



DAVID STORCH
ARNOŠT L. ŠIZLING

O převaze vzácnosti v přírodě

Dobře ukrytá informace o struktuře krajiny



Doc. David Storch, Ph.D. (*1970), viz Vesmír 88, 446, 2009/7.

Mgr. Arnošt L. Šizling, Ph.D., (*1967) vystudoval Matematicko-fyzikální fakultu UK a postgraduálně teoretickou biologii na Přírodovědecké fakultě UK. V Centru pro teoretická studia UK a AV ČR se zabývá makroekologií, matematickou ekologií a metodickými aspekty matematické formalizace v biologii. Na PřF UK přednáší interpretovanou matematiku pro biology.



Biologové fascinují na přírodě její rozmanitost. Nemusíme být ale biologem, abychom si všimli, že příroda je na každém místě trochu jiná. Všude najdeme trochu jiné druhy, a čím dále jdeme krajinou, tím větší různorodost zaznamenanáme. Když navíc začneme jedince jednotlivých druhů počítat – což je první krok k ekologii, která byla mimo jiné definována jako věda o početnosti a rozšíření organismů – upoutá nás ještě jedna zajímavost. Naprostá většina organismů je vzácných: vyskytují se jen na

velmi omezeném území, a navíc vesměs řídko. Jde o zcela univerzální zákonitost, kterou pozorujeme, ať už sledujeme populace v rámci celých kontinentů, nebo třeba jen malinkých plošek (obr. 1 a 4). Když seřadíme druhy od nejpočetnějšího k nejméně početnému, je těch opravdu hojných na začátku našeho žebříčku jen hrstka – potom početnost strmě klesá a následuje dlouhý „ocas“ poměrně vzácných druhů (obr. 2A). Jestliže ale vyjádříme populační početnosti v logaritmickém měřítku, tedy jestliže zlogaritmujeme hodnoty na svislé ose (obr. 2B), budou mnohem vyrovnanější. Když tyto zlogaritmované hodnoty vynese do histogramu, bude mít přibližně tvar zvonu upomínajícího na normální (tj. Gaussovo) rozdělení (obr. 2C). Normálnímu rozdělení zlogaritmovaných hodnot se říká logaritmicko-normální nebo lognormální, a dlouho

1. Je známo, že v tropickém deštném lese roste několik desítek až stovek druhů dřevin na pár hektarech, ale i tady platí, že několik málo druhů je dominantních (typicky maximálně deset druhů tvoří třetinu všech jedinců rostoucích na třech hektarech pralesa) a naprostá většina je vzácných – asi polovinu jedinců tvoří druhy, které se nevyskytují ve více než dvou exemplářích. Na každém druhu stromu najdeme obrovské množství druhů hmyzu, ale v průměru 45 % druhů se vyskytuje jen v jediném exempláři! Když zvětšíme vzorek a budeme počítat veškerý herbivorní hmyz na 30 druhích dřevin (jak to udělal Vojtěch Novotný se svým týmem na Papui-Nové Guineji, viz Vesmír 80, 584, 2001/10), najdeme asi 1000 druhů, které mají dohromady 80 000 jedinců, ale pořád bude okolo 30 % druhů zastoupených jen jediným exemplářem. Snímek © David Storch.

bylo považováno za nejlepší model rozdělení vzácnosti a hojnosti druhů v přírodě (viz Vesmír 76, 495, 1997/9 a 77, 263, 1998/5).

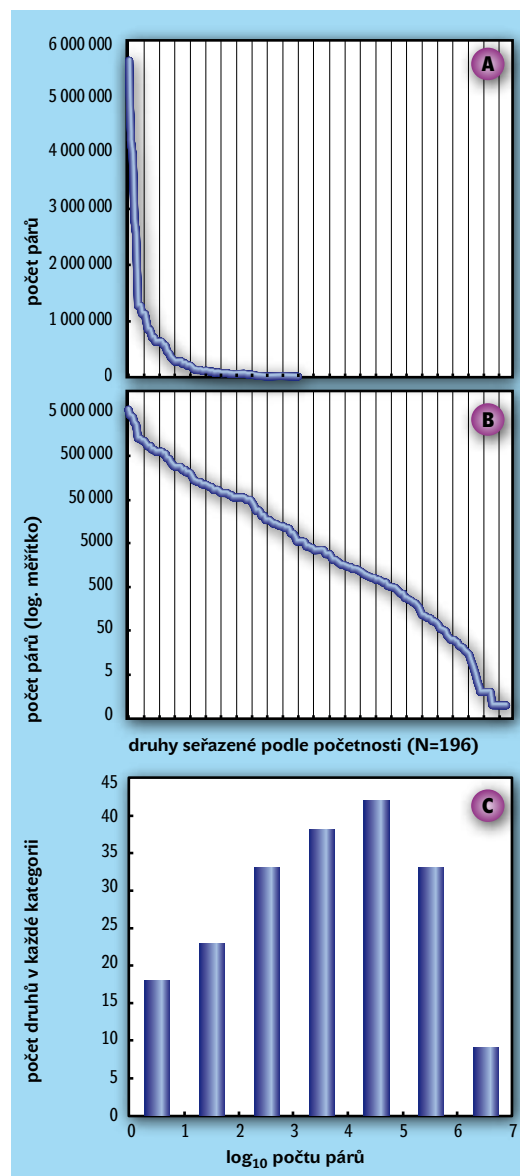
Jaký proces by mohl k takovému rozdělení vést? Jednou možností je nerovnoměrné dělení zdrojů mezi druhy ve společenstvu. Představme si například neobydlený ostrov, na nějž přijde druh, který si uzurpuje libovolnou, dejme tomu náhodně velkou část zdrojů. Další příchozí se musí spokojit se zbytkem (nebo nějakou jeho náhodnou částí), anebo si uzurpovat část zdroje využívaného druhem, který už se na ostrově vyskytuje. Pěkný, dnes již klasický model tohoto procesu představuje hůl, reprezentující všechny zdroje našeho ostrova. Tu zlomíme na náhodném místě, vybereme náhodně jeden ze dvou vzniklých kousků, ten zase na náhodném místě zlomíme, vybereme náhodně jeden ze tří vzniklých kousků, náhodně zlomíme, vybereme, zlomíme, vybereme... a tak dále, dokud nezískáme stejný počet kousků, jako je druhů v modelovaném společenstvu. Vtip je v tom, že kousky určené k zlomení vybíráme nezávisle na jejich velikosti, takže maličké kousky mají stejnou pravděpodobnost, že budou dále rozdrobeny, jako kousky velké. Tak vznikne spousta malých a jen pár velkých kousků. Zkonstruované rozdělení bude mít podobné statistické vlastnosti jako pozorované rozdělení velikostí populací; bude téměř lognormální.

Tento populární model *postupného lámání hůle* bychom mohli pokládat za realistický, pokud bychom předpokládali, že početnosti odrážejí množství zdrojů, které mají druhy k dispozici (museli bychom například zanedbat, že druhy s malými jedinci by nejspíš měly početnější populace, i kdyby měl každý druh k dispozici stejné množství zdrojů). Ve skutečnosti je ale spousta jiných možností, jak pozorované rozdělení vysvětlit. Robert May, *enfant terrible* teoretické ekologie (viz rámeček Robert May), přišel v sedmdesátých letech minulého století s myšlenkou, že rozdělením populačních početností se nemá vůbec smysl zabývat, poněvadž lognormální rozdělení vznikne jakýmkoli náhodným multiplikačním procesem, tedy takovým, kdy se mezi sebou různé veličiny náhodně násobí (obr. 3). Postupné rozdělování zdrojů je jen jedním z nich – dělíme náhodně vygenerovaná čísla, reprezentovaná délkou jednotlivých kousků hůle, což je totéž jako násobit náhodně vybrané číslo náhodně zvoleným číslem mezi nulou

a jedničkou. Přestože od té doby vznikla plejáda modelů s různě přesvědčivou biologickou interpretací, většinový názor se přiklonil k Mayovi, jenž lognormalitu považuje za univerzální a triviální rys přírody, který je možné pozorovat vždy a všude.

Je rozdělení populačních početností invariantní vůči změně plochy?

Jenže právě v té univerzalitě je háček. Je vůbec možné pozorovat tentýž jev současně v lokálním měřítku i na mnohem větších plochách? Představme si dvě plochy vedle sebe, měřme na každé pozorujeme lognormální rozdělení populačních početností. Pokud by mělo být nějaké rozdělení univerzální, měli bychom ho pozorovat i na ploše vzniklé sloučením těchto dvou ploch. Vcelku jednoduchá matematická analýza ukáže, že to možné není – přesně řečeno, je to možné, jen když se budou na obou plochách vyskytovat tytéž druhy, jejichž početnost se bude chaoticky měnit místo od místa, anebo když bude mít každá z ploch své vlastní druhy a rozdělení jejich hojnosti a vzácnosti budou úplně stejná včetně parametrů.^{1,2} Obojí je v přírodě prakticky vyloučeno. Lognormální rozdělení populačních početností tedy nemůže být



1) Storch D., Šizling A. L.: The concept of taxon invariance in ecology: do diversity patterns vary with changes in taxonomic resolution? *Folia Geobotanica* 43, 329–344, 2008.

2) Šizling A. L., Storch D., Reif J., Gaston K. J.: Invariance in species-abundance distribution, *Theoretical Ecology* 2, 89–103, 2009.

2. Seřadíme-li si druhy na nějakém území sestupně podle počtu jedinců a vyneseme-li počet jedinců na svislou osu (zde počty odhadovaných párů všech druhů ptáků hnízdících v ČR) a pořadí na vodorovnou osu, zjistíme, že několik málo druhů je mnohem hojnějších než většina ostatních druhů (A). Když si ale vyneseme počty jedinců v logaritmickém měřítku (B), získáme esovitou křivku, která je nejplošší někde uprostřed; nejvíce druhů se tedy pohybuje v oblasti přibližně středních hodnot logaritmované početnosti (vzhledem k tomu, že mluvíme o logaritmech, jde o druhy, které jsou pořád několikanásobně vzácnější než ty nejhojnější). Tomu odpovídá i histogram (C), v němž šířka každého následujícího sloupce odpovídá stále stejnému násobku šíře předchozího sloupce, takže po zlogaritmování jsou všechny sloupce stejně široké – zde je použit dekadický logaritmus, takže čísla na vodorovné ose představují jednotlivé řády; v první kategorii jsou druhy, co mají 1–10 párů, v druhé 11–100, ve třetí 101–1000 až po těch několik druhů, co mají miliony hnízdících párů.

ROBERT MAY (*8. 1. 1936 v Sydney, Austrálie)

Robert McCredie May, dnes Lord May of Oxford (jak se s chutí podepisuje; šlechtický titul získal mimo jiné za práci pro britskou vládu, kde svého času působil jako hlavní poradce pro vědu), je považován za nejvýznamnějšího teoretického ekologa druhé poloviny 20. století. Zároveň je postavou značně kontroverzní. Vzděláním je teoretický fyzik a vždy do ekologie vnášel něco „odjinud“. V sedmdesátých letech se proslavil tvrzením, že druhově bohatší společenstva jsou méně stabilní než ta druhově chudší, což bylo v příkrém rozporu se všemi tehdy uznávanými představami; dokládal to analýzami složitých dynamických systémů, o nichž se později ukázalo, že jsou pořád ještě moc zjednodušené a nerealistické, takže ta původní představa, vedená intuicí, je asi nakonec blíží skutečnosti. Další z jeho kousků bylo zavedení pojmu *deterministický chaos* do ekologie – ukázal, že naprosto deterministická populační dynamika řízená prajednoduchou rovnicí může vést k nepravděpodobnému chování, které je předvídatelné jen tehdy, známe-li počáteční nastavení s nekonečnou přesností – v praxi tedy vlastně nikdy. Této rovnici se od té doby říká Mayova, přestože ji už ve čtyřicátých letech používal John von Neumann ke generování náhodných čísel (takže musel její vlastnosti dobře znát). Známý je taky jeho elegantní argument, proč jsou populační velikosti regulovány – kdyby nebyly, druhy by existovaly mnohem kratší dobu, než pozorujeme, poněvadž při náhodném („neregulovaném“) kolísání by chtě nechtě brzy vyhynuly. Poslední dobou provokuje tvrzením, že investice do ochrany přírody ve Velké Británii nemají smysl, poněvadž skoro všechna příroda je stejně v tropech, a navíc v Británii už je skoro všechno beztak chráněno. Ne že by na tom nebyl kus pravdy – a tak je to se vším, co Bob May ve vědě udělal. Často střílí od boku a občas je úplně vedle, ale vždy je to zajímavé, inspirující a rozčilující.

univerzální, nemůže platit současně pro různá prostorová měřítka. To ale také znamená, že za pozorovanou převahu vzácnosti nemohou být univerzálně odpovědné multiplikační procesy typu zmíněného lámání hole. Tím není nutně řečeno, že tyto procesy nemohou hrát roli v některém konkrétním měřítku, třeba v rámci celých kontinentů, kde si v evolučním čase druhy mezi sebou dělí zdroje. Rozdělení pozorovaná na menších plochách by pak vznikla výběrem z tohoto celkového rozdělení, nebyla by lognormální a neexistoval by žádný jednoduchý univerzální vzoreček na to, kolik druhů je hojných a kolik vzácných. Jenže v takovém případě bychom nikdy nevěděli, kde a jak hledat ono „pravé“ lognormální rozdělení, z něhož jsou všechna ostatní odvozena.

Jinými slovy máme tu jednoduché a vcelku výstižné lognormální rozdělení, vznikající jakýmikoli multiplikačními procesy – jenže to univerzálně nefunguje, protože to nemůže platit současně ve více měřítkách. Existuje vůbec statistické rozdělení, které by bylo neměnné navzdory změně měřítka?

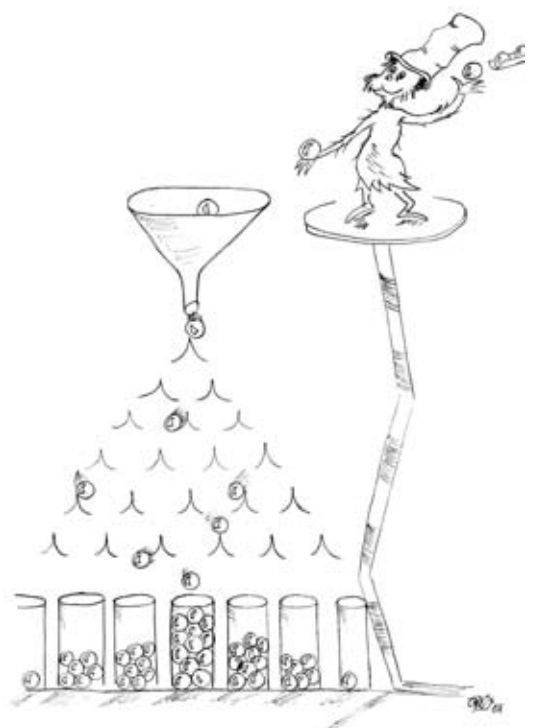
3. Jak vzniká normální a lognormální rozdělení. Představme si kuličku, která se kutálí po svahu a cestou naráží na různé překážky. Jedna překážka ji vychýlí nalevo, jiná napravo, jak to zrovna vyjde. V principu je možné, že každá překážka kuličku vychýlí dejme tomu jen doprava, ale je zřejmé, že je to nepravděpodobné, a většina kuliček skončí někde uprostřed – zkrátka proto, že tam vede největší množství možných cest. Kdybychom spočítali, kolik kuliček spadne v jaké vzdálenosti od středu, vyjde nám klasická zvonovitá křivka normálního rozdělení. Centrální limitní teorém říká, že tak je tomu vždy, pokud se různé příspěvky (v tomto případě reprezentované vychýlením kuličky na jednu či druhou stranu) náhodně sčítají. Můžete si zkoušet opakovaně sčítat řadu náhodných čísel (třeba náhodně tažených z intervalu mezi nulou a jedničkou) a dostanete normální rozdělení těchto součtů. Je to prostě proto, že je nepravděpodobné, že by většina náhodných čísel byla jen velkých nebo jen malých – některá budou větší, jiná menší, a tak se součet bude pohybovat někde poblíž hodnoty, která by vznikla sečtením průměrných hodnot intervalů, ze kterých vybíráme sčítaná čísla, v našem případě ½. Oba „ocasy“ budou na obě strany symetrické. Lognormální rozdělení vzniká vždy, když se různé náhodné příspěvky násobí. Je tomu tak proto, že logaritmování převádí násobení na sčítání. Násobíme-li čísla, je to totéž, jako bychom sčítali jejich logaritmy a výsledek odlogaritmovali. Důsledkem je, že logaritmus součinu náhodných čísel má normální rozdělení, zatímco součin sám má rozdělení lognormální (které je v aritmetické, nelogaritmované škále velmi šikmé, s dlouhým „ocasem“ doprava). Kresba © Arnošt Šizling.

Kupodivu ano, a kupodivu vystihuje pozorované rozdělení vzácnosti a hojnosti stejně dobře jako rozdělení lognormální.² Platí pro něj, že skládáním sousedních ploch získáme rozdělení, jehož matematická podstata (forma příslušného vzorečku) zůstává stejná, jen parametry se plocha od plochy, společenstvo od společenstva liší. Je ovšem poněkud komplikovanější než lognormální (které je, jak jsme si řekli, vlastně normálním rozdělením zlogaritmované veličiny) a na první pohled není jasná jeho biologická interpretace. Proč by se měli ptáci, kytky nebo motýli v různých prostorových měřítkách chovat podle nějakého měřítkově neměnného matematického předpisu?

Převaha vzácnosti jako následek čistě statistických prostorových procesů

Shrňme si to: buď existuje privilegované prostorové měřítko, na kterém se odehrávají podstatné biologické procesy, a jen na něm budeme pozorovat „skutečné“ rozdělení populačních početností, které vůbec má smysl nějak matematicky charakterizovat, anebo existuje rozdělení univerzální, tedy nezávislé na skládání ploch. Empirická data přitom nasvědčují spíše druhé možnosti. To, co vypadá jako hezký vědecký závěr, je ve skutečnosti začátek nového objevu. Můžeme se totiž ptát: není náhodou právě skládání lokálních společenstev do větších celků klíčem k tomu, abychom porozuměli převaze vzácnosti? Co když je to tak, že postupné skládání skoro *jakýchkoli* rozdělení pro sousedící společenstva povede k pozorovanému rozdělení populačních početností?

Na první pohled to zní divně; víme totiž, že podle centrálního limitního teorému (viz obr. 3) vede skládání různých rozdělení k rozdělení normálnímu, které je mnohem vyrovnanější co do poměru nízkých a vysokých hodnot. Jenže skládání v prostoru je jiné. Zaprvé se některé druhy vyskytují jen na některých





plochách, takže nám spojováním neustále přibývají druhy, které se vyskytují jen někde. Tak přibývá vzácných druhů na levé straně rozdělení. Zadrugé populační početnosti sousedních společenstev jsou si podobnější než u vzdálených společenstev, jsou tedy *prostorově autokorelované*. Když je nějaký druh hojný na jedné ploše, bude pravděpodobně hojný i na druhé, a díky tomu jsou početnosti druhů hojných na více dílčích plochách ve výsledku větší než při nezávislém skládání. Tím se prodlužuje „ocas“ na pravé straně rozdělení. Čistě statistické procesy tak vytvářejí rozdělení, které je mnohem šikmější a nerovnoměrnější než rozdělení normální.

Pořád ale nevíme, jestli to stačí – tedy zda je samotný proces skládání rozhodující pro výsledný tvar rozdělení populačních početností a jakou roli hraje tvar iniciálního rozdělení na začátku skládání. A tady už nám nezbyvá než se uchýlit k simulacím. Ukáže se, že když máme k dispozici dostatečný počet „skládacích“ kroků, nezáleží na tom, jak iniciální rozdělení vypadalo. Je to podobné jako v případě centrálního limitního teoremu, kde je lhostejno, jaká rozdělení se skládají – když jich je dost, vždy nám vyjde normální rozdělení. V našem případě nám díky nestejnému druhovému složení na sousedních plochách a prostorové autokorelaci vyjde rozdělení blízké lognormálnímu. Co je však nejdůležitější: když celý proces skládání parametrizujeme pozorovanými údaji o rozdílech v druhovém složení sousedních společenstev a o prostorové autokorelaci populačních početností, vyjdou nám rozdělení nerozlišitelná od pozorování.³ Jinými slovy stačí vědět jen něco málo o prostorové struktuře společenstev, a dokážeme předpovědět, kolik procent druhů bude hojných a kolik

vzácných. To něco málo jsou dvě čísla, která v sobě nesou informaci o struktuře krajiny a historii šíření druhů.

Proč je většina druhů vzácných?

S trochou nadsázky tedy můžeme na tuto otázku odpovědět tím, co jsme zmínili úplně na začátku. Je to proto, že příroda je na každém místě *trochu jiná*. Všude se vyskytují trochu jiné druhy, ale zároveň mají druhy na blízkých lokalitách podobné počty jedinců. Díky vzájemné hře mezi jinakostí a podobností je rozdělení, které získáme postupným skládáním sousedních ploch, čím dál šikmější a čím dál více charakterizovaný převahou vzácných druhů. Nepotřebujeme žádné speciální procesy dělbý zdrojů mezi druhy; stačí, když máme rozmanitost míst. Ostatní následuje samo.

Chce se vám namítat, že by to mohlo být všechno obráceně? Že jen proto, že je většina druhů vzácná, můžeme pozorovat rozmanitost míst? Jistě, kdyby byla většina druhů hojných, byly by na většině míst a ta by si byla mnohem podobnější. Do jisté míry je opravdu otázkou vkusu, co považujeme za primární. Jenže kdyby to bylo obráceně, museli bychom najít mechanismus, který generuje vzácnost, a potíží s měřítkem a univerzalitou by se nám vrátila jako bumerang. Na jaké prostorové škále by ten zatím neznámý mechanismus fungoval? Náš příběh je mnohem jednodušší. Koneckonců si dovedeme představit spoustu důvodů, proč se místa od sebe liší (počínaje heterogenitou prostředí až po omezené schopnosti šíření jednotlivých druhů), takže právě tuto rozdílnost můžeme považovat za primární a vše ostatní za odvozené.

Je to vlastně zvláštní. Nejuniverzálnější ekologický jev, studovaný mnoho desítek let, plyne jednoduše z toho, že příroda je rozmanitá a v každém místě trochu jiná.

4. Snímek
© David Storch.

Abstract: Why species are rather scarce than abundant by David Storch and Arnošt Šizling: The distribution of species abundances has been traditionally considered to be lognormal, generated by some random multiplicative process, comprising for instance unequal random division of resources among species. However, we have shown that the lognormal distribution cannot universally apply across spatial scales. Moreover, the observed shape of the distribution at particular spatial scale can be attributed to the process of splicing from the distribution occurring at smaller scales, given that there is spatial turnover in species composition between neighbouring plots, and that species abundances are spatially autocorrelated. The distribution of species population sizes thus results from the fact that landscape is heterogeneous and there are limits of population dispersal.

³ Šizling A. L., Storch D., Šizlingová E., Reif J., Gaston K. J.: Species-abundance distribution results from a spatial analogy of central limit tvorem, *PNAS* 106, 6691–6695, 2009.