistence. Výsledný stav je tedy z hlediska normálního vývoje nejstabilnější.



Vlevo obr. 3 — MacArthur — Wilsonův model rovnovážného počtu druhů na ostrovech. Vpravo obr. 4 — Průběh kolonizace čtyř mangrovových ostrůvků. Fauna zde byla jednorázově zničena metylbromidem v čase 0. Ostrůvek 1 byl nejbližší k nedotčenému pobřeží (2 m), ostrůvek 4 nejdále (500 m)



Vlevo obr. 5 — V čase 0 byla krajina přeměněna tak, že druhy určité taxonomické skupiny zůstávají jen v izolovaném území „X“ (např. národní park), a jejich počet se snižuje v důsledku vymírání, které není kompenzováno osídlováním. Vpravo obr. 6 — Závislost rychlosti vymírání velkých savců a ptáků ( $\log k_2$ ) na logaritmu plochy ostrova. Primární data Soulé, Wilcox, Holtby a Terborgh



### Následky izolace

Obr. 3 nám ukazuje, že čím více druhů je již přítomno na ostrově (a ostrov postupně dosahuje svého ekologického nasycení), tím prudčeji stoupá křivka

<sup>6)</sup> Symbol  $dS/dt$  znamená derivaci počtu druhů podle času. V grafu, kde bude křivkou vyjádřena závislost počtu druhů  $S$  na čase  $t$ , to tedy bude směrnice tečny této křivky v bodě  $t$ .

<sup>7)</sup> Integrál, který následuje, si můžeme

představit jako součet rozdílů  $(I - V)$  po velmi krátkých časových úsecích od počátku (0) až do času, který nás zajímá ( $t$ ). Viz např. R. Péterová: Hra s nekonečnem, Mladá fronta, Praha 1973, str. 178.



Mangrovové ostrůvky tvořené kořenovníkem *Rhizophora mangle* při pobřeží Floridy. Snímky z archívu M. Rejmánka

Pohled na ostrůvek Mbengha z jižního pobřeží Viti Levu, největšího ostrova v souostroví Fidži. Toto souostroví je vzdáleno 2500 km od kontinentu a hostí 452 rodů cévnatých rostlin (viz obr. 2). Snímek K. Spitzer

rychlosti vymírání. Obecně to může být vyjádřeno ve tvaru

$$V = kS^n, \quad (5)$$

kde  $k$  je parametr, jehož hodnota klesá s velikostí ostrova, a exponent  $n$  udává velikost konkávního prohnutí křivky  $V$ . Je-li  $n = 1$ , potom je, jak jsme se již zmínili, závislost  $V$  na  $S$  lineární. Hodnoty  $n$  odvozené ze znalosti ornitofauny různých ostrovů se nejčastěji pohybují od 2,0 do 4,5.

Dojde-li z různých příčin k takové izolaci nějakého území, že imigrace druhů určité taxonomické skupiny, např. savců, dále již není možná, potom v rovnici (3), která se vztahuje k této skupině, můžeme člen  $I$  zanedbat. Zbývá

$$dS/dt = -V, \quad (6)$$

a naší starostí zůstává stanovení parametrů  $k$  a  $n$ . Graficky ilustruje tuto situaci obr. 5. Známe-li pouze výchozí počet druhů  $S_0$  (na počátku izolace,  $t = 0$ ) a současný počet druhů  $S_p$  (v čase  $t = T$ ), potom se můžeme jen pokusit o odhad parametru  $k$  při arbitrárně zvolených hodnotách  $n$ , které se nacházejí v intervalu zdůvodněném jinými studii. Tak např. při řešení rovnice<sup>8)</sup>  $dS/dt = -kS$  získáme  $k = -\ln(S_p/S_0)/T$ . Koefficient  $k$  takto vypočtený budeme označovat  $k_1$  a lineární vztah, na základě kterého byl vypočten, budeme nazývat model 1. Dalším třem, realističtějším modelům budou (pro  $n = 2, 3$  a  $4$ ) odpovídat parametry  $k_2, k_3$  a  $k_4$ . Současně si můžeme ukázat výsledek řešení rovnic reprezentujících všechny čtyři modely: dostáváme přímé vyjádření počtu druhů ( $S_T$ ) v čase  $t = T$ . (Viz tab. vpravo.)

S cílem aplikovat tyto modely na faunu savců chráněných území ve východní Africe odhadli Soulé, Wilcox a Holtby parametry  $k_1, k_2, k_3$  a  $k_4$  pro průběh úbytku fauny velkých savců sedmi Sund-

Ostrov	Plocha km <sup>2</sup>	Původní počet druhů $S_0$	Současný počet druhů $S_p$	$k_1$ /10 <sup>-4</sup>	$k_2$ /10 <sup>-5</sup>	$k_3$ /10 <sup>-6</sup>	$k_4$ /10 <sup>-7</sup>
Borneo	751 709	51	31	0,501	0,129	0,073	0,009
Sumatra	425 485	51	43	0,170	0,372	0,008	0,002
Jáva	126 806	50	21	0,871	0,275	0,093	0,033
Bangka	11 952	36	3	2,512	3,090	5,495	12,300
Bali	5 443	32	4	2,089	2,188	3,090	5,284
Langkawi	526	23	8	1,047	0,813	0,692	0,631
Penang	285	21	11	0,646	0,437	0,302	0,214

$$\text{Model 1: } dS/dt = -k_1S, \quad k_1 = \frac{-\ln \frac{S_p}{S_0}}{T}, \quad S_T = S_0 e^{-k_1 T},$$

$$\text{Model 2: } dS/dt = -k_2S^2, \quad k_2 = \frac{1}{S_p} - \frac{1}{S_0}, \quad S_T = \frac{S_0}{S_0 k_2 T + 1}$$

$$\text{Model 3: } dS/dt = -k_3S^3, \quad k_3 = \frac{1}{S_p^2} - \frac{1}{S_0^2}, \quad S_T = \sqrt{\frac{S_0^2}{2S_0^2 k_3 T + 1}}$$

$$\text{Model 4: } dS/dt = -k_4S^4, \quad k_4 = \frac{1}{S_p^3} - \frac{1}{S_0^3}, \quad S_T = \sqrt[3]{\frac{S_0^3}{3S_0^3 k_4 T + 1}}$$

ských ostrovů. Tyto ostrovy byly původně spojeny s kontinentem a asi 10 000 let ( $= T$ ) jsou od něho izolovány. Výchozí počet druhů na jednotlivých ostrovech ( $S_0$ ) byl stanoven jako průměrný počet druhů, který dnes žije na území stejně velkém na Malajském poloostrově. Údaje o současných počtech druhů velkých savců ( $S_p$ ) na jednotlivých ostrovech byly převzaty z Medwayovy monografie (viz tabulka).

Negativní vztah mezi velikostí para-

metrů  $k_1$  až  $k_4$  (tedy rychlostmi vymírání) a plochou ostrova je vyjádřen ukázkově pro  $k_2$  v obr. 6 (připomeňme si, že dekadické logaritmy čísel menších než 1 jsou záporná čísla. V tomto obrázku jsou pro srovnání také hodnoty  $k_2$  vypočtené pro ornitofaunu pěti neotropických kontinentálních ostrovů při pobřeží jižní Ameriky, které byly rovněž přibližně před 10 000 lety spojeny s kontinentem pevninskými mosty. Rychlost úbytku ptačích druhů je tedy oproti savcům pomalejší.)

Z modelů 1 až 4 jsme došli k přímému vyjádření počtu druhů v určitém čase  $t$ , který nás zajímá. Můžeme se tedy pokusit o přibližné předpovědi. Ale to jsou již vybrané aplikace této teorie.

<sup>8)</sup> Viz např. Populární encyklopedie matematiky, SNTL, Praha 1971, str. 251; podrobněji J. Nagy: Elementární meto-

dy řešení obyčejných diferenciálních rovnic, SNTL, Praha 1978, str. 11 a další.