

Vymírání – klíčový proces, o němž skoro nevíme

Současné alarmující vymírání populací a druhů – extinkce – je velké téma. Vymírání přitom bylo klíčovým procesem, který formoval podobu přírody, jak ji známe. Přesto toho o příčinách, průběhu a dynamice vymírání víme docela málo. Když v r. 1859 vydal Charles Darwin svůj *Původ druhů*, představil grandiózní vizi světa, který se neustále mění, a přitom zůstává v některých ohledech stále stejný, poněvadž neustálý vznik nového je vyvážen zánikem starého. Darwinovo pojetí přirozeného výběru bylo vskutku velmi univerzalistické – na rozdíl od pozdějších formalizací evoluční teorie v Darwinově světě soutěží o přežití a rozmnožení nejen jedinci, ale konkurují si i populace, variety (dnes bychom řekli třeba ekomorfy) i celé druhy; jedni zanikají a zanechávají místo jiným. Zánik je tedy komplementárním procesem ke vznikání a je zcela všudypřítomný a nevyhnutelný.

Později se na takovou vizi světa trochu pozapomnělo. Extinkce byla vnímána jako něco, co se sice bohužel často děje, ale jde spíše o něco jako nepatřičnost, způsobenou nestabilitou prostředí nebo jen nešťastnou náhodou. „Extinction: Bad genes or bad luck?“ je titul slavné knihy Davida Raupa (přeložené, byť pod jiným názvem, i do češtiny, Raup 1995), přičemž knihu lze číst tak, že vposledku jde hlavně o „bad luck“, tedy zkrátka smůlu. Velká vymírání, rozemnatelná ve fosilním záznamu, se sice intenzivně zkoumala a předpokládalo se, že vždy otevřela ekologický prostor pro rozvoj řady skupin, ale vymírání bylo stejně bráno jako problém, nikoli jako tvůrčí proces.

Potíž je v tom, že samotné vymírání vlastně nezanechává stopy – jeho výsledkem je nebytí (populace nebo druhu). Když studujeme speciaci (vznik druhů), což je vlastně proces inverzní k vymírání, můžeme sledovat organismy v různém stadiu odštěpování nových druhů a vytváření reprodukčních bariér – a výsledkem tohoto procesu jsou mladé, existující druhy. Naproti tomu vymírání může být také pozvolný proces, ale není jasné, jak to poznat – zatímco nově vznikající druhy jsou něčím výjimečné, např. blízkou příbuzností s jinými druhy a nedostatečnou reprodukční izolací, vymírající druh se vyznačuje sotva něčím jiným, než že jeho populace kolísá a klesá. Jenže většina druhů je vzácných a populace všech druhů kolísají, takže poznat, že šlo o vymírání, lze vesměs až podle toho, že druh na daném místě skutečně vymřel. Čehož si často všimneme až po dlouhé době, pokud vůbec. Ve fosilním záznamu zase vymizení druhu nemusí znamenat jeho skutečné vymření, právě proto, že vymírají druhy vzácné, které po sobě nenechávají stopy, ani když ještě existují. Vymírání zkrátka probíhá spíše vskrytu a dozvídáme se o něm hlavně nepřímo, prostřednictvím jevů, které těžko vysvětlí-

me jinak než právě vymíráním. To ale nutně neznamená, že o vymírání nemůžeme nic říci. Leccos už jsme se o jeho obecných vlastnostech a dynamice dozvěděli – a to se nyní pokusíme shrnout.

Příčiny vymírání

Na začátek terminologická poznámka. V následujícím textu nebudeme příliš rozlišovat mezi lokálním vymíráním populací (kterému se někdy říká extirpace) a extinkcí celých druhů. Rozdíl je totiž jen otázkou měřítka. K vymření populace dojde tehdy, když nezbyde žádný jedinec. Populace přitom může být lokální, omezená jen na část areálu celého druhu, nebo může jít o celou populaci druhu. Malá populace vymře snadněji než velká (což je eventuálně populace celého druhu), ale principiální rozdíl mezi tím není. Až na to, že vymření celého druhu je nenahraditelnou ztrátou.

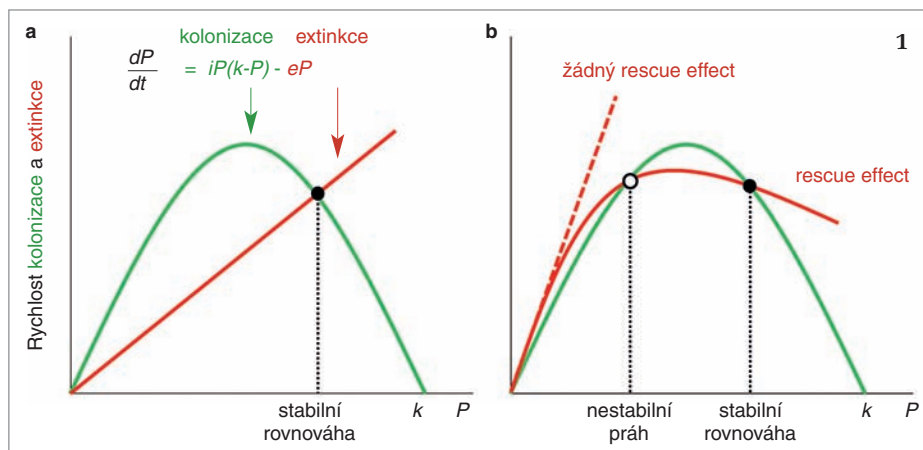
Pravidlo, že malé populace vymírají s větší pravděpodobností než velké, je zároveň vůbec nejdůležitějším poznatkem týkajícím se vymírání. Přesně řečeno, jde o jednu z mála věcí, na které se lze spolehnout. Příčiny vymírání jsou totiž rozmanité – druh může vymřít, když zanikne jeho habitat, vlivem epidemie nebo rozšíření parazita či predátora (včetně člověka), může ho vyhubit klimatická změna, na niž se nestihne adaptovat, nebo nenadálá katastrofa typu výbuchu sopky. Jistě si dokážeme vymyslet další eventuality – a potíž je v tom, že všechny jsou reálné a nic nelze zobecnit. Víme právě jen to, že menší populace tímto změnám podlehnou spíše než větší.

Proč tomu tak vlastně je? Kdysi bylo hodně populární mluvit o genetických problémech malých populací – při malém počtu jedinců roste **riziko inbreedingu**, tedy příbuzenského křížení, spočívající ve zvýšené pravděpodobnosti, že se k sobě dostanou nepříznivé mutace (které by se ve velké populaci nařadily a zůstaly by ve-

směs v recesivní formě). To je opravdu vážný problém, ale týká se jen hodně malých populací, takže ho nemůžeme brát jako obecný důvod, proč malé populace vymírají s větší pravděpodobností než ty větší. Klasická poučka zní, že takové problémy se týkají populací, které mají pod 50 jedinců. To je ovšem zavádějící. Vztah mezi velikostí populace a rizikem inbreedingu je kontinuální, neexistuje přímo nějaký práh, nad nímž je riziko už zanedbatelné. Uvedené číslo je spíše vyzorované chovateli, kteří už v dávných dobách věděli, že chtějí-li udržet chov, musejí mít aspoň několik desítek jedinců. Znalosti o vymírání malých populací byly odvozovány především na základě těchto zkušeností, a jsou proto těžko aplikovatelné na větší populace, které ale pořád mají vyšší riziko extinkce než ty ještě větší.

U malých populací také mohou přestat fungovat mechanismy, které organismům zaručují úspěšnou reprodukci a přežívání. Řada druhů k rozmnožování např. potřebuje velké kolonie, které zaručují lepší ochranu proti predaci nebo lepší vzájemnou informovanost o distribuci zdrojů. Zmenšení populace pod určitou mez pak může vést k snížení reprodukční schopnosti. Na rozdíl od „normální“ situace, kdy je populace regulována negativní hustotní závislostí (čím větší hustota, tím nižší populační růst), u malých populací můžeme někdy pozorovat pozitivní hustotní závislost, kdy naopak zmenšení populace vede k nižší reprodukci (nebo vyšší mortalitě) čili k dalšímu snížení populačního růstu a následnému dalšímu zmenšení populací. Nazýváme to **Alleeho efekt**. Ani Alleeho efekt ale neovlivňuje obecnou (negativní) závislost pravděpodobnosti vymření na velikosti populace. Je totiž dosti specifický, týká se jen některých organismů – a malé populace nemusejí ve skutečnosti vykazovat menší populační růst, a pořád přitom mohou být ohroženější vymřením.

Univerzální důvod, proč jsou malé populace ohroženější než ty větší, je spíše obecně statistické povahy. Všechny populace kolísají a u menších existuje větší pravděpodobnost, že klesnou až k nule – jsou jí zkrátka blíže. Populaci navíc typicky zahubí nějaká katastrofa, disturbance, a událostí menšího rozsahu, které vyhubí malou populaci, je víc než těch opravdu velkých, nutných k vymření velké populace. V této souvislosti je užitečné rozlišovat **demografickou stochasticitu** od **environmentální stochasticity**. Demografická stochasticita je cosi jako zákon malých čísel: když bude jedinců málo, všechny změny dané náhodnými úmrtími, náhodnými párováními, výchyly v poměru pohlaví apod. jsou relativně velké a ovlivňují počet jedinců a jeho fluktuace – podobně jako když házíme dvěma hracími kostkami, součet čísel poměrně divoce kolísá mezi dvojkou a dvanáctkou, zatímco když házíme stovkou kostek, součet se pohybuje v dosti úzkém rozmezí kolem průměrné hodnoty (konkrétně $100 \times 3,5$ – tedy 350). Demografická stochasticita se proto týká zase spíše vyslovené malých populací a při zvětšení populace přestává hrát roli. Naproti tomu environmentální stochasticita je způsobená změnami prostředí a hraje roli vždy, přičemž ale u menších populací spíše vede k vymření.



1 Dynamika metapopulací (souborů lokálních populací, propojených občasnou migrací). Základní model metapopulace (obr. a) se týká změny počtu osídlených lokalit (P , na vodorovné ose), u nichž předpokládáme, že jejich populace občas vymírají a občas jsou (re)kolonizovány. Předpokládáme, že tato změna v čase (dP/dt) je dána celkovými rychlostmi (svislá osa) kolonizace (zeleně) a extinkce (červeně). Rychlost kolonizace závisí na nějakém parametru i (jako imigrace), který je určen druhově specifickou schopností šíření a vzdáleností jednotlivých lokalit. Dále závisí na P (čím více lokalit je osídlených, z tím více míst může probíhat další osídlování), také ale na počtu neosídlených lokalit ($k-P$, kde k je celkové množství lokalit), poněvadž čím víc neosídlených lokalit, tím víc jich může být nově kolonizováno. Intenzita kolonizace tedy závisí na počtu osídlených lokalit podle vzorce $iP(k-P)$. Intenzita extinkce v nejjednodušší podobě závisí jen na extinkční konstantě e (dané vlastnostmi druhu, jako jsou reprodukční schopnost, délka života, schopnost odolávat extrémům apod.) a počtu již osídlených lokalit P (čím více osídlených lokalit, tím více populací může vymřít), celkově tedy eP . Tím dostáváme základní rovnici metapopulační dynamiky – Levinsovu rovnici $dP/dt = iP(k-P) - eP$. Když si vyneseme proti sobě počet osídlených lokalit a oba procesy, první člen (kolonizace) má podobu obrácené paraboly – nejrychleji dochází ke kolonizaci, právě když je osídlena polovina lokalit, protože tehdy je dost lokalit, odkud se lze šířit, a zároveň dost těch, které lze nově osídlit. Druhý člen (extinkce) tvoří přímku procházející počátkem. Průsečík těchto dvou křivek je rovnovážný stav (ekvilibrum), kdy při daném počtu osídlených lokalit jsou kolonizace a extinkce vyrovnány (plné kolečko). Jde přitom o stabilní ekvilibrum, neboť jakýkoli posun na obě strany vede k návratu do rovnováhy – když je osídlených lokalit méně, naroste rychlost kolonizace a sníží se rychlost extinkce, takže se časem počet osídlených lokalit zase zvýší, zatímco při navýšení P nad rovnovážný stav rychlost extinkce převáží nad rychlostí kolonizace. Zajímavější je situace, kdy s rostoucím počtem osídlených lokalit klesá pravděpodobnost vymření populací díky jejich dosycování migrujícími jedinci (obr. b; tento efekt záchran, rescue effect,

zavedl do metapopulační biologie slavný finský ekolog Ilkka Hanski, díky němuž se tento obor stal teoretickým základem ochrany přírody). Rychlost vymírání pak není jednoduchou lineární funkcí počtu osídlených lokalit, ale při vysokých P klesá (plná červená křivka). To může vést k zajímavému jevu, kdy by bez efektu záchran (čárkovaná červená čára) nemuselo existovat stabilní ekvilibrum (rychlost extinkce by byla vždy vyšší než rychlost kolonizace), ale díky efektu záchran toto ekvilibrum existuje. V takovém případě ale vzniká další rovnovážný stav (prázdné kolečko vlevo), který je nestabilní – jakákoli odchylka vede ke změně P na obě strany od tohoto nerovnovážného ekvilibrum. Když tedy P klesne pod určitý práh (třeba kvůli i relativně malé změně prostředí), počet migrujících jedinců je příliš malý na to, aby udržoval lokální populace a celá metapopulace zanikne (nebo zbyde několik populací v refugiích, kde je pravděpodobnost extinkce zanedbatelná).

Při hledání příčin vymírání malých populací jsme se tedy dostali od biologických procesů ke zjištění, že za vymíráním stojí především stochasticita, náhodnost. Jenže to neznamená, že biologické příčiny nehrají roli. Spíš tím myslíme, že mohou být tak různorodé, že o nich těžko můžeme říci něco obecnějšího, než že s větší pravděpodobností zasáhnou menší populace – a to je právě stochasticita. Kdykoli používáme v biologii pojmy jako náhodnost nebo stochasticita, myslíme tím, že prakticky pravé příčiny nedokážeme odhalit, ale přesto se dá v pozorovaných jevech spatřit nějaká pravidelnost.

Průběh vymírání

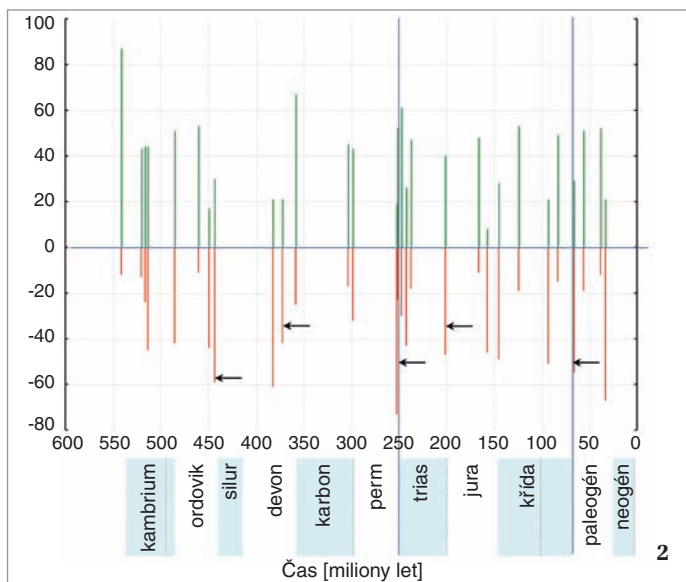
Ohrožení malých populací ale není všechno. Víme, že někdy vymírají i velké populace – klasickým případem je vymření holuba stěhovavého (*Ectopistes migratorius*) na konci 19. století, přestože to byl zřejmě nejpočetnější pták Severní Ameriky (blíže na str. 264). Navíc to, že pozorujeme spíše vymření malých populací, může být do určité míry optický klam. Když se nějaká populace – třeba i velká – dostane do problémů, postupně se zmenšuje a před vymřením je nutně malá. Často pozorujeme postupný ústup druhu z velkého areálu a vymření už je jen posledním hřebíčkem do rakve. Když se podíváme na příběhy druhů vymřelých v nedávné době, přesně

tento průběh typicky pozorujeme. Druh nejdříve ubýval z nějakých příčin, ale samotné vymření už mívá příčiny jiné, související právě s malou velikostí zbylé populace. Chceme-li tedy porozumět vymírání, musíme pochopit celý proces postupného úbytku druhu.

Triviální příčinou takových velkoplošných úbytků je samozřejmě podobně velkoplošná změna podmínek, ať už abiotických, jako je klima, nebo biotických – např. přítomnost nebo nepřítomnost jiných druhů, jako jsou symbionti, konkurenti nebo predátoři. Zajímavější je ale situace, kdy se podmínky změny jen málo, a přesto začne daný druh mizet. Reakce může být totiž prudká a nelineární. Abychom porozuměli takovým dějům, je dobré si uvědomit, že geografické areály velkého množství druhů se udržují díky migrujícím jedincům. V rámci areálu typicky existuje pouze málo míst, kde produkce potomstva převyšuje přirozenou mortalitu (**místa zdrojová**, anglicky **sources**); na řadě míst je naopak reprodukce nedostatečná na to, aby mortalitu kompenzovala. Přesto tato místa (**propady**, **sinks**) mohou hostit stabilní populace, poněvadž úbytky neustále dosycují migranti z míst zdrojových. Kromě toho řada lokálních populací v rámci areálu občas vymře, ale dochází k rekolonizaci – a některé nevymřou jen proto, že jejich propady jsou vyrovnávány migrujícími jedinci (**efekt záchran, rescue effect**). Areál má v takovém případě **metapopulační strukturu** (obr. 1), která je udržována rovnováhou mezi lokálním vymíráním a (re)kolonizací, zajištěnou dostatkem migrujících jedinců. Okraj areálu, pokud ho netvoří nějaká geografická nebo ekologická bariéra, je dán právě tím, že rychlost kolonizace přestane být dostatečná ke kompenzaci lokálního vymírání.

A teď si představme, že se v takové situaci něco stane. Trochu se změny podmínky na klíčovém zdrojovém místě nebo několik populací produkujících migrující jedince z různých důvodů zanikne. V tu chvíli se sníží počet migrantů v celém systému, takže ti nestačí dosycovat populace, které na tom nejsou tak dobře, ani rekolonizovat lokality už vymřelých populací. Areál se tedy zmenší, čímž se však dále sníží množství migrantů schopných lokální populace udržovat, další lokální populace vymřou, a tak pořád dál – mluvíme o **extinkčním víru** (**extinction vortex**). Nakonec zbyde několik populací na omezeném území, které pak může vyhubit i malá disturbance, jak jsme psali výše. Anebo se začne projevovat Alleeho efekt a zbylé populace zkrátka nebudou mít dostatečný reprodukční potenciál. Druh tak vymře na velkém území, ačkoli byl běžný a na počátku jeho ústupu stála jen relativně malá změna podmínek.

Je dost pravděpodobné, že řada velkoplošných ústupů druhů měla právě popsanou povahu. Zmínili jsme holuba stěhovavého, ale podobný, byť ne tak dramatický případ představuje třeba chocholouš obecný (*Galerida cristata*) – dříve jeden z nejběžnějších ptáků zemědělské krajiny u nás prakticky vymřel (Živa 2014, 2: 83–85). Jistě, zemědělská krajina se změnila, přesto by se našly lokality, na nichž by chocholouš mohl prosperovat, když dříve byl



všude. Ale lze si představit, že takové lokality jsou příliš daleko od sebe, takže eventuální vymření jedné populace není kompenzováno rekolonizací. Podobný osud asi měla spousta druhů bezobratlých naší běžné krajiny. Pokud je pro udržení areálu druhu nutná aspoň občasná migrace mezi lokalitami, je klíčové, aby lokality nebyly příliš daleko od sebe, a navíc jsou důležitá i místa, kde daný druh právě v daný moment nežije. Na což ochrana přírody typicky zapomíná.

Jak často vymírají druhy

Žijeme v době, kdy ústup druhů z původních areálů i vymírání druhů probíhají nebývalou rychlostí. Zde nebudeme rozebírat, jak moc je současné globální vymírání vážné (o tom podrobněji v Živě 2019, 5: 271–276), připomeňme jen, že sice zatím není svým rozsahem srovnatelné s velkými vymíráními v geologické historii Země, ale jeho rychlost je varující. Jenže abychom to mohli tvrdit, měli bychom jednak být schopni odhadnout rychlost současného vymírání, jednak vědět, jak rychle se vymírá „normálně“. A to je docela obtížné.

Jednu věc víme jistě: rychlost vymírání byla v geologické historii Země velmi proměnlivá. Občas se vymíralo velmi intenzivně a taková období právě označujeme jako masová vymírání. Tradičně jich bývá rozlišováno pět, ale v poslední době se ukazuje, že Velká pětka asi nezahrnuje ta skutečně největší vymírání a celá situace je složitější (obr. 2; viz také následující článek na str. 198). Existuje celé kontinuum vymírání, od těch největších, co malá, a jsme jen těžko schopni odlišit, jak skutečně masové vymírání a co už pouze „běžné“, byť rychlejší. Masová vymírání sice bývají spojena s globálními změnami abiotických faktorů včetně chemismu atmosféry a hydrosféry, ale i u menších vymírání lze detekovat environmentální změny, takže zase jde spíš o problém měřítka. Z tohoto hlediska je trochu problematický pojem „vymírání na pozadí“ (background extinction), který předpokládá, že kromě prudkých vymírání způsobených zásadními změnami ekosystémů se vymírá jaksi průběžně. Jenže i průběžně se vymírá vlivem nějakých změn, byť menších, takže odli-

šení background extinction je problematické a nezbyvá, než se snažit postihnout zkrátka nějakou průměrnou rychlost vymírání v minulosti.

A to právě moc neumíme. Zdálo by se, že nám v tomto ohledu může pomoci fosilní záznam, ale ten je příliš fragmentární a navíc nevyrovnaný – fosilní záznam se týká prakticky jen bezobratlých se skořápkami a obratlovců, a hlavně přednostně se zachovávají taxony s velkým areálem výskytu i velkou populační hustotou, což jsou ale taxony, u nichž lze předpokládat, že mají relativně nízkou rychlost vymírání. Navíc se snadněji zachovávají skupiny mimo tropy (v tropech se vše mnohem rychleji rozpadá a rozkládá). Dnes vymírají hlavně druhy vzácné a tropické, o jejichž minulých rychlostech vymírání lze z fosilního materiálu těžko něco usuzovat. V principu je možné, že rychlost vymírání byla vždy hodně vysoká, ale naprostá většina druhů vymřela, aniž po sobě nechala jakoukoli stopu, takže o reálné rychlosti minulých vymírání můžeme jen spekulovat.

Kromě fosilního záznamu máme ale o historii Života ještě jeden typ informace – fylogenetické stromy. Ty odrážejí historii štěpení jednotlivých linií a teoreticky by z nich bylo možné vyčíst, jak rychle druhy vznikají a zanikají. Potíž je, že jsme odkázáni (až na úplné výjimky) na fylogenezi recentních taxonů, a právě rychlost vymírání se ze struktury stromu odhaduje – eufemisticky řečeno – obtížně. Ze stromu můžeme v principu jen odečítat, kolik z dané linie v dané době vzniklo nových linií, jež se dožily současnosti; tedy rychlost diverzifikace (speciace minus extinkce), která je tím méně věrohodná, čím dále do minulosti jdeme. Na druhou stranu můžeme předpokládat, že diverzifikace blízka současnosti je dána především speciací, poněvadž nedávno odštěpené linie vesměs ještě nestačily vymřít. Rychlost recentní speciace, tedy vznikání těch druhů, které se odštěpily v několika posledních milionech let, lze proto odhadnout docela dobře. Pak stačí předpokládat, že současná rychlost speciace není příliš výjimečná a že v dlouhodobém měřítku jsou rychlosti speciace a extinkce vyrovnané – kdyby totiž nebyly, globální diverzita by dlouhodobě buď rychle rostla, nebo na-

opak klesala až k zániku (nic z toho přitom ve fosilním záznamu nepozorujeme). Za těchto předpokladů tak lze odhadnout průměrnou rychlost extinkce podle rychlosti recentní speciace a srovnat ji se současnou rychlostí vymírání.

Takže to zkusme. Na základě řady kvalitních fylogenetických stromů lze soudit, že ke vzniku nového druhu dochází jednou za několik málo milionů let, třeba u ptáků asi jednou za čtyři miliony let (Maliot a kol. 2019). Znamená to, že u ptáků, jichž je přibližně 10 tisíc druhů, dojde ke speciální události v průměru jednou za 400 let – podobná by tedy měla být i frekvence vymírání. Za posledních zhruba 500 let ale podle Mezinárodního svazu ochrany přírody (IUCN, Baillie a kol. 2004) vymřelo 129 druhů ptáků – na 400 let připadá přibližně 100 vymřelých druhů. Odtud lze usuzovat, že současná rychlost vymírání je asi o dva řády vyšší než „normální“ rychlost vymírání, odpovídající rychlosti speciace. U jiných skupin to bude trochu jiné, ale tam většinou vůbec netušíme, kolik jich vlastně vymřelo během historické doby. I u ptáků bychom dostali jiný výsledek, kdybychom uvažovali fylogenetické pojetí druhu (viz Živa 2019, 5: 198–201). Fylogenetických druhů je výrazně víc, poněvadž každá jen trochu odlišená alopatická populace (třeba na ostrovech) se počítá jako samostatný druh – a tyto populace také mnohem častěji vymírají. Jenže u takhle pojatých druhů by vyšla i mnohem vyšší rychlost speciace, takže je dost možné, že by se odhady vyrovnaly a dvouřádový rozdíl by vyšel stejně. Přesněji odhadnout rozdíl rychlosti současného vymírání a průměrného vymírání v evoluční minulosti asi nelze, už tak jsou naše odhady dost na vodě.

Ještě jedna věc je podstatná. Vedle toho, že rychlost vymírání značně kolísá v čase, je velmi heterogenní v prostoru. Většina živočichů v historické době vymřela na ostrovech. A i na pevnině se vymírá jen někde. Plyne z toho, že aktivní ochrana druhů, hlavně prostřednictvím chráněných území, může být efektivní i v případě, že celkový tlak lidské civilizace na přírodu stále roste a je globální. Územní ochrana představuje zdaleka nejlepší prostředek, jak zpomalovat současné vymírání.

2 Velká vymírání v geologické historii Země. Svislé linky ukazují 5 % nejvýraznějších událostí v historii Země, kdy došlo během milionu let k prudké výměně druhů, ať už ve smyslu výrazné originace (v paleontologii většinou nemluvíme o speciaci, poněvadž objevení se nějakého taxonu v určitém období neznamená, že v té době skutečně vznikl), nebo extinkce. Délka čáry odráží procento druhů, které se v daném okamžiku ve fosilním záznamu objevily (zeleně) nebo vymřely (červeně). Šipky ukazují tradičních pět velkých vymírání; je ale vidět, že tato Velká pětka ve skutečnosti nezahrnuje pět skutečně největších vymírání. Svislé modré čáry označují konec prvohor, resp. druhohor – zatímco přelom prvohor a druhohor (rozhraní perm/trias před 251 miliony let) byl vskutku dramatický a vyznačoval se nejen největším vymíráním v historii Země, ale také řadou následných vymírání i radiací, konec druhohor (rozhraní křídly a třetihor, před 66 miliony let), přestože je spojován s velkým vymíráním včetně vymření dinosaurů, už tak zásadní nebyl. Ve skutečnosti bylo toto vymírání až páté největší. Naopak v polovině kenozoika (třetihory a čtvrtohory), před 33 miliony let, nastalo druhé největší vymírání, které lze přičíst na vrub prudkému globálnímu ochlazení (blíže na str. 212).

Podle: J. F. H. Cuthill a kol. (2020)

3 Vymírání docela velkého rozsahu byla běžná i v poměrně nedávné minulosti, a to i bez lidského přičinění. Sahara byla ještě před 6 tisíci let zelenou, byť aridní savanou, jako je dnes Kalahari (na snímku); pásala se na ní stáda antilop, žiraf a dalších herbivorů, kteří byli loveni velkými šelmy. Pak během krátké doby vyschla a velké populace těchto zvířat vymřely na obrovské ploše. Foto P. Pokorný

4 Vymírání sice často ovlivňuje řada faktorů, ale to neznamená, že je náhodné z hlediska toho, jaké formy vymírají. Během kenozoika se vyvinula řada šavlozubých predátorů (zde *Thylacosmilus* v miocénu Jižní Ameriky), specializovaných na lov velkých zvířat. Tyto formy vznikly nezávisle v řadě různých savčích linií (včetně vačnatců) a byly zjevně úspěšné, přesto se dneška nedožila žádná (pokud nepočítáme mrože, který je však vodní a šavlovité špičáky používá k něčemu jinému). Můžeme spekulovat, jak to souvisí s úbytkem megafauny nebo s obecnou vzácností takto specializovaných predátorů, ale příčin vymření těchto forem se stejně těžko dobereme – můžeme jen konstatovat, že dnešní svět zkrátka živočichům s některými vlastnostmi nepřeje. Orig. T. Albrecht

Vymírání jako tvůrčí proces

K vymření celých druhů tedy dochází za normální situace docela vzácně, stejně vzácně, jako dochází ke speciaci. Naproti tomu lokální vymírání populací je běžné (obr. 3) a zásadně přispívá k patrnostem přírody (podle anglického pattern, tedy jakýkoli vzor, pravidelnost, vztah), kterou kolem sebe vidíme. Vzpomeňme třeba ostrovní efekty, kdy menší a vzdálenější ostrovy hostí méně druhů než ostrovy velké a bližší pevnině. Podle teorie ostrovní biogeografie (viz Živa 2019, 5: 194–197) je

to dáno rovnováhou mezi kolonizací a extinkcí – na malých ostrovech je vymírání tak časté, že ho kolonizace jen stěží kompenzuje, zvláště když ostrov leží daleko od pevniny. Je také pravděpodobné, že geografické trendy biologické rozmanitosti, jako např. klesající diverzita se zeměpisnou šířkou nebo nadmořskou výškou, jsou do značné míry dány vyšší rychlostí vymírání v méně produktivním, případně méně stabilním prostředí (blíže Živa 2019, 5: 206–209). Vymírání tedy stojí za řadou makroekologických fenoménů a bez něj by tvárnost pozemské přírody byla úplně jiná.

Ještě výrazněji to vidíme na geografickém rozšíření druhů i vyšších taxonů. Paleontologická data přesvědčivě ukazují, že řada dnešních taxonů žila dříve úplně jinde, takže současný areál je jen zbytkem minulého, často mnohem většího areálu. Nejde pouze o známé příklady, jako byla hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*), která ještě v posledním glaciálu žila i u nás v Evropě, ale i o celé vyšší taxony. Kolibříci jsou dnes výhradně novosvětská skupina, ale nejstarší fosilní nálezy pocházejí z Eurasie. Není zase tak neobvyklé, že i velké klady (fylogenetická linie) žijí dnes jinde, než kde vznikly – čili vymírání se týká i celých druhově bohatých taxonů a pro nás zůstává mystériem, jak je možné, že na jednom kontinentě všechny druhy dané skupiny do jednoho vymřely, zatímco na jiném prosperují.

Otázek ohledně vymírání ostatně zůstává celá řada. Co vlastně určuje, že některé druhy vymrou, a jiné ne? Zmínili jsme velikost populace, ale relativní hojnost a vzácnost druhů sama o sobě zůstává velkou ekologickou záhadou – i blízkce příbuzné, a tedy ekologicky podobné druhy se v tomto ohledu zásadně liší, ze dvou sesterských druhů může být jeden úplně běžný, zatímco druhý má malickou populaci ohroženou vymřením. Navíc statistický vztah mezi velikostí populace a pravděpodobností vymření nemusí odrážet kauzalitu (že menší populace spíše vymrou). Ta může být často opačná – druhy, které měly nějakou predispozici k vymírání, se k němu blíží, a mají tedy

menší populace. Také není jasné, zda pravděpodobnost vymření souvisí spíš s počtem jedinců, nebo s rozlohou areálu. Jde o dvě veličiny, které spolu sice pozitivně koreluje, ale ne tak úzce, a každou z nich podmínují jiné věci – velikost areálů je mnohem více determinována čistě geografickými faktory, např. existencí nejrůznějších bariér nebo schopností šíření. Otevírá se tu tedy pole pro další výzkum, jenže potíží je, že materiálu ke studiu extinkcí máme poskrovnu z důvodů, které jsme zmínili v úvodu.

V každém případě dnes víme, že vymírání představuje úplně zásadní biologický proces. Je – a vždy bylo – prakticky všudypřítomné. Na úrovni celých druhů bývalo sice relativně vzácné, ale v případech lokálních populací bylo klíčové pro formování přírody kolem nás a patří k evoluci a ekologii stejně jako ostatní procesy – speciace, migrace a kolonizace, přirozený výběr. Chápání vymírání coby tvůrčího procesu může působit zvláště, dokud si neuvědomíme, že přirozený výběr je vlastně něco podobného – jde rovněž o nenáhodné odstraňování některých variant (jedinců a jejich alel). Přitom o přirozeném výběru víme, že vede k evoluci komplexních adaptivních struktur. Nenáhodné vymírání druhů s určitými znaky (obr. 4) může také postupně vést prostřednictvím **druhového výběru (species selection)** k tomu, že kolem sebe vidíme jen některé vlastnosti organismů – ty, které buď podporovaly speciaci, nebo právě bránily extinkci. Sochař, který z kvádrů vytváří sochu, koneckonců také jen odstraňuje, co je tam navíc – a že jde o tvůrčí proces, je zcela zjevné.

Vymírání je normální. Normální ale není jeho výrazně zvýšená rychlost v antropocénu, která může vést k zásadnímu ochuzení přírody, s nevratnými – a neznámými – důsledky. Snaha zpomalit současné vymírání způsobované člověkem je tedy prvořadým úkolem lidstva, a to i s perspektivou, že zcela zabránit vymírání nelze, a ani to vlastně není žádoucí.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

