

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Marie Škvorová

Vliv kompetice na strukturu společenstev protist

Influence of competition to structure of protist communities

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Helena Bestová

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 19.08.2016

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především své školitelce Mgr. Heleně Bestové za velkou trpělivost, ochotu a podporu.

Dále děkuji Oskarovi Maxovi za tvůrčí psavý týden v Krkonoších, velmi děkuji mé rodině a všem blízkým, kteří mě v průběhu psaní práce podporovali.

Abstrakt:

Práce se zabývá kompeticí a mechanismy koexistence druhů. V úvodu je popsána koexistenční teorie. Dle ní existují mezi druhy dva typy rozdílů, nikové a fitness. Fitness rozdíl zvyšují mezidruhovou kompetici, převažují-li nad nikovými, vede vyšší rozdílnost druhů k vyšší mezidruhové kompetici. Tento závěr je nový, předchozí teorie předpokládala, že každý rozdíl kompetici snižuje.

Ve své práci shrnuji výsledky experimentálních studií, které koexistenční teorii testují. Zaměřuji se především na protista, která jsou důležitou ale opomíjenou skupinou organismů. Všechny studie ukazují kompetici jako významnou sílu při strukturování společenstev, vyvození obecných závěrů je však komplikované. V souladu s *competition-relatedness hypothesis* u některých linií kompetice klesá spolu s příbuzností. Ve většině případů tento vztah neexistuje, neboť musí být splněny tyto podmínky: funkční vlastnosti musí mít fylogenetický signál a musí být evolučně konzervované.

Z protistních studií vyplývá, že k odvození vztahů ve společenstvech je vhodné testovat vyšší počet druhů namísto párových kombinací. Podobný vztah může platit také u funkčních vlastností. Jak bylo prokázáno u rostlin, vliv vlastností na kompetici může vznikat až kombinací jejich vyššího počtu, a jednotlivé vlastnosti mohou přispívat různou měrou k nikovým i fitness rozdílům zároveň. Shodné testování na protistech nebylo dosud provedeno a je vhodným směrem budoucího výzkumu.

Klíčová slova: kompetice druhů, koexistence druhů, nika, koexistenční teorie, fylogenetická vzdálenost, *competition-relatedness hypothesis*, nikový rozdíl, fitness rozdíl, trait, protista

Abstract:

This work deals with competition as well as mechanisms of coexistence of species. The introduction presents contemporary coexistence theory. There are two types of differences – niche and relative fitness differences. Fitness differences increase inter-species competition. This is a novel result, current theory expected differences decrease competition in any case.

This work summarized results of experimental works that have investigated various aspects of co-existence theory, with special focus on protists. Competition was found to be an important mechanism in creating patterns of community assembly, unfortunately drawing common results is complicated. According to competition-relatedness hypotheses, within some competition lines competition decreased with relatedness. This relation however does not hold always. There are two conditions: functional traits must bear a phylogenetic signal and must be evolutionally conserved.

Studies on protists imply that higher number of species should be included instead of pairwise combination tests in order to get valid information on relation of species. This could be similar for traits. Plants experiments have shown that competition may be affected by traits only in complex systems with a number of traits included. Such experiment involving protists have not been carried yet and seems to form a good direction for future investigation.

Key words: competition of species , coexistence of species, niche, contemporary coexistence theory, phylogenetic distance, competition-relatedness hypothesis, niche differences, relative fitness differences, trait, protists

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Teorie řešící koexistenci organismů.....	2
1.1 Niková teorie.....	2
1.2 Neutrální teorie.....	3
1.3 Koexistenční teorie.....	4
1.3.1 Nikové rozdíly.....	5
1.3.2 Fitness rozdíly.....	5
1.3.3 Typy koexistence.....	6
1.3.4 Výsledek kompetice.....	7
1.4 Porovnání teorií.....	8
3. Koexistenční teorie v širším kontextu.....	9
3.1 Traits.....	9
3.2. Competition-relatedness hypothesis.....	10
4. Kompetice ve společenstvech vyšších organismů.....	12
4.1 Studie u vyšších organismů.....	12
4.3 Závěry studií.....	14
5. Kompetice ve společenstvech protist.....	16
5.1 Protistní studie.....	17
5.2 Závěry protistních studií.....	21
6. Závěr.....	23
7. Seznam použité literatury.....	25

1. Úvod

Ekologové se již dlouho zabývají otázkou, čím je způsobeno, že určité druhy spolu v rámci ekosystému mohou koexistovat, zatímco jiné nikoliv (Diamond, 1975; Weiher, E., & Keddy, 1999). Jedním z důležitých mechanismů, který přispívá ke složení společenstva je mezidruhovú kompetice, vzájemně negativní interakce mezi dvěma či více druhy (C. Elton, 1946). Kompetice vede ke snížení početnosti (abundance) jednoho či více soupeřících druhů, v extrémním případě může vést až k tzv. kompetičnímu vyloučení, kdy populace slabšího kompetitora poklesne na nulu (Gause, 1935). Kompetice je způsobena omezenou kapacitou zdrojů a odlišnými schopnostmi druhů zdroje využívat.

Do současné doby bylo zformulováno několik rozdílných teorií, které vysvětlují mechanismus koexistence. Niková teorie (C. S. Elton, 1927; Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957) říká, že každý organismus či druh má určitý způsob reakce na biotické a abiotické faktory, lišící se od ostatních druhů. Tento soubor vlastností a strategií se nazývá ekologická nika. Koexistence u dvojice druhů je podmíněna mírou jejich vzájemné podobnosti. Čím více jsou druhy podobné (jejich niky se více překrývají) tím vyšší je míra kompetice. Je-li podobnost příliš veliká, tzv. limitní podobnost, nastane kompetiční vyloučení (Abrams, 1983; Gause, 1935). Druhy se zcela shodnými nikami nemohou koexistovat (Hardin, 1960).

Neutrální teorie (Bell, 2000; Hubbell, 2001) klade důraz na náhodné procesy – demografické změny, limity v možnostech šíření jedinců a speciaci¹. V tomto pojetí nezáleží na nikových rozdílech. Koexistence i vyloučení jsou dány stochasticky.

Koexistenční teorie (Chesson, 2000) dělí rozdíly mezi druhy na dvě kategorie, nikové a fitness rozdíly (niche differences, relative fitness differences). Nikové rozdíly zvyšují vnitrodruhovú kompetici², čímž zároveň vyrovnává působení mezidruhovú kompetice a přispívá se ke stabilní koexistenci druhů. Naproti tomu fitness rozdíly zvyšují kompetici mezidruhovú, čímž přispívají k nestabilitě a kompetičnímu vyloučení. Nikové a fitness rozdíly mohou nabývat různé síly. Jsou-li nulové, je také kompetice nulová a koexistence je řízena náhodnými procesy. Neutrální teorie je tak speciálním případem Chessonovy teorie.

V následující kapitole budou zmíněné teorie popsány podrobněji.

¹ speciace = evoluční proces, vznik nového druhu

² vnitrodruhovú kompetice = probíhá mezi jedinci stejného druhu, vede ke zpomalení růstu populace

2. Teorie řešící koexistenci organismů

1.1 Niková teorie

Výraz ekologická nika poprvé použil J. Grinnell (1917), ve své práci o kalifornském pěvci. Formuluje jej zde jako úzké rozpětí podmínek (biotických i abiotických), na které je organismus adaptován.

Odlišný pohled na niku přinesl C. S. Elton (1927). Klasifikoval ji jako místo, které organismus zabírá v prostředí na základě vztahů s okolím, například dle potravy a predátorů. Eltonova nika odpovídá funkční roli organismu v komunitě.

O 30 let později přišel se svým vysvětlením také Hutchinson (1957). Jednotlivé podmínky a zdroje, které organismus potřebuje – faktory vhodné pro život, vynesl na osy n-dimensionálního prostoru. Počet os grafu odpovídá počtu faktorů. Každý druh lze pak v rámci n-dimensionálního prostoru jasně definovat. Prostor, který druh v grafu zabírá, odpovídá rozpětí faktorů, ve kterých dokáže žít.

Niková teorie (Hutchinson, 1957) předpokládá, že jednotlivé druhy se v rozpětí faktorů liší. Vzájemné rozdíly jednotlivých druhů zjemňují negativní vliv mezidruhové kompetice. Mezidruhové rozdíly byly již mnohokrát dokázány, například v klasické studii o odlišnosti strategií ve využití prvků u protist (Tilman, 1982).

Částečná shoda v nárocích na zdroje se nazývá nikové překrytí (niche overlap). Čím je míra překrytí vyšší, tím vyšší je míra vzájemné kompetice. Existuje limitní podobnost (Mac Arthur & Levins, 1967), jejíž překročení vede ke kompetičnímu vyloučení (Gause, 1935). Tato limitní podobnost závisí na šířce niky, počtu faktorů a proměnlivosti prostředí (Mac Arthur & Levins, 1967). Šířka niky odpovídá rozpětí faktorů, ve kterých druh může žít. Čím je nika užší, tím více druhů se do daného prostředí vejde. U počtu faktorů platí přímá úměrnost – čím více faktorů je, tím snáze se druhy mohou odlišit a tím více jich může koexistovat.

Niková teorie předpokládá, že jakýkoliv rozdíl mezi dvojicí druhů vede ke snížení síly kompetice. Koexistenční teorie (Chesson, 2000) je s tímto závěrem v rozporu, což bude diskutováno níže.

1.2 Neutrální teorie

Neutrální teorie (The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography) přináší neobvyklý pohled na koexistenci druhů. Oba autoři (Bell, 2000; Hubbell, 2001), kteří nezávisle na sobě dospěli k podobným závěrům, obrací svou pozornost od níkových rozdílů k náhodě.

Dříve, než celou teorii vysvětlím, uvedu několik pojmů tak, jak je definují autoři. Biodiverzitu vymezují pomocí druhové bohatosti a relativní početnosti druhů. Druhová bohatost odpovídá množství druhů na stanovišti a početnost procentuálnímu zastoupení daného druhu v porovnání s ostatními, přičemž obojí se vztahuje k danému místu a času (Bell, 2000; Hubbell, 2001). Ekologickým společenstvem pak nejsou myšleni všichni jedinci žijící na daném území, ale pouze ti, kteří přinejmenším částečně spotřebovávají shodné potravní zdroje. Jsou to tedy jedinci ze stejné úrovně potravní pyramidy, jejich vymezení má blízko k definici potravních gild³. Příkladem je zooplankton v rybníce živící se drobným fytoplanktonem (Hubbell, 2001).

Podle neutrální teorie jsou ekologická společenstva utvářena ekologickým driftem, náhodnou migrací a náhodnou speciací. Pojem neutrální znamená rovnocennost ve vnímání jedinců patřících k různým druhům (Hubbell, 2001). Teorie k nim přistupuje jako k rovnocenným z hlediska fitness a přiřazuje jim v porovnání s ostatními stejné pravděpodobnosti driftu, migrace i speciace (Hubbell, 1979). Teorie se zaměřuje na jednotlivce, nikoliv druhy, protože tento přístup umožňuje zohlednit početnost. Termín ekologický drift zahrnuje stejné děje, jako častěji užívaný termín demografická stochasticita. Jedná se o náhodné vlivy na počet potomků, přežívání a úmrtí (Hubbell, 2001). Ekologický drift i migrace probíhají v krátkém časovém měřítku, naproti tomu speciace působí na dlouhé časové škále. Navzdory odlišnému mechanismu působení je její zahrnutí do teorie nezbytné. Společenstvo, ve kterém působí drift a migrace, podléhá náhodným extinkcím, což může vést až k zachování jediného druhu. Speciace může extinkce vyvážit a tím je umožněno zachování diverzity (Adler, HilleRisIambers, & Levine, 2007).

Jak vyplývá z výše uvedeného, neutrální teorie se nesoustředí níkové rozdíly. Přestože nepopírá, že existují, nepokládá je za důležité pro ovlivnění koexistence, neboť celkově nepředpokládá vliv kompetice na složení společenstva. Hubbell (2001) ve své práci

³ potravní gilda = souhrnné označení pro druhy, které mají na daném území shodnou potravní strategii.

zdůrazňuje mezeru v empirickém výzkumu – přestože rozdíly mezi nikami jednotlivých druhů byly změřeny mnohokrát (Adler et al. 2013), v době vzniku teorie existovalo pouze málo výzkumů, které úspěšně ukázaly jejich souvislost s udržení biodiversity ekosystému (Silvertown, 2004).

Tato teorie přináší nový pohled na vliv náhody v utváření ekologického společenstva. Dle mnoha kritiků však nelze předpokládat její univerzální platnost (Adler, HilleRisLambers, & Levine, 2007; Chesson, 2000). I samotní autoři vnímají teorii jako extrémní, nikoliv výlučný, případ utváření společenstva (Bell, 2000; Hubbell, 2001). Jisté zjednodušení nicméně umožňuje sestavit nulové modely pro použití v rámci nulových hypotéz při testování dynamiky společenstva (Bell, 2000; Hubbell, 2001). Zjednodušení se také stává méně výrazným při posuzování vývoje společenstev z hlediska makroevolučních dějů za použití rozsáhlých časových úseků (Chesson, 2000).

V závěru kapitoly budou zmíněny argumenty proti univerzální platnosti teorie a její vztah ke koexistenční teorii (Chesson, 2000).

1.3 Koexistenční teorie

Koexistenční teorie (Chesson, 2000), podobně jako teorie niková, spatřuje příčinu koexistence druhů v jejich vzájemných rozdílech. Rozdíly mezi druhy lze rozdělit na dva typy, nikové rozdíly (niche differences) a fitness rozdíly (relative fitness rozdíly). Nikové rozdíly zvyšují vnitrodruhovou kompetici, čímž kompenzují vliv mezidruhové kompetice a přispívají ke stabilní koexistenci druhů. Fitness rozdíly mají opačný účinek – zvyšují kompetici mezi jednotlivými druhy, čímž přispívají k nestabilitě a zvyšují pravděpodobnost kompetičního vyloučení slabšího druhu (Chesson, 2000). Právě vymezení fitness rozdílů je novinkou, která teorii odlišuje od předcházejícího přístupu. Zatímco niková teorie řadila všechny rozdíly *de facto* mezi nikové rozdíly, snižující mezidruhovou kompetici, koexistenční teorie poukázala na fakt, že některé rozdíly mezidruhovou kompetici zvyšují (Adler, HilleRisLambers & Levine 2007; Mayfield & Levine 2010).

1.3.1 Nikové rozdíly

Nikové rozdíly působí skrze vnitrodruhovou kompetici. Její velikost závisí na zastoupení druhu v komunitě. Je-li druh na stanovišti vzácný, vliv kompetice na jednotlivce je nízký (Chesson, 2000). Snížená vnitrodruhová kompetice druh je zvýhodňuje vůči druhům s vyššími populacemi. Díky tomu může druh rychleji růst a dorovnat své množství (Chesson, 2000). Spolu s nárůstem hustoty stoupá míra vnitrodruhové kompetice, snižuje s fitness jednotlivce a následkem toho rychlost růstu druhu. Ve chvíli, kdy druh dosáhne vysoké hustoty na stanovišti, podléhá silné vnitrodruhové kompetici. Ta jej v prostředí znevýhodní a vede ke snížení, až zastavení jeho růstu. Existence nikových rozdílů tedy vede ke vzniku negativně frekvenčně závislého růstu (HilleRisLambers et al., 2012). Tato negativní závislost je příčinou stabilizačního účinku na koexistenci (Mayfield & Levine, 2010).

Mezi nikové rozdíly patří druhově specifické interakce se zdroji, patogeny, predátory, nebo abiotickými podmínkami (Chesson, 2000).

Jsou-li nikové rozdíly vyšší, než fitness rozdíly, udržují diverzitu společenstva, neboť brání vyloučení slabšího kompetitora. Obtížně se kvantifikují, protože vždy záleží na veškerém okolí organismu – na prostředí i na druhovém složení (HilleRisLambers et al., 2012). Je však možné je pomocí různých metod odvodit (Kraft, Godoy, & Levine, 2015), což bude ukázáno v následujících kapitolách.

1.3.2 Fitness rozdíly

Fitness rozdíly zvyšují mezidruhovou kompetici a tím zvyšují pravděpodobnost kompetičního vyloučení. Tyto rozdíly dávají druhu frekvenčně nezávislou výhodu, působí kompetiční dominanci (Chesson, 2000). Slovo fitness je zde použito v ekologickém, nikoliv evolučním, kontextu. Navzájem srovnávány jsou jednotlivé druhy, nikoliv jedinci (Adler et al., 2007).

Zatímco nikové rozdíly působí snížení náchylnosti druhů k vyhynutí, fitness rozdíly působí vzájemné rozlišení senzitivity. Kompetitor s nižší fitness je ohrožen vyhynutím více než silnější kompetitor. Jedná se o asymetrickou kompetici (Carroll, Cardinale, & Nisbet, 2011). Stejně jako nikové rozdíly, mohou i fitness rozdíly vzniknout mnoha různými způsoby – rozdílnými schopnostmi spotřebovávání limitujících zdrojů, odlišnou

citlivostí vůči predátorům, či skrze prostředím způsobené odlišnosti v počtu potomků (HilleRisLambers et al., 2012). Patří mezi ně například odlišnost ve výšce dvou rostlin v prostředí limitovaném množstvím světla (Harper 1977; Mitchley & Grubb 1986; Goldberg & Miller 1990).

Fitness rozdíly ovlivňují relativní zastoupení (početnost) druhů v komunitě. Také ony závisí na specifických podmínkách prostředí a okolních druhů a jsou obtížně kvantifikovatelné (HilleRisLambers et al., 2012).

V praxi je obtížné fitness a nikové rozdíly navzájem rozlišit (HilleRisLambers et al., 2012; Kraft et al., 2015). Situaci nenahrává skutečnost, že konkrétní trait může podle okolností přispívat k jednomu či druhému typu rozdílu, či dokonce k oběma zároveň (HilleRisLambers et al., 2012; Chesson, 2000; Kraft et al., 2015). Konkrétní příslušnost k nikovému či fitness rozdílu může také povstávat až z kombinace vyššího počtu traits (Kraft et al., 2015). Pomocí vhodné metody je možné určit poměr, kterým traits přispívají ke každému z rozdílů (Kraft et al., 2015).

1.3.3 Typy koexistence

Nikové a fitness rozdíly nabývají různých velikostí (viz níže). Jejich vzájemný poměr určuje jak, případně zda vůbec, spolu druhy koexistují. Může dojít ke stabilní koexistenci, nestabilní koexistenci, či ke kompetičnímu vyloučení (Chesson, 2000).

Stabilní koexistence označuje situaci, kdy spolu druhy dlouhodobě koexistují chráněny před vyhynutím. Tato koexistence nastává, je-li síla nikových rozdílů větší, než síla fitness rozdílů (HilleRisLambers et al., 2012). Početnosti druhů se nemění, nevykazují dlouhodobý trend (Chesson, 2000). Poklesne-li hustota jednoho z druhů na nízkou hodnotu, daný druh je schopen za přítomnosti ostatních druhů svou hustotu opět zvýšit. Tato podmínka je definována jako invazibilita a může být předmětem testování k odhalení typu koexistence (Chesson, 2000). Druh s nízkou hustotou je označen jako druh invazivní (invader), zbylé druhy jsou nazvány domovskými (residents) (Chesson, 2000). Během výpočtů se zanedbává vliv invadujícího druhu na domovské, protože je vzhledem k jeho nízké hustotě nepatrný (Chesson, 2000).

Protože oba typy rozdílů závisí na prostředí a biotických interakcích, stabilita může být snadno narušena změnou podmínek (např. změna v dostupnosti zdroje, výskyt nového druhu na stanovišti) (HilleRisLambers et al., 2012).

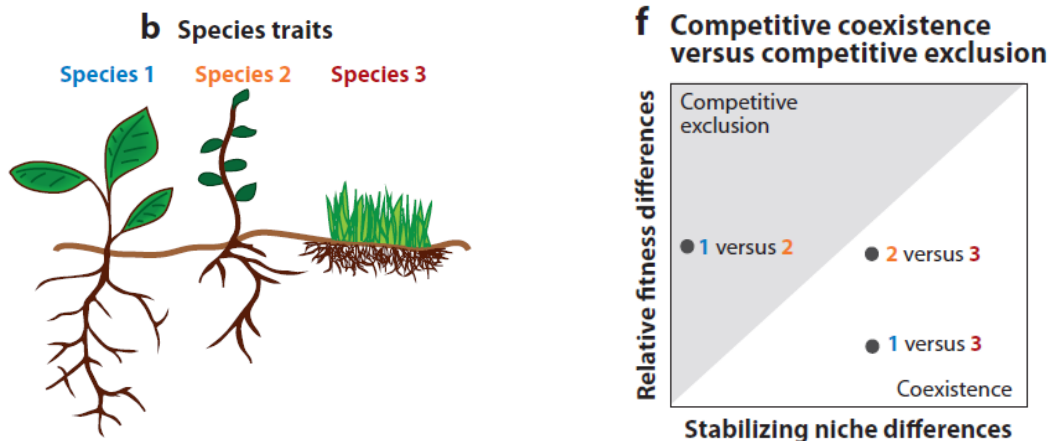
Nestabilní koexistence označuje absenci vyrovnávacích mechanismů. Druh, který poklesne na nízkou hustotu, nedokáže ztrátu vyrovnat a je ohrožen kompetičním vyloučením (Chesson, 2000). Tento typ koexistence nastává, pokud je síla nikových rozdílů menší, než síla fitness rozdílů (HilleRisLambers et al., 2012). Druhy dlouhodobě nekoexistují (Chesson, 2000).

Nestabilní koexistence může být vymezena také tak, jak ji v podstatě definoval Hubbell ve své neutrální teorii – nikové i fitness rozdílů mezi druhy jsou blízké nule (Chesson, 2000). Druhy neustále, byť velmi pomalu, směřují k vyhynutí. Velmi pomalá ztráta druhů je pro mnoho lidí totožná s koexistencí a pravděpodobně odpovídá způsobu, jakým příroda funguje (Chesson, 2000). Bráno z makroevolučního hlediska, nakonec každá koexistence je pouze dočasná, a každý druh dříve či později vyhyne (Hubbell, 2001).

1.3.4 Výsledek kompetice

Výsledek kompetice dvou druhů je určen vzájemným poměrem jejich nikových a fitness rozdílů. Ke stabilní koexistenci je třeba, aby nikové rozdílů byly větší, než rozdílů ve fitness (Chesson, 2000). Mají-li druhy mezi sebou malé rozdílů ve fitness, stačí k překonání jejich vlivu malé rozdílů nikové. Podobně také mohou být i velké rozdílů ve fitness překonány přítomností dostatečně velkých nikových rozdílů (HilleRisLambers et al., 2012). Pokud nejsou nikové rozdílů přítomné, vyřadí nejsilnější kompetitor zbylé druhy (Mayfield & Levine, 2010).

Vzájemný vztah obou typů rozdílů je znázorněn na grafu (**obr1**). Druh 1 nejlépe čerpá vodu, díky svým dlouhým kořenům. Druh 3 nejlépe čerpá dusík, protože má povrchové, hustě se větvící kořeny. Osy grafu znázorňují relativní velikost nikových (stabilizing niche differences) a fitness rozdílů (relative fitness differences). Koexistence nastává v bílé oblasti grafu, při překonání fitness rozdílů nikovými (druhy 2 a 3; 1 a 3). Kompetiční vyloučení nastává, když jsou fitness rozdílů větší než nikové – šedá oblast grafu (druhy 1 a 2) (HilleRisLambers et al., 2012).



Obr.1: Vztah mezi traits – vlastnostmi druhu (*b*) a koexistencí (*f*). Druh 1 je dominantním kompetitorem pro vodu, díky dlouhým kořenům (*b*) může čerpat vodu z prostor nepřístupných druhu 2 a 3. Druh 3 je dominantním kompetitorem pro dusík, díky více se větvícím kořenům (*b*). Druhy 1 a 3, nebo 2 a 3 mohou koexistovat, neboť se liší ve svých nárocích. Druh 1 kompetičně vyloučí druh 2, jejich nároky na zdroje jsou příliš podobné. Vše je znázorněno na grafu (*f*), vzájemným poměrem mezi nikovými a fitness rozdíly a jejich velikostí. Šedá zóna grafu značí kompetiční vyloučení, bílá koexistenci (*f*), (HilleRisLambers et al., 2012).

1.4 Porovnání teorií

Tradičně byla příčina koexistence vnímána jako důsledek vzájemných rozdílů druhů, rozdílů v nikách (Hutchinson, 1957). Novější neutrální teorie považuje za důležité náhodné procesy (Hubbell, 2001). Koexistenční teorie (Chesson, 2000) umožňuje propojit oba mechanismy uplatňující se při tvorbě diverzity, nikové i neutrální. Koexistenční a neutrální teorie se sice zdají být velmi rozdílné – první zvyrazňuje niky, druhá náhodu – ale analýza ukazuje, že obě teorie je možno propojit (Adler, HilleRisLambers, & Levine, 2007).

Z pohledu koexistenční teorie jsou příčinou kompetice nikové a fitness mezidruhové rozdíly. Jestliže nikové ani fitness rozdíly nejsou přítomné, kompetice na společenstvo nepůsobí. Dynamika společenstva je pak řízena náhodnými procesy a odpovídá neutrálnímu modelu (Adler et al., 2007). Jednotlivé teorie se nevyklučují, neutrální teorii lze považovat za zvláštní případ teorie koexistenční (Adler et al., 2007).

Po propojení obou teorií vzniká otázka, do jaké míry povstává pozorovaná diversita v reálných komunitách ze silných nikových rozdílů překonávajících fitness rozdíly (Chesson, 2000) a do jaké míry ze slabých nikových rozdílů a ekvivalentní fitness

(Hubbell, 2001). Pro její zodpovězení v konkrétním společenství je třeba kvantifikovat velikost fitness rozdílů a stabilizačních nikových rozdílů. Sílu nikových rozdílů lze odvodit na základě negativního frekvenčně-závislého růstu. Přítomnost silné negativní závislosti *per capita* populačního růstu a relativní abundance svědčí o silných stabilizujících mechanismech, a tedy o společenství řízeném nikovými procesy (Adler et al., 2007).

3. Koexistenční teorie v širším kontextu

V předcházejících kapitolách byla popsána současná koexistenční teorie v kontextu dalších významných teorií. Díky rozlišení nikových a fitness rozdílů teorie přináší možnost přesnějšího poznání kompetičních vztahů (Adler et al., 2007). Existuje snaha tuto teorii převést do praxe, dospět k zobecnění, díky kterému by bylo možné předvídat výsledek kompetice v různých společenstvech. Současná pozorování všech druhů ve společenstvech jsou totiž značně nepraktická, náročná z hlediska objemu potřebných dat i z hlediska času (HilleRisLambers et al., 2012; Losos, 2008). Zobecnění je hledáno skrze vlastnosti druhů a jejich fylogenezi. Nalezení obecného a snadno aplikovatelného principu, vypovídajícího o síle kompetice, by umožnilo širokou aplikaci např. při ochraně ohrožených druhů a ekosystémů (HilleRisLambers et al., 2012).

3.1 Traits

Traits jsou vlastnosti organismu. V rámci ekologie společenstev jsou traits zástupným termínem pro vlastnosti, které ovlivňují vnitrodruhovou či mezidruhovou kompetici (Violle et al., 2007). V českém překladu se tomuto slovu pravděpodobně nejvíce blíží označení „funkční vlastnosti“. V následujícím textu bude používán původní termín traits.

Traits přispívají k nikovým či fitness rozdílům mezi druhy. Na základě hodnot těchto vlastností je možné předvídat, zda druhy budou stabilně koexistovat (Chesson, 2000; Mayfield & Levine, 2010). V některých případech není jejich zařazení jednoznačné, neboť mohou přispívat k oběma typům rozdílů (Chesson, 2000). Někdy je také potřeba kombinace vícero traits, aby nikový či fitness rozdíl byl patrný (Kraft et al., 2015). Zařazení trait k určitému typu rozdílu, který zvyšuje, či snižuje mezidruhovou kompetici, je navíc ovlivněno konkrétní podobou biotických a environmentálních vlivů na stanovišti (HilleRisLambers et al., 2012).

Cílem zkoumání traits je propojení s výslednými vzorci společenstva (Kraft et al., 2015). Na základě traits zvolených druhů předvídat jeho chování (ne/stabilita na základě koexistence, negativního frekvenčně-závislého růstu a kompetičního vyloučení přítomných druhů) (Chesson, 2000) a obráceně také na základě pozorovaných závislostí ve společenství (například fylogenetických vzorců, neboli pozorovaných příbuzenských vzdáleností mezi jednotlivými druhy) odvozovat vlastnosti druhů a kompetiční minulost (HilleRisLambers et al., 2012). Kompetiční minulostí jsou myšleny vztahy, které je možné odhadnout na základě složení společenstva – druh, který je lokálně nepřítomný, ale vyskytuje se regionálně, mohl na stanovišti podlehnout kompetičnímu vyloučení (HilleRisLambers et al., 2012).

Určit, které traits a jejich kombinace mají vliv při formování společenstva, je složité. A jejich měření je poměrně náročné – jednak časově, a také díky vnitrodruhové variabilitě mezi vlastnostmi (Violle et al., 2012). Traits také nemusí mít u jednotlivých linií stejný význam. Trait, který u jedné linie přispívá k nízkým rozdílům, u druhé může spadat do fitness (HilleRisLambers et al., 2012). Ekologové proto hledají obecnější vlastnost, která by zastřešila všechny traits a byla snadno měřitelná. Jako proxy pro podobnost traits se mnohdy používá příbuznost druhů, neboli fylogenetická vzdálenost, která dělí dvojici druhů v evolučním čase (Cahill et al. 2008; Webb et al. 2002).

3.2. Competition-relatedness hypothesis

Základní myšlenka použití fylogenetických vztahů jako proxy pro funkční similaritu je, že blíže příbuzné druhy jsou si funkčně podobnější. Základy položil před více než 150 lety Darwin (1859), který upozoroval, že invazivně úspěšné druhy jsou v porovnání s ostatními druhy v komunitě často méně příbuzné, než jsou tyto druhy mezi sebou. Na základě pozorování a testování několika druhů vyslovil domněnku, že míra příbuznosti úzce souvisí s mírou podobnosti druhů a tedy s jejich schopností spolu koexistovat (Darwin, 1859). Darwinova myšlenka byla, spolu s rozvojem nízké teorie, dále rozšířena, v současnosti je základem *competition-relatedness hypothesis* (CRH), která říká že síla kompetice závisí na míře příbuznosti. (Cahill et al., 2008).

Dle CRH je kompetice silnější mezi blízkými příbuznými druhy. Nestáčili se evolučně odlišit a mají vyšší míru nikového překrytí. Vysoká míra překrytí vede k podobným nárokům na zdroje a k silné mezidruhové kompetici, což dále vede k vyšší pravděpodobnosti kompetičního vyloučení (Cahill et al., 2008). Ve společenstvu by spolu proto měli lépe koexistovat méně příbuzné, fylogeneticky vzdálenější, druhy, které podléhají nižší mezidruhové kompetici (Cahill et al., 2008).

CRH se stala všeobecně přijímanou a velkou měrou aplikovanou (při zjišťování procesů formujících společenstva a při tvorbě ochranných plánů), neboť na první pohled působí velmi intuitivně a logicky (Mayfield & Levine, 2010). Ve skutečnosti však po velkou část své existence nebyla testována. Současné studie prokazující její platnost mají smíšené výsledky (Venail et al., 2014). Nejednoznačná podpora hypotézy je logická, neboť hypotéza neodpovídá závěrům koexistenční teorie. Veškeré rozdíly mezi druhy jsou považovány za přínosné pro snížení kompetice, nejsou uvažovány fitness rozdíly, které mezidruhovou kompetici zvyšují (Mayfield & Levine, 2010). Hypotéza v sobě dále skrývá předpoklad, že velikosti rozdílů mezi druhy se v průběhu evoluce zvyšují. Ve skutečnosti však může docházet také ke konvergentnímu vývoji⁴. Navíc samotné traits nemusí být evolučně stabilní (Alexandrou et al., 2014; Losos, 2008; Narwani et al., 2015).

Podmínkou platnosti hypotézy je také existence fylogenetického signálu (Losos, 2008). Fylogenetický signál je genetická podobnost dvou druhů, která vypovídá o míře jejich příbuznosti. Konvergentní evoluce druhů vede k mizení fylogenetického signálu – vzájemná podobnost již nevypovídá o skutečné fylogenetické vzdálenosti. Signál se týká se celého genomu, a nemusí být přítomen v jednotlivých traits. Není-li v traits obsažen, není patrná závislost mezi kompeticí a fylogenetickou vzdáleností (Losos, 2008).

⁴ konvergentní vývoj = dva druhy se vlivem podobných biotických a abiotických faktorů vyvíjejí k ekologické podobnosti

4. Kompetice ve společenstvech vyšších organismů

V předcházejících kapitolách jsem shrnula současnou koexistenční teorii, která přináší nový pohled na vliv kompetice na strukturu společenstev. Nyní se zaměřím na experimentální studie, které koexistenci a kompetici mezi druhy přímo testují. Tyto studie například řeší proměnu traits na gradientu fylogenetické vzdálenosti, hledají způsob kvantifikace nikových a fitness rozdílů, či doporučují vylepšení metodiky testování. V této kapitole budou uvedeny studie provedené na vyšších organismech, v kapitole následující pak studie protistní. Studie na vyšších organismech jsou častější, přestože protistní pokusy mohou být vzhledem k malé náročnosti na prostor a rychlému generačnímu obratu komplexnější a přináší cenné poznatky (příkladem komplexní studie je např. H. R. Naughton et al., 2015).

4.1 Studie u vyšších organismů

Při srovnávání odlišné reakce rostlin z různých funkčních skupin (C3 a C4, luštěniny a ostatní druhy) byla odhalena závislost na nikových rozdílech. Fungování travních společenstev bylo řízeno nikovými, nikoliv neutrálními procesy. V experimentálních travních společenstvech byl růst přidaného druhu brzděn přítomností druhů ze stejné funkční skupiny. Že kompetice hraje důležitou roli při formování těchto společenstev a jejich fungování tedy není neutrální (Fargione, Brown, & Tilman, 2004).

Strauss a kol. (2006) testovali ovlivnění invazivních schopností druhů v závislosti na jejich příbuznosti. Přidání nového kompetitora do společenstva bylo úspěšnější tehdy, když byl druh méně příbuzný. Naopak přítomnost blízké příbuzných druhů ve společenství vedla k poklesu biomasy a k nižší invazivnosti přidaného druhu. Druh, který je více fylogeneticky vzdálen od zbylých druhů ve společenství, není limitován podobnými nároky na zdroje, a má vyšší pravděpodobnost, že se ve společenstvu uchytí.

Vliv příbuznosti na koexistenci mezi druhy zjistili také Maherali a Klironomos (2007). Ti sestavili experimentální společenstva mykorhizních hub. Pro svůj experiment použili zástupce ze tří řádů, kteří se liší v traitech. Společenstva osazená zástupci z více řádů si zachovala vyšší celkovou diverzitu. Na úrovni řádu relativně fylogeneticky vzdálenější mykorhizní houby lépe koexistovali a symbiotizující rostliny měli oproti relativně blíže příbuzným společenstvům vyšší nárůst biomasy. Fylogenetická vzdálenost a velikost

rozdílů funkčních vlastností byla pozitivně korelovaná. Maherali a Klironomos (2007) dokázali, že fylogenetická příbuznost mykorrhizních hub souvisí s intenzitou kompetičního vyloučení.

Cahill a kol. (2008) provedli meta-analýzu 5 studií, celkem porovnal 142 druhů cévnatých rostlin, 50 pozorovaných druhů oproti 92 kompetitorům. Studie sledovaly relativní kompetiční schopnosti pomocí procentuálního úbytku biomasy druhu rostoucího s kompetitorem oproti druhu rostoucímu samostatně. Vztah mezi fylogenetickou vzdáleností a silou kompetice byl nesignifikantní. Při samostatném posuzování jednoděložných a dvouděložných rostlin vyšlo najevo, že dvouděložné byly obecně silnějšími kompetitory v porovnání s jednoděložnými. Na úrovni nadřádů byl výrazný rozdíl ve fitness. V rámci jednoděložných rostlin stoupala velikost mezidruhov^é kompetice spolu se zvyšováním fylogenetické vzdálenosti. Tato závislost však vysvětlovala menší část variability, než funkční vlastnosti samotné (Cahill et al., 2008). Nejdůležitějším trait se pak ukázala schopnost tvořit biomasu, ta u jednoděložných ze shrnutých studií vysvětlila celých 63 % variability kompetičních schopností (Keddy, Fraser, & Wisheu, 1998). Znalost konkrétních traits může proto o druhu vypovídat o kompetici mezi druhy více, než fylogenetická informace. (Cahill et al., 2008).

Předcházející studie se zabývaly vlivem fylogeneze na velikost kompetice. Godoy a kol. (2014) zdůraznily dosud přehlížený vztah mezi fylogenezí a kompeticí – se vzrůstající fylogenetickou vzdáleností vzrůstá variabilita nikových a fitness rozdílů. Autoři předpokládají, že rozdíly mezi blízkými taxony jsou malé a se vzdáleností mohou narůstat. Působením evoluce může dojít k velkému odlišení, či naopak ke konvergentnímu vývoji. Výsledné rozdíly u vzdálených taxonů jsou zřejmě nikoliv větší, ale variabilnější. Díky širšímu rozpětí hodnot, které druhy mohou nabývat, existuje větší variabilita v kompetičních vztazích. Mezi fylogeneticky vzdálenou dvojicí druhů může dojít ke kombinaci malých nikových a velkých fitness rozdílů či naopak. Dochází tak k rychlejšímu kompetičnímu vyloučení i k pevnější stabilní koexistenci. Výsledky studie prokázaly vztah fitness rozdílů a fylogeneze, nikové rozdíly ve vztahu s fylogenezí prokázány nebyly. I přes prokázanou závislost fitness rozdílů a fylogeneze nedocházelo u vzdálených příbuzných k častějšímu kompetičnímu vyloučení, což je z velké části vysvětleno vyšší mírou variability fitness rozdílů. Autoři z uvedeného usuzují, že z fylogenetických vzorců nelze odvodit kompetiční závislosti, a to ani za předpokladu, že

nikové nebo fitness rozdíly jsou fylogeneticky konzervovány (Godoy, Kraft, & Levine, 2014).

Následující článek se rovněž zabývá nikovými a fitness rozdíly. Hledá způsob, jak je propojit s konkrétními traits. Kraft a kol. (2015) změřili 11 traits u 18 rostlin a provedli kompetiční pokusy se 102 dvojicemi. Fitness rozdíl byl signifikantně určen pouze jediným trait. Naproti tomu nikový rozdíl byl způsoben variabilitou několika traits. Průkazná byla kombinace 5 traits, což může být způsobeno tím, že se druhy diferencují na více ekologických úrovních.

Některé traits, v souladu s Chessonovým předpokladem (Chesson, 2000), měli vliv zároveň na nikové i fitness rozdíly. Například čím větší rozdíl byl ve fenologii dvou druhů, tím výraznější výhodu měl jeden z nich (fitness rozdíl). Rozdílná fenologie však zvyhodňovala druh ve chvíli, kdy byl málo zastoupen (nikový rozdíl). Pokud trait přispíval ke kompetici i koexistenci, závisel konečný vliv na relativní síle korelace. Studie má dva hlavní přínosy. Prvním je fakt, že vliv traits na kompetici je patrný až při kombinaci jejich vyššího počtu. Toto ukazuje komplikovanost kompetičních vztahů a podtrhuje nutnost komplexního přístupu. Měření pouze jediného trait může být zavádějící. Druhým přínosem je metoda, která umožňuje propojení traits s nikovými a fitness rozdíly. Pomocí takto ověřených traits je možno předvídat kompetiční vztahy a dynamiku společenstev (Kraft et al., 2015).

4.3 Závěry studií

U výše uvedených studií byla kompetice ukázána jako podstatná síla formující společenstva (Cahill et al., 2008; Fargione et al., 2004; Godoy et al., 2014; Kraft et al., 2015; Maherali & Klironomos, 2007; Strauss et al., 2006).

Uvedené studie jsou pouze příkladem studií zabývajících se kompeticí a koexistenční teorií u vyšších organismů. K podobným výsledkům dospěli také další autoři (Best, Caulk, & Stachowicz, 2013; Dostál, 2011; Godoy & Levine, 2014; Jiang, Pu, & Tan, 2010; Kunstler et al., 2012; Peay, Belisle, & Fukami, 2012).

Hledání obecné vlastnosti pro předvídaní kompetičních vztahů ve společenstvech se však ukázalo jako problematické. Ze studií vyplývají dva poznatky. Zprv testování závislosti síly kompetice na fylogenetické vzdálenosti má smíšené výsledky, některé

studie (Maherali & Klironomos, 2007; Peay et al., 2012; Strauss et al., 2006) ji podpořily, jiné ji podpořily částečně - Cahill a kol. prokázali existenci závislosti v rámci jednoděložných rostlin, většina studií závislost neprokázala (Best et al., 2013; Kraft et al., 2015; Kunstler et al., 2012). Godoy a kol. (2014) pozorovali u fylogeneticky vzdálenějších druhů zvýšenou variabilitu v kompetiční odpovědi, neexistovala však přímá souvislost mezi fylogenetickou vzdáleností a velikostí kompetice. Výsledky studií ukazují, že CRH platí v konkrétních případech, spíše než obecně. Vzorec závislosti síly kompetice na fylogenetické vzdálenosti není univerzálně rozšířený.

Zadruhé zkoumání jediného trait neodráží celkovou odpověď organismu (Kraft et al., 2015). Nikové a fitness rozdíly mohou povstávat až z kombinace vyššího počtu traits, měření jediného z nich je tak zjednodušující a nemusí vypovídat o kompetičních vztazích. Ve studiích by proto měl být vždy sledován vyšší počet traits (Kraft et al., 2015).

5. Kompetice ve společenstvech protist

Tato kapitola je zaměřená na protistní organismy. Protista jsou parafyletickou skupinou zahrnující všechna jednobuněčná eukaryota (Simpson & Roger, 2004).

Protista mají rozmanité a důležité role (pathogeni, fotosyntéza, potravinové využití rodu *Saccharomyces cerevisiae*, etc.) (Caron et al. 2009). Z jistého úhlu pohledů mohou být řazeni k mikrobům, neboť se v řadě charakteristik shodují. Mají podobně nízký limit šíření jedinců, velkou kryptickou diverzitu, a u obou skupin je podobně nejasný koncept druhu. S rozvojem molekulárně-biologických metod se dostalo mikrobům velkého zájmu, zkoumány však byly převážně bakterie. Zahrnuta by měla být stejnou měrou i protista, neboť tvoří neméně důležitou součást ekosystémů, přesto jsou neustále přehlížena (Caron et al., 2009).

Ekologie společenstev protist má oproti vyšším organismům svá specifika. Protistní organismy mají velké populace, rychlý generační obrat a pravděpodobně jen velmi málo limitované šíření (Finlay et al., 2002). Vzhledem k šíření jedinců může být vliv procesů formujících společenstva zastíněn vlivem migrace (Leibold et al., 2004). Použití protist jako modelových organismů pro experimentální studie má své výhody. Díky rychlému generačnímu obratu je i během časově méně náročných pokusů možno sledovat kompetiční vyloučení a stabilní koexistenci (Violle, Nemergut, Pu, & Jiang, 2011).

Modelovým organismem protist k výzkumu ekologie společenstev a ekologických procesů udržujících biodiverzitu jsou již dlouhou dobu fotoautotrofní protista (U Sommer, 1995; Ulrich Sommer, 1984; Tilman, 1977). Tento zájem je způsoben zaprvé velkou diversitou řasových druhů koexistujících v relativně homogenním prostředí, navzdory skutečnosti, že navzájem kompetují o relativně nízké množství limitujících zdrojů (Hutchinsonův paradox planktonu) (Hutchinson, 1961). Dále tím, že je známo, že řasy kompetují o limitující živiny (Tilman, 1981), což je využitelné v laboratorních podmínkách.

Níže uvádím první pokusy o odhalení vztahů ve společenstvích za využití koexistenční teorie. Cílem těchto studií je zobecnit zákonitosti kompetičních vztahů platné pro veškeré organismy a ukázat vliv kompetice na výslednou strukturu společenstva.

5.1 Protistní studie

Violle a kol. (2011) provedl multigenerační pokus na dvojicích bakteriivorních ciliátních protist. Čím větší fylogenetická vzdálenost nálevníky dělila, tím rychleji nastalo kompetiční vyloučení jednoho z nich. Společně s fylogenetickou vzdáleností narůstal rozdíl pozorovaného trait,. Tato funkční vlastnost, související se zdrojem, jímž byly nálevníci limitováni, by sama o sobě mohla být příčinou odhalené závislosti v kompetičních schopnostech. Výskyt koexistence však lépe koreloval s fylogenezí, než s velikostí úst. Lze proto předpokládat, že kompetiční schopnosti jsou ovlivněny i dalšími vlastnostmi, které nebyly ve studii zohledněny. Studie potvrzuje platnost CRH pro testovaná ciliátní protista.

Zatímco Violle a kol. (2011) zkoumali na fylogenetickém gradientu samotné kompetiční vyloučení, Venail a kol. (2013) se zaměřili na vlastnost s ním související – stabilitu biomasy. Současné empirické výsledky ukazují, že biodiverzita kladně ovlivňuje dočasnou stabilitu společenstva, mimo jiné stabilitu biomasy. Tento vztah může být způsoben kompenzační dynamikou, jevem, kdy při poklesu populace jednoho z kompetitorů dojde k vyrovnání celkového množství biomasy druhým kompetitorem, který zaplní uvolněný prostor. Kompenzační dynamika může být způsobena dvěma odlišnými mechanismy: do velké míry shodnými nároky kompetitorů či naopak jejich rozdílností. Při shodnosti nároků jsou druhy brzděny vysokou mezidruhovou kompeticí, jejíž snížení umožňuje nárůst populace. Při rozdílných nárocích odpovídají druhy na jiné vlivy prostředí. Nedostatek zdroje, který silně limituje jeden z druhů, může mít na druhý druh slabý vliv. Autoři zkoumali, který z těchto mechanismů se uplatňuje.

Na základě testování 36 disturbovaných a nedisturbovaných párových kombinací druhů, které měli různou fylogenetickou vzdálenost, dospěli k závěru, že méně příbuzné druhy mají méně stabilní biomasu. Příčinou je nižší kompetice, která vede ke snížené kompenzační dynamice méně příbuzných. Fylogenetická vzdálenost tedy může být dána do souvislosti s poklesem kompetičních interakcí a z něj vyplývající redukcí v kompenzační dynamice. Autoři usuzují, že vyšší rozmanitost druhů nevede k lepší stabilitě ekosystému (Venail et al., 2013).

Narwani a kol. (2015) použili nový způsob matematického vyjádření nikových a fitness rozdílů. Metoda umožňuje určit velikost nikových a fitness rozdílů, kvantifikovat jejich vliv na kompetiční vztah dvojice druhů. Výhody metody spočívají v tom, že nepodléhá subjektivitě při výběru traits, umožňuje srovnání napříč ekosystémy a oproti měření traits vyžaduje méně dat.

Rozdíly byly měřeny novou metodou (Carroll et al., 2011) pomocí invazibility druhů (pokles v rychlosti růstu druhu, který je v nízké hustotě přidán do společenstva dalších druhů, ve srovnání s rychlostí pozorované během exponenciálního růstu v monokultuře, (Chesson, 2000)). Fylogenetická vzdálenost mezi dvojicí druhů neměla efekt na kompetiční vztahy, nesouvisela s velikostí nikových, ani fitness rozdílů. Výsledky byly podpořeny analýzou výskytu 325 dvojic řas v jezerech Severní Ameriky. Na základě stabilní koexistence pozorované v laboratoři bylo možno předvídat koexistenci druhů v přírodě.

Absence závislosti síly kompetice na fylogenezi může být způsobena široce zvoleným fylogenetickým měřítkem (Godoy et al., 2014). Při velké fylogenetické šíři se fylogenetické závislosti stírají, neboť traits odpovědné za nikové a fitness rozdíly mohou být v tomto měřítku evolučně labilní. Pokud například vzdálené druhy prodělaly konvergentní vývoj, závislost na fylogenetické vzdálenosti mizí (Losos, 2008). Dále také evoluce mohla mít antagonistický účinek na nikové a na fitness rozdíly, první se mohly snižovat, druhé zvyšovat a obráceně. Pro tuto studii zvolená linie, zelené řasy, patří k evolučně starým, měla mnoho času divergovat. Mezi jednotlivými druhy mohou být velké rozdíly.

Také Venail a kol. (2014) měřili ve svém pokusu invazibilitu druhu. Oproti předešlému článku však zahrnuli i možnost facilitace, tedy takového vztahu, kdy přítomnost jednoho druhu pozitivně ovlivňuje růst druhého. Dřívější vzorce zahrnovaly pouze možnost negativního ovlivnění, kdy je výsledná rychlost růstu snížena. Venail a kol. (2014) invazibilitu nevztahují k nikovým a fitness rozdílům, zkoumají celkové ovlivnění druhu přítomností kompetitora. Vztah mezi fylogenetickou vzdáleností a schopností druhů invadovat (navýšit svou hustotu z nízké v přítomnosti dalších, početněji zastoupených druhů) nebyl nalezen. Nezávisle na fylogenezi bylo možné konkrétní řasy označit za obecně lepší, či horší kompetitory, kompetice byla pozorována u 75 % experimentálních dvojic.

Tento výsledek je v rozporu s předcházejícími studiemi o facilitaci, v té byla facilitace častěji pozorována u vzdálenějších druhů (Valiente-Banuet, A. & Verdu, 2007, 2008). Studie nepotvrzuje CRH. Na rozdíl od CRH, pomocí koexistenční teorie je možno vysvětlit i mutualistické vztahy.

Fritschie a kol. (2014) měří kompetiční závislost na gradientu evoluční příbuznosti pomocí růstových rychlostí. Metodu přebrali z rostlinných společenstev, kde relativní výnos (relative yield) slouží jako měřítko síly interakcí (de Wit, 1960). Rychlost růstu druhu v přítomnosti ostatních je porovnána s rychlostí růstu samostatného druhu v kultuře. Fritschie a kol. (2014) měří relativní denzitu, což je poměr populační denzity v bikultuře a monokultuře.

Fritschie a kol. zdůrazňují výhodnost kompetičního pokusu oproti odvozování vztahů ze zjištěných komunitních fylogenetických vzorců. Komunitní vzorce jsou již odpovědí na proběhlou kompetici, zatímco kompetice je procesem. Pokusy odhalí víc, než struktura samotná.

Závislost kompetice na fylogenezi nebyla prokázána. Asymetrie interakcí, tedy to, který z druhů bude kompetičně dominantní, nelze na základě fylogenetické vzdálenosti předvídat. Pro přítomnost závislosti kompetice na fylogenezi je nezbytné, aby traits vykazovaly fylogenetický signál a byly evolučně konzervované. Ze současných studií vyplývá, že tyto podmínky jsou splněny spíše výjimečně (Fritschie et al., 2014).

To, že traits nebývají fylogeneticky konzervované ukázali na skupině zelených řas Narwani a kol. (2015). Měřili vyšší počet traits (17), a pomocí 5 modelů evoluce testovali, jaká je jejich variabilita napříč fylogenetickým stromem. Jedná se o první přímý test toho, jak jsou kompetitivní schopnosti (příslušné traits) rozmístěny napříč řasovou fylogenezí. Vzhledem k tomu, že fylogenetický signál se v traits nemusí vždy projevit (Losos, 2008; Webb et al., 2002), kladli si autoři otázku, zda absence fylogenetického signálu v traits vede k absenci závislosti koexistence na fylogenetické vzdálenosti. Odpověď byla kladná, fylogenetické vztahy druhů a podoba traits nesouvisely. Traits nebyly dobře předpovězeny existencí společného předka kompetujících druhů.

Autoři dále provedli analýzu fylogenetického složení více než 1,000 přírodních společenstev sladkovodních řas v jezerech Severní Ameriky. V 99 % jezer nebyly pozorovány signifikantní komunitní fylogenetické vzorce, což odpovídá předpokládané absenci závislosti trait a fylogeneze.

Autoři dále uvedli mechanismy, které působí absenci fylogenetického signálu traits. Ty budou uvedeny společně s další studií, která se mechanismy zabývá. Studie celkově ukazuje, že fylogeneze není dobrým nástrojem k předpovězení ekologických charakteristik sladkovodních zelených řas. Přítomnost fylogenetického signálu a soulad s evolučními modely je třeba testovat dříve, než je fylogenetická vzdálenost využita k odhadům fenotypické a funkční diverzity.

Nenalezení vztahu mezi fylogenezí a silou kompetice, může být způsobeno limitacemi studií. Alexandrou a kol. (2014) provedli re-analýzu tří dřívějších studií se zahrnutím kritiky zmiňovaných limitací. Těmito limitacemi jsou nedokonalé fylogenetické stromy sestavené na základě nízkého počtu genů, neadekvátní statistické metody, které neřeší možnost, že závislost může být nelineární a laboratorní zjednodušené podmínky, zejména krátké trvání pokusů, při kterém nemusí být odhalitelné stabilizující nikové rozdíly (Zimmerman & Cardinale, 2013).

Alexandrou a kol. (2014) měřili nikové a fitness rozdíly, relativní výnos (relative yield) a senzitivitu vůči invazi. I přes metodické rozšíření studií nebyla pozorována žádná závislost na fylogenetické vzdálenosti. Laboratorní výsledky byly porovnány se strukturou společenstev sladkovodních řas v jezerech Severní Ameriky. V souladu s výsledky bylo 99 % společenství uspořádáno bez vlivu fylogenetické vzdálenosti. Absence závislosti může být způsobena proměnlivostí (plasticitou) některých traits (Lurling, 2003; Neustupa, Št'astný, & Hodač, 2008; Scoville & Pfrender, 2010). Signál by však i tak měl být patrný, stačí, když je vnitrodruhová variabilita nižší než mezidruhová (Narwani et al., 2015). Dalším důvodem je vysoká labilita traits, mohou prodělat rychlejší vývoj, než zbytek genomu. Jelikož řasy mají krátké generační časy a jsou vystaveny silné predaci, proměňují se traits rychle (Alexandrou et al., 2014) Následkem toho se mohou odpojit od celkové genetické divergence a přestat vykazovat fylogenetický signál (Alexandrou et al., 2014). Dále je zde existence synonymních záměn v genotypu (Narwani et al., 2015). I velmi odlišné sekvence mohou vést k podobným funkcím. Tato zaměnitelnost odlišných genetických sekvencí není v posuzování fylogenetické vzdálenosti zahrnuta. Geny také mohou interagovat (Narwani et al., 2015).

Ve studiích jsou nejčastěji užívány párové interakce, neboť usnadňují přímé pozorování kompetičních efektů (Cahill et al., 2008) a umožňují modelovat kompetiční koeficienty (Narwani et al. 2013). Tyto modely jsou však značným zjednodušením komplikovaných vztahů v reálných společenstvech. Naughton a kol. (2015) testovali kompetiční odpověď druhu v přítomnosti vyššího počtu řas. V každém experimentálně sestaveném společenství se nacházelo 8 druhů řas. U pozorovaného druhu byla měřena citlivost ke kompetici, relativní výnos a kompetiční uvolnění (Byla změřena biomasa druhu v přítomnosti kompetitorů, následně byl odstraněn jeden kompetitor a byl změřen nárůst biomasy sledovaného druhu.) Kompetice nebyla podmíněna příbuzností.

Naughton a kol. (2015) použily k testování stejné řasy, jako Venail a kol. (2014), naměřili však odlišné hodnoty sensitivity. Kompetiční interakce měřené pomocí párových kombinací, mohou, avšak nemusí předvídat vliv příbuznosti na kompetici ve vícedruhových společenstvech (Castillo, J., Verdú, M. & Valiente-Banuet, A., 2010). Druhy, které nekoexistují v párových pokusech, v bohatších společenstvech koexistovat mohou. Jednou z příčin je nepřeměnitelná kompetiční dominance („kámen-nůžky-papír“ dynamika) (Kraft et al., 2015). Párové studie nelze vztáhnout na širší společenstva. Pro odhalení kompetičních vztahů ve společenstvu je třeba pokusů s vyšším počtem druhů (H. R. Naughton et al., 2015).

5.2 Závěry protistních studií

Závěry protistních studií se v mnohém shodují se závěry ze studií na vyšších organismech. Také u protist vychází smíšená evidence závislosti fylogenetické vzdálenosti a síly kompetičních vztahů. Některé studie prokázaly souvislost (Maherali & Klironomos, 2007), řada studií žádnou souvislost nenachází (Fritschie et al., 2014; Narwani et al., 2015, 2013; H. R. Naughton et al., 2015; Venail et al., 2014). Venail a kol. (2014) uvádí, že z celkem 20 studií provedených na vyšších organismech i protistech testujících CRH pouze 30% prokázalo závislost.

Příčinou může být absence fylogenetického signálu (Losos, 2008), vysoká evoluční labilita a plasticita traits (Alexandrou et al., 2014; Narwani et al., 2015), dále pak synonymní záměny na úrovni genomu (Narwani et al., 2015). Studie potvrzují dřívější předpoklad, že traits nejsou vždy konzervovány (Losos, 2008).

Výsledky několika experimentů (Alexandrou et al., 2014; Narwani et al., 2015) byly porovnány s existující databází vodních společenstev. Toto srovnání umožňuje ověřit, že zjednodušené experimentální podmínky nejsou zkreslující. Údaje o reálných společenstvích se shodovaly s výsledky pokusů.

Zatímco u vyšších organismů byly provedeny pouze párové studie, Naughton a kol. (2014) zkoumali, jak se změní kompetiční odpověď druhu při přítomnosti vyššího počtu kompetitorů. Ze studie vyplývá, že kompetiční vztahy ve společenstvu nemohou být odvozeny z kompetičních vztahů dvojic. Proto je podstatné zavést více komunitních studií.

Kraft a kol. (2015) měřili míru korelace mezi traits a nikovými či fitness rozdíly. Podobné zkoumání zatím nebylo na protistech provedeno, je to vhodný směr budoucího výzkumu.

6. Závěr

Kompetiční vztahy jsou řešeny koexistenční teorií (Chesson, 2000). Ta dělí rozdíly mezi druhy na dva typy (nikové a fitness rozdíly), a rozšiřuje tak předcházející nikové pojetí (C. Elton, 1946; Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). Z teorie vyplývá, že nižší míra nikového překrytí⁵ nevede vždy k nižší mezidruhové kompetici, neboť rozdíly ve fitness k mezidruhové kompetici přispívají (Chesson, 2000). S pomocí koexistenční teorie lze nově do mezidruhových interakcí zahrnout facilitaci (Venail et al., 2014), která se mezi druhy také vyskytuje (Valiente-Banuet, A. & Verdu, 2007, 2008).

Koexistenční teorie přináší přesnější a komplikovanější pohled na kompetici organismů. Nově navržené mechanismy jsou předmětem testování řady studií. Studie hledají způsob, jak konkrétní vlastnosti organismů, traits, souvisí s nikovými a fitness rozdíly. Kraft a kol. (2015) potvrdili předpoklad, že nikové a fitness rozdíly mohou být tvořeny kombinací vyššího počtu traits. Jednotlivé traits mohou různou silou přispívat k nikovým i fitness rozdílům zároveň (Kraft et al., 2015). Ze studií dále vyplývá, že traits nemusí být vždy fylogeneticky konzervované a nemusí mít fylogenetický signál (Alexandrou et al., 2014; Losos, 2008; Narwani et al., 2015). Absence fylogenetického signálu je způsobena vysokou evoluční labilitou a plasticitou traits, dále pak synonymními záměnami na úrovni genomu (Alexandrou et al., 2014; Narwani et al., 2015). Toto vše komplikuje využití fylogenetické příbuznosti jako proxy k funkční podobnosti druhů, jak předpokládá *competition-relatedness hypothesis* (CRH). Rozdíly mezi druhy se tak nemusí se vzrůstající fylogenetickou vzdáleností pouze zvyšovat, síla kompetice nemusí být u vzdálenějších druhů nižší. Výsledný vliv kompetice na strukturu společenstev nelze tedy jednoduše zobecnit.

Přesto, že experimentálních studií testujících vliv kompetice u protist je v porovnání s vyššími organismy menší množství, ukázaly několik zajímavých výsledků. Uvedené studie dokazují že, kompetice je významnou silou formující společenstva. S důležitým závěrem přicházejí Naughton a kol. (2015). Ukazují, že pro testování společenstev je potřebné používat vícedruhové pokusy, neboť interakce na úrovni společenstev se nedají jednoduše odvodit z párových studií. Venail a kol. (2013) zjistili, že nižší kompetice u méně příbuzných jedinců vedla k nižší kompenzační dynamice a následně k nižší stabilitě společenství.

⁵ nikové překrytí = niche overlap, nároky na zdroje, ve kterých se dva druhy shodují

Narwani a kol. (2013) poukazují na nezbytnost správně zvoleného fylogenetického měřítka, evoluční vzdálenosti studovaných organismů. Nevhodně zvolená škála zastírá závislost kompetice na fylogenezi, pokud tato existuje. Toto zdůrazňuje nutnost zkoumat traits druhů. Na rostlinách bylo ukázáno, že je nutné sledovat více traits zároveň, neboť až z jejich kombinace je patrný vliv na kompetici. Jednotlivé traits různou měrou souvisely s nikovými a fitness rozdíly (Kraft et al., 2015).

Na protistech zatím podobné testování provedeno nebylo. Dle mého názoru propojení traits s nikovými a fitness rozdíly rozšíří možnosti testování kompetičních vztahů ve společenstvech a je proto vhodným směrem budoucího výzkumu. V rámci svého magisterského studia provedu experimentální testování kompetice na kombinaci vícedruhových společenstev, se současným zkoumáním několika funkčních vlastností. Tyto vlastnosti se budu snažit dát do souvislosti s nikovými a fitness rozdíly. Ideálním modelovým organismem jsou například krásivky, monofyletická skupina zelených řas. Zelené řasy jsou již používány jako modelový organismus, a úzká monofylie skupiny krásivek by odstranila problémy širokého fylogenetického měřítka.

7. Seznam literatury

- Abrams, P. (1983). The Theory of Limiting Similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14, 359–376.
- Adler, P. B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. R., & Kraft, N. J. B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16(10), 1294–1306. <http://doi.org/10.1111/ele.12157>
- Adler, P. B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10(2), 95–104. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x>
- Alexandrou, M. A., Cardinale, B. J., Hall, J. D., Delwiche, F., Fritschie, K., Narwani, A., ... Alexandrou, M. A. (2014). Evolutionary relatedness does not predict competition and co-occurrence in natural or experimental communities of green algae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20141745. <http://doi.org/10.1098/rspb.2014.1745>
- Best, R. J., Caulk, N. C., & Stachowicz, J. J. (2013). Trait vs. phylogenetic diversity as predictors of competition and community composition in herbivorous marine amphipods. *Ecology Letters*, 16(1), 72–80. <http://doi.org/10.1111/ele.12016>
- Cahill, J. F., Kembel, S. W., Lamb, E. G., & Keddy, P. A. (2008). Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(1), 41–50. <http://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.10.001>
- Carroll, I. T., Cardinale, B. J., & Nisbet, R. M. (2011). Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function of diversity relate the maintenance differences Niche and fitness to ecosystem function. *Ecology*, 92(5), 1157–1165. <http://doi.org/10.1890/10-0302.1>
- Castillo, J., Verdú, M. & Valiente-Banuet, A. (2010). Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology*, 91(12), 3656–3663.
- Darwin, C. (1859). On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. *On the Origin of Species*.
- de Wit, C. T. (1960). On competition. *Verslagen Van Landbouwkundige Onderzoekingen*, (66), 1–82.
- Diamond, J. M. (1975). The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7(2), 129–146. [http://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90052-X](http://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90052-X)
- Dostál, P. (2011). Plant competitive interactions and invasiveness: searching for the effects of phylogenetic relatedness and origin on competition intensity. *Am. Nat.*, 177, 655–667.
- Elton, C. (1946). Competition and the Structure of Ecological Communities. *The Journal of Animal Ecology*, 15(1), 54. <http://doi.org/10.2307/1625>
- Elton, C. S. (1927). *Animal Ecology*. London: Sidgwick & Jackson.
- Fargione, J., Brown, C. S., & Tilman, D. (2004). Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes, *101*(1), 8916–8920.
- Finlay, B. J., Anderson, S., Maskell, W. M., Atkins, M. S., Teske, A. P., Anderson, O. R., ... Fenchel, T. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*

- (*New York, N.Y.*), 296(5570), 1061–3. <http://doi.org/10.1126/science.1070710>
- Fritschie, K. J., Cardinale, B. J., Alexandrou, M. A., & Oakley, T. H. (2014). Evolutionary history and the strength of species interactions: Testing the phylogenetic limiting similarity hypothesis. *Ecology*, 95(5), 1407–1417. <http://doi.org/10.1890/13-0986.1>
- Gause, F. (1935). The Struggle for Existence. *The Yale Journal of Biology and Medicine*, 7(6), 609. <http://doi.org/10.1097/00010694-193602000-00018>
- Godoy, O., Kraft, N. J. B., & Levine, J. M. (2014). Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters*, 17(7), 836–844. <http://doi.org/10.1111/ele.12289>
- Godoy, O., & Levine, J. M. (2014). Phenology effects on invasion success: Insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology*, 95(3), 726–736. <http://doi.org/10.1890/13-1157.1>
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <http://doi.org/10.2307/4072271>
- Hardin, G. (1960). The Exclusion Competitive Principle. *Science*, 131(3409), 1292–1297. <http://doi.org/10.1155/2013/424123>
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 227–48. <http://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- Hubbell. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*; *Science*, 203(4387), 1299–1309. <http://doi.org/10.1126/science.203.4387.1299>
- Hubbell, S. P. (2001). MacArthur and Wilson's radical theory. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, 3–29. <http://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2005.tb00163.x>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <http://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hutchinson, G. E. (1961). The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, 95(882), 137–145.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–66. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Jiang, L., Pu, Z., & Tan, J. (2010). An Experimental Test of Darwin's Naturalization Hypothesis. *The American Naturalist*, 175(4).
- Keddy, P., Fraser, L. H., & Wisheu, I. C. (1998). Competitive response of 48 wetland plants.
- Kraft, N. J. B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), 797–802. <http://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N. E., ... Coomes, D. A. (2012). Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, 15(8), 831–840. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01803.x>
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>

- Lurling, M. (2003). Phenotypic plasticity in the green algae *Desmodesmus* and *Scenedesmus* with special reference to the induction of defensive morphology. *Annual Limnology*, (39), 85–101.
- Mac Arthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377.
<http://doi.org/10.1086/282505>
- Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2007). Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 316(5832), 1746–1748.
<http://doi.org/10.1126/science.1143082>
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13(9), 1085–1093.
<http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>
- Narwani, A., Alexandrou, M. A., Herrin, J., Vouaux, A., Zhou, C., Oakley, T. H., & Cardinale, B. J. (2015). Common ancestry is a poor predictor of competitive traits in freshwater green algae. *PLoS ONE*, 10(9), 1–18. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0137085>
- Narwani, A., Alexandrou, M. A., Oakley, T. H., Carroll, I. T., & Cardinale, B. J. (2013). Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters*, 16(11), 1373–1381. <http://doi.org/10.1111/ele.12182>
- Naughton, H. R. (2014). Phylogenetic Distance Does Not Predict Competitive Ability in, (June).
- Naughton, H. R., Alexandrou, M. A., Oakley, T. H., & Cardinale, B. J. (2015). Phylogenetic distance does not predict competition in green algal communities. *Ecosphere*, 6(7), 1–19.
<http://doi.org/10.1890/ES14-00502.1>
- Neustupa, J., Št'astný, J., & Hodač, L. (2008). Temperature-related phenotypic plasticity in the green microalga *Micrasterias rotata*. *Aquatic Microbial Ecology*, 51(1), 77–86.
<http://doi.org/10.3354/ame01184>
- Peay, K. G., Belisle, M., & Fukami, T. (2012). Phylogenetic relatedness predicts priority effects in nectar yeast communities. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 279(1729), 749–58. <http://doi.org/10.1098/rspb.2011.1230>
- Scoville, A. G., & Pfrender, M. E. (2010). Phenotypic plasticity facilitates recurrent rapid adaptation to introduced predators. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, (107), 4260–4263.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(11), 605–611. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.003>
- Simpson, A. G. B., & Roger, A. J. (2004). The real “kingdoms” of eukaryotes. *Current Biology : CB*, 14(17), R693–R696. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2004.08.038>
- Sommer, U. (1984). The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography*, 29(3), 633–636. <http://doi.org/10.4319/lo.1984.29.3.0633>
- Sommer, U. (1995). An Experimental Test of the Intermediate Disturbance Hypothesis Using Cultures of Marine-Phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1271–1277.
- Strauss, S. Y., Webb, C. O., & Salamin, N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(15), 5841–5. <http://doi.org/10.1073/pnas.0508073103>
- Tilman, D. (1977). Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and

Theoretical Approach.

- Tilman, D. (1981). Tests of resource competition theory using 4 species of Lake Michigan algae. *Ecology*, 62, 802 – 815.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. New Jersey: Princeton University Press.
- Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, (10), 1029–1036.
- Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2008). Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, (96), 489– 494.
- Venail, P. A., Alexandrou, M. A., Oakley, T. H., & Cardinale, B. J. (2013). Shared ancestry influences community stability by altering competitive interactions : evidence from a laboratory microcosm experiment using freshwater green algae Shared ancestry influences community stability by altering competitive interactions : eviden. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(1768), 20131548. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1548>
- Venail, P. A., Narwani, A., Fritschie, K., Alexandrou, M. A., Oakley, T. H., & Cardinale, B. J. (2014). The influence of phylogenetic relatedness on species interactions among freshwater green algae in a mesocosm experiment. *Journal of Ecology*, 102(5), 1288–1299. <http://doi.org/10.1111/1365-2745.12271>
- Violle, C. ; Enquist, B. J. ; McGill , B. J.; Jiang, L. ; Albert, C. H. ; Hulshof , C.; Jung, V. ; Messier, J. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4), 9.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <http://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Violle, C., Nemergut, D. R., Pu, Z., & Jiang, L. (2011). Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, 14(8), 782–787. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Weiherr, E., & Keddy, P. (1999). Relative Abundance and Evenness Patterns along Diversity and Biomass Gradients. *Oikos*, 87(2), 355–361.
- Zimmerman, E., & Cardinale, B. (2013). Does biodiversity affect the productivity of natural lake ecosystems? *Oikos*, (123), 267–278.