

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra ekologie



**Vzt'ah medzi gradientmi diverzity, geografickým
rozšířením a životnými stratégyami juhoafrických
vtákov**

**The relationship between diversity patterns, spatial distribution and
life-histories in south African birds**

Diplomová práca

Bc. Anna Tószögyová

Vedúci práce: Doc. RNDr. David Storch, Ph.D.

Praha 2011



Prehlasujem, že som diplomovú prácu vypracovala samostatne s využitím uvedenej literatúry a s informáciami, na ktoré odkazujem.

Anna Tószögyová

Pod'akovanie

...určite patrí v gigantickej miere môjmu dobrosrdečnému, zhovievavému a extrémne trpezlivému školiteľovi Davidovi. A samozrejme aj kolegovi Petrovi, ktorý ma naučil zásadám efektivity práce, čo v mojom prípade predovšetkým značí, že sa netreba so všetkým tak puntičkársky babrať.

Obsah

Abstrakt	5
1. Úvod	7
2. Metodika.....	13
2.1 Charakteristika oblasti.....	13
2.2 Premenné prostredia	15
2.2.1 Transformácia premenných.....	16
2.2.2 Multikolinearita medzi premennými	17
2.3 Charakteristiky vtáčích druhov	21
2.3.1 Areály rozšírenia a biogeografia vtákov	21
2.3.2 Vlastnosti a životné stratégie druhov	23
2.3.3 Geografické trendy v charakteristikách druhov	25
2.4 Vzájomný vzťah medzi druhovou skladbou a podmienkami prostredia.....	29
2.5 Vzťah medzi trendmi vo vlastnostiach a životných stratégiách druhov a environmentálnymi podmienkami	31
2.5.1 Koinertná analýza.....	31
2.5.2 RLQ analýza.....	34
2.5.3 Matematický model RLQ analýzy	38
2.5.4 Fourth-corner analýza	40
3. Výsledky.....	43
3.1 Priama gradientová analýza korelácie štruktúry v druhových dátach s podmienkami prostredia	43
3.2 Separátne analýzy druhových dát, podmienok prostredia a vlastností druhov	49
3.3 RLQ analýzy	62
3.3.1 Spojenie medzi morfológickými premennými a podmienkami prostredia	62
3.3.2 Spojenie medzi potravnými premennými a podmienkami prostredia.....	74
3.3.3 Spojenie medzi reprodukčnými premennými a podmienkami prostredia.....	82
3.3.4 Spojenie medzi migračnými premennými a podmienkami prostredia.....	92
4. Diskusia.....	99
5. Záver.....	115
Literatúra	117
Príloha	124

Abstrakt

Druhy so svojimi jednotlivými vlastnosťami nie sú rovnomerne rozložené skrz krajinu. Habitat poskytuje templát, na ktorom evolúcia vytvára charakteristické morfortypy a životné stratégie. Environmentálne determinanty ekologických procesov predstavujú zase filter, ktorým prejdú len určité druhy s vhodnými vlastnosťami. Je nevyhnutné pochopiť ako je ovplyvnená priestorová variabilita druhovej skladby prostredníctvom geografických javov distribúcie druhových charakteristík. Zaujímala som sa o hľadanie a určovanie vzťahov medzi druhovými vlastnosťami a environmentálnymi parametrami v rámci juhoafrickej avifauny. Skúmala som vplyv ktorých premenných prostredia mal najsilnejšie pôsobenie na kompozíciu druhov a na rozloženie ich vlastností v priestore. Vzťahy medzi environmentálnymi faktormi a vlastnosťami a životnými stratégiami druhov som zhodnotila za pomoci RLQ analýzy, mnohorozmernej ordinačnej metódy, schopnej prepojiť tabuľku s atribútmi druhov s tabuľkou environmentálnych premenných skrz tabuľku druhovej skladby. Prvá osa RLQ analýzy vysvetľovala väčšinu variability súboru všetkých dát. Pozitívne korelovala s rastúcou produktivitou, s premennými vypovedajúcimi o charaktere vegetácie a s dostupnosťou vodných zdrojov. Zvyšná variabilita bola vysvetlená latitudinálnym a altitudinálnym gradientom rôznych aspektov krajiny. Prirodzene teda aj druhová kompozícia bola riadená západovýchodným gradientom environmentálnych premenných a taktiež heterogenitou vegetácie, dostupnosťou potravných zdrojov a vertikálnou štruktúrou oblasti. V diverzifikovaných oblastiach saván hrajú rolu životné stratégie spojované s vysokou mierou prediktability prostredia a s nízkou mortalitou dospelcov; altriciálne vtáky s obhajovanými teritóriami žijú solitérne v miskovitých otvorených či uzatvorených hniezdach. Často sa jedná o druhy sedentárne a hniezdne parazitované. Signifikantný vzťah s hlavnou environmentálnou osou preukázali aj ďalšie vlastnosti; oblasti bohaté na vegetáciu a zrážky sú preferované druhmi s dlhším zobákom, živiace sa bezstavovcami alebo nektárom a často obývajúce dutinové hniezda. V opačnom smere environmentálneho gradientu, v suchých nepredikovatelných a fluktujúcich klimatických podmienkach, rastie výskyt mäsožravých druhov, druhov s dlhším tarzom a druhov s dlhšími krídlami. Hniezdia v blízkosti zeme a často sa vyznačujú vagrantným spôsobom života. V menej produktívnych oblastiach trávnatých plání a fynbosu je vyššia prítomnosť semenožravých druhov hniezdiacich na zemi s prekociálnym typom mláďat a oblasti hostia prevažne vagrantov a palearktických migrantov. Druhy väčších telesných hmotností, často tiež foliovorné, prípadne žijúce koloniálne alebo dosahujúce väčších znášok, dominujú v produktívnych oblastiach trávín. Použitie konceptu habitatu ako templátu poskytuje dôkladnejší a hlbší náhľad na problematiku, než bežné štúdie zaoberajúce sa len vzťahom medzi diverzitou a environmentálnymi činiteľmi, pretože vlastnosti a životné stratégie druhov, viac než druhy samotné, môžu byť priamo prepojené s podmienkami prostredia a toto spojenie umožní definovať funkčné skupiny druhov, za pomoci ktorých sa môže stanoviť funkčná diverzita a prípadný dopad environmentálnych zmien.

Kľúčové slová: avifauna južnej Afriky, vlastnosti a životné stratégie druhov, geografické trendy vo vlastnostiach, vzťah vlastností a prostredia, RLQ analýza, fourth-corner analýza

Abstract

Species with particular traits are not randomly distributed across landscape. Habitats provide the templet on which evolution forges characteristic morphologies and life-history strategies and environmental determinants in an ecological processes represent a filter for certain species with appropriate traits. It is essential to understand how spatial differences in community composition are affected by geographical patterns in a distribution of species characteristics. I was interested in searching and determining the relationships between species traits and environmental parameters within avifauna of south Africa. I investigated the effect of which variables of environment most influenced bird assemblage composition and distribution of species traits in space. Relationships between the environmental factors and the species traits and life-history strategies were investigated using RLQ analysis, a multivariate ordination method able to relate a species trait table to an environmental table by way of a species presence/absence table. The first axis of the RLQ analysis was highly statistically significant and explained most of the variability. It was strongly positively related to increasing productivity, to attributes reflecting vegetation character and to availability of water sources. The rest of the variability were explained by latitudinal and altitudinal gradient of different aspects of the area. Species composition was then affected mainly by east-west gradient of environmental variables and also by vegetation heterogeneity and by availability of food sources. In the most diverse habitat of savanna there is a role for life-histories associated with environmental predictability and with low adult mortality; altricial birds with defended territories inhabit soliter open or closed nests. They are often sedentary and host nest parasites. Other traits also showed significant relationships with the main environmental axis; the habitat with dense vegetation and rainfall is preferred by species with longer bills, eating on invertebrates or nectar and often inhabited cavity nests. In the opposite direction of the environmental gradient, in arid unpredictable and fluctuant climatic conditions, increases occurrence of carnivorous species with longer tarsus and wings, breeding near the ground and often characterized by nomadic way of life. Less productive habitats of grassland and fynbos allow higher representation of granivorous species breeding on the ground with precocial young and host prevalent vagrants and temperate-zone migrants. Birds with larger body mass, often also folivorous, living colonially or certain species exhibiting larger clutches, dominate in the areas of productive grasses. The use of the habitat templet concept provides deeper insight into the problems than the common study of the species-environment relationships because life-history traits of species, rather than the species themselves, can be directly associated with environmental conditions and this connection allows the precise definition of functional groups, which can be used to characterize functional diversity and possible impact of environmental changes.

Key words: south African avifauna, life-history traits, geographical patterns in species traits, trait-environment linkages, RLQ analysis, fourth-corner analysis

1. Úvod

Bohatosť tvarov, foriem a funkcií atribútov rôznych druhov, ktorú sme schopní vypozerovať z prírody, sa stala silným lákadlom pre mnohé formálne štúdiá v biológii. O to viac nás rozmanitosť vlastností druhov zaujíma, keď si uvedomujeme, že vlastnosti nie sú v priestore rozmiestnené náhodne, ale svojou prezenciou alebo formou vykazujú istú reakciu na tak isto nenáhodne rozmiestnené podmienky prostredia. Dotýka sa to konceptu ekologickej niky, ktorý hovorí o tom, že druhy majú určité ekologické preferencie v zmysle toho, že obývajú len oblasti so súborom pre nich prijateľných podmienok pre život, kde v tých najvhodnejších podmienkach dosahujú svojich maximálnych abundancií (Legendre *et al.* 1997, podľa Hutchinson 1957). Druhy si preto vyvinuli ekologické a behaviorálne vlastnosti umožňujúce im najefektívnejšie využívať zdroje nachádzajúce sa v ich nike, za účelom prežitia a úspešného rozmnožovania sa. Vzťah medzi podmienkami habitatu s druhmi, ktoré sa v ňom nachádzajú a ich špecifickými vlastnosťami, je daný spolupôsobením lokálnych ekologických podmienok s evolučnými faktormi (Southwood 1988). Tým následne môžeme habitat vnímať ako templát, na ktorom evolúcia formuje len určité, vhodné druhové charakteristiky, čo v merítku ekologických procesov vedie ku zložitému vzťahu medzi environmentálnymi podmienkami prostredia a habitatom vyselektovanými druhmi, nositeľmi preferovaných vlastností (Southwood 1977, Southwood 1988, Townsend & Hildrew 1994). Výskyt určitých druhov v určitom habitate je determinovaný previazanosťou medzi ich druhovými vlastnosťami a charakteristikami habitatu, ale existencia týchto vlastností u rôznych druhov je výsledkom evolučných adaptácií na podmienky prostredia (Ribera *et al.* 2001). Tento koncept habitatu ako templátu a teda ako environmentálneho filtru druhových vlastností rozvinuli ekológovia v dôsledku zväčšujúceho sa objemu znalostí o druhovej kompozícii na preskúmaných lokalitách, o podmienkach prostredia týchto lokalít a zároveň znalostí o biologických a behaviorálnych vlastnostiach zaznamenaných druhov. Ekológovia sa preto nemuseli zdráhať klásť si otázky týkajúce sa ktoréhokoľvek konkrétneho vzťahu medzi pár premennými, napríklad objasnenia závislosti určitej vlastnosti od jednej alebo viacerých vybraných podmienok prostredia (napr. Greve *et al.* 2008, Jetz *et al.* 2008, Olson *et al.* 2009). Navyše komplexnosť biologických a ekologických informácií z rozsiahlych oblastí umožňovala uskutočniť aj celkový exploračný pohľad s celým súborom vlastností, ktorý bol väčšinou zo začiatku dosiahnutý analýzou spájajúcou vždy len dva a dva

súbory údajov (Keddy 1992, Legendre *et al.* 1997). Buď sa skúmal vzťah druhej kompozície, či diverzity s charakteristikami prostredia alebo druhová skladba s vlastnosťami druhov a prípadne skrz tieto dve analýzy aj nepriamo vzťah medzi prostredím a vlastnosťami (napr. Statzner *et al.* 1994).

Záujem hľadať súvislosti medzi environmentálnymi obmedzeniami a charakteristikami druhov tu bol odjakživa, ale chápanie jeho významu a spôsob jeho skúmania sa časom menil (Statzner *et al.* 2001a). Dôležitú zmenu priniesol prístup, ktorý sa primárne nezameriaval na samotné druhy či diverzitu druhov, ale predovšetkým na diverzitu vlastností im prislúchajúcich (Díaz & Cabido 2001). Druh ako študovanú jednotku nahradil súbor jeho biologických atribútov a pre možnosť priameho prepojenia vlastností s environmentálnymi gradientmi sa odľahčil význam taxonomickej závislosti a evolučných vzťahov (Andersen 1997, Poff *et al.* 2006). Rozloženie vlastností a ich rozmanitosť v spoločenstvách a ekosystémoch je dynamickou odozvou na environmentálne zmeny skrz priestor a čas (Webb *et al.* 2010). Prístup založený na vlastnostiach a funkčnej diverzite umožnil redukovat' zložitost' ekosystémov a lepšie stanovit' evolučné adaptácie na podmienky prostredia a reakcie spoločenstiev druhov na environmentálne zmeny (Lavorel & Garnier 2002, Hooper *et al.* 2005). Charakteristiky druhového spoločenstva, ktoré boli typicky vo forme druhového bohatstva alebo iných indikátorov druhej rozmanitosti totižto zanedbávali dôležité informácie o samotnom spoločenstve a neposkytovali možnosti pre spojenie funkčných atribútov biologickej diverzity a environmentálnych podmienok (Hausner *et al.* 2003). Použitie konceptu habitatového templátu kladie pozornosť na vzťah medzi vlastnosťami druhov a podmienkami habitatu, čo vyžaduje väčšiu hĺbku štúdie než bežný vzťah medzi výskytom druhov a prostredím. Ak nastanú zmeny u niektorých environmentálnych premenných, vedie to k odfiltrovaní niektorých vlastností a zároveň sa môžu objaviť vlastnosti nové. Úzka previazanosť podmienok prostredia je skôr s vlastnosťami a životnými stratégiami než so samotnými druhmi (Woodward & Diament 1991, Statzner *et al.* 1994, Keddy 1992, Townsend & Hildrew 1994). Z tohto dôvodu počet druhov, ktoré vymizli alebo sa objavili v spoločenstve je podmienený rozložením druhových vlastností a vzťahom týchto vlastností k zmeneným podmienkam habitatu. Selektčné sily habitatu takto skrz vplyv na druhové charakteristiky určujú úspešnosť prípadných kolonistov a podobu skladby spoločenstva (Scarsbrook & Townsend 1993, Townsend *et al.* 1997). V tomto kontexte teoretické modely funkčnej ekológie zaoberajúce sa životnými stratégiami bolo možné zrovnávať na základe ich schopnosti objasňovať rôzne javy a predpovedať smer

evolúcie stratégií z kombinácie rôznych vlastností za súčasného pôsobenia selektívnych síl podmienok habitatu (Southwood 1988).

Kritickým metodologickým problémom sa ukázal spôsob ako aplikovať koncept spomínaných hypotéz do obecného ekologického rámcu funkčnej diverzity a prepojiť tri súbory dát s odlišnými jednotkami; súbor s environmentálnymi premennými pre každú lokalitu, súbor druhového zloženia v každej lokalite a súbor vlastností pre každý druh. Ako som už naznačila, zvyčajným prístupom bolo stanoviť priemernú hodnotu charakteristík druhov pre každú lokalitu a spájať so súborom environmentálnych premenných (Lehsten *et al.* 2009, Moretti & Legg 2009, Langlands *et al.* 2011). Alebo získať ordináciu vzťahu druhového rozloženia s podmienkami prostredia a vlastnosti dodatočne priradiť (Statzner *et al.* 1994). Výsledok sa získaval za pomoci multivariátnych techník ako kanonická korešpondenčná/korelačná analýza, redundančná analýza (Rachello-Dolmen & Cleary 2007), alebo sa pracovalo s jednotlivými priemermi vlastností druhov zvlášť v univariátnych regresných analýzach. Spojením dvoch súborov sa strácala identita druhov v jednotlivých lokalitách skôr než vstúpila do vzťahu s premennými prostredia (Lehsten *et al.* 2009), alebo sa podhodnocovalo spojenie druhov s ich vlastnosťami. Jedným z výsledkov môže byť odhalenie protistojných životných stratégií, ktoré majú signifikantný vzťah s environmentálnymi faktormi. Keďže takéto trade-off medzi vlastnosťami pôsobí na druhovej úrovni, nie je vhodné, aby sa identita druhov strácala v procese váženého priemerovania vlastností alebo vyjadrením frekvencie kategoriálnych premenných na lokalitách. Negatívna korelácia medzi vlastnosťami potom totižto nemôže byť interpretovaná ako trade-off (Lehsten *et al.* 2009). Kvôli tejto nesúmernosti štatistických procesov strácali predošlé analýzy na kvalite informačnej výpovedi. Hypotéza habitatu ako environmentálneho filtru druhových vlastností z práce Southwood (1977, 1988) inšpirovala Dolédec *et al.* (1996), ktorý navrhol metódu, ktorá priamo hľadala súvislosť medzi podmienkami prostredia a druhovými vlastnosťami, pričom kompozícia druhov slúžila na ich prepojenie. A predovšetkým analýza všetkých troch súbor dát bola súbežná a nevyvodzovala výsledky z nesúmernej štatistickej techniky. Tým bolo možné dosiahnuť jasné stanovenie dôležitých environmentálnych gradientov a určiť presnú pozíciu každej lokality na škále týchto gradientov, prostredníctvom os, ktoré zachycovali maximum ich variability. A podobne vlastnosti boli zhodnotené ako reakcie druhov na environmentálne faktory prostredníctvom výskytu druhov na lokalitách. Novú metódu hneď nasledoval vznik testovacej procedúry navrhnutou Legendre, Galzin & Harmelin-Vivien (1997), za účelom overiť vzťah medzi environmentálnymi premennými a vlastnosťami druhov. Obe heuristické metódy sú

aplikované len v priebehu posledných desiatich rokov a problém prepojenia habitatu s vlastnosťami druhov je dnes obecné známy ako “fourth-corner“ problém.

Vlastnosti a životné stratégie druhov by sme nemali považovať za nezávislé, ale mali by sme na ne hľadiť ako na komplexný súbor adaptívnych odpovedí na vonkajšie vplyvy prostredia (Poff *et al.* 2006, Verberk *et al.* 2008). Nepochybne nie je jednoduché odhaliť zložitú funkčnú prepojenosť medzi rozmanitými stratégiami a vlastnosťami spoločenstva druhov. Z tohto dôvodu som sa nezamerala na jednotlivé vlastnosti a nehľadala som ich samostatné korelácie s environmentálnymi podmienkami, ale pracovala som s celým súborom vlastností ako s funkčnou skupinou. Funkčné skupiny som sa pokúšala vymedziť ako určité kombinácie vlastností a životných stratégií prislúchajúce k určitej pozícii pozdĺž hlavných gradientov environmentálnych premenných. Následne som mohla odhaliť trade-off medzi skupinami vlastností s protistojným umiestnením pozdĺž rozsahu premenných prostredia. Použitím viacerých vlastností súčasne sa umožní správne porozumieť ako sa bude druhová skladba meniť v odozve na prípadné zmeny environmentálnych obmedzení v priestore alebo v čase (Statzner *et al.* 2001b, Dziocck 2006). Metóda navrhnutá Dolédec *et al.* (1996) sa zdá, že poskytuje efektívne a optimálne riešenie danej problematiky.

Moje zameranie sa týkalo ekológie vtáčích druhov južnej Afriky. Oblasť, ktorú som preskúmala sa vyznačuje rozsiahlym gradientom mnohých environmentálnych premenných a je bohatá na rôzne typy habitatov (O'Brien 1993, O'Brien 1998, O'Brien & Peters 1998, O'Brien *et al.* 1998). Značná rozmanitosť prostredia podmieňuje veľkú druhovú aj funkčnú diverzitu (Osborne & Tigar 1992). Je známe, že kompozícia vtáčích spoločenstiev a druhová diverzita je značne ovplyvnená štruktúrou a podmienkami habitatu (Cody 1981, Rensburg *et al.* 2002). Vtáče druhy južnej Afriky sú nepochybne vhodnou skupinou, na ktorú možno aplikovať popísaný teoretický koncept a preskúmať ako rôzne podmienky prostredia prispievajú k zmene polohy a rozsahu funkčnej variability ich vlastností (Hausner *et al.* 2003). Vtáky pôsobia na mnohých úrovniach potravného reťazca, oplývajú širokou škálou sociálnych a rozmnožovacích charakteristík, sú morfológicky nejednotné, obývajú najrozmanitejšie prostredia a predovšetkým ich ekológia je dobre preskúmaná. Prvý krok uplatniť model habitatového templátu na spoločenstvo vtákov vzišiel od Rice *et al.* (1983), ktorý sa snažil predikovať rozloženie druhov na základe ich habitatových preferencií a iných atribútov spojených s ich evolúciou. Objavili sa už aj ornitologické práce, ktoré hľadajú asociácie medzi vlastnosťami druhov a environmentálnymi premennými priamo za pomoci spomínanej novej metódy (napr. Hausner *et al.* 2003, Cleary *et al.* 2007, Seymour & Dean 2010), boli však viac menej zamerané ochranárskym smerom.

Geografické trendy v niektorých vlastnostiach vtákov sú nám už známe (Cardillo 2002b, Orme *et al.* 2006, Greve *et al.* 2008, Jetz *et al.* 2008, Olson *et al.* 2009), tak isto aj priestorové javy a environmentálne determinanty diverzity juhoafrických vtákov (Rensburg *et al.* 2002). Nie je však známe ako súvisia trendy v diverzite s geografickými trendmi vo vlastnostiach a životných stratégiách druhov (Cardillo 2002b). Za priestorové trendy v diverzite sú rôzne zodpovedné rôzne druhy, ktoré sú nositeľmi charakteristických vlastností, čo znamená, že niektoré funkčné skupiny budú prispievať väčšou mierou ku gradientu v druhovej bohatosti než iné a tým niektoré hodnoty vlastností môžu byť u druhov frekventovanejšie. Ak smer najväčšej variability v priestorových javoch diverzity a určitých vlastností je viac menej zhodný a nastane väčšinový prekryv v týchto geografických trendoch, premenné prostredia budú na druhovú diverzitu a tieto životné stratégie pôsobiť rovnako. V týchto tvrdeniach však veľmi ťažko nájsť smer kauzality, pretože sa môže zdať, že mnohé environmentálne premenné pôsobia na určité druhové charakteristiky nepriamo, prostredníctvom ich vplyvu na druhovú diverzitu (Greve *et al.* 2008). Vlastnosti koexistujúcich druhov sa musia líšiť na určitých úrovniach v zmysle diferenciácie ník a limitujúcej podobnosti, čo znamená, že vzrastajúce druhové bohatstvo by malo viesť k nárastu funkčnej diverzity (Díaz & Cabido 2001, Hooper *et al.* 2005). Diverzita môže vplyvať na trendy vo vlastnostiach napríklad v prípadoch, ak zaznamenávame zmenu tvaru frekvenčnej distribúcie určitých vlastností z rôznych lokalít ležiacich v smere gradientu diverzity (Cardillo 2002a). To už ale môže viesť k opačnému tvrdeniu, než ktoré poskytuje hypotéza, že podmienky prostredia majú predovšetkým vplyv na vlastnosti druhov než na druhy samotné (Woodward & Diament 1991, Stutzner *et al.* 1994, Keddy 1992, Townsend & Hildrew 1994). V súlade s touto hypotézou je možné interpretovať vzťah medzi trendmi vo vlastnostiach a diverzitou tak, že ak podmienky habitatu poskytujú platformu pre existenciu širokej škály rôznorodých vlastností a stratégií, je umožnené aj veľkému počtu druhov si tieto stratégie medzi sebou vhodne prerozdeliť. Vo svojej práci som sa viac nezaoberala polemikou tejto kauzality a problematiku vzťahu druhovej a funkčnej diverzity som riešila z pohľadu hore popísaného konceptu. Funkčná diverzita, diverzita vlastností a životných stratégií, ktorá teda ovplyvňuje biodiverzitu obecné, bude súvisieť s mechanizmami podieľajúcimi sa na skladbe spoločenstva druhov. Chápanie charakteru spoločenstiev je tu podchytené na základe toho, ako sa druhy správajú v reakcií na podmienky prostredia skôr než na základe ich evolučnej histórie (Townsend & Hildrew 1994, Andersen 1997, Petchey & Gaston 2006). Reakciou druhov na podmienky prostredia bude ich fenotyp, sociálne väzby, spôsob získavania potravných a hniezdných zdrojov a s týmto súvisiace rozmanité vlastnosti.

V tejto diplomovej práci som sa zamerala na makroekologické prístupy založené na širokom spektre relatívne nových hypotéz a metód. V práci som sa snažila zodpovedať nasledujúce otázky: (1) ako je variabilita v priestorovej kompozícii spoločenstva vtáčích druhov prepojená s vplyvom environmentálnych podmienok; (2) aký je vzťah medzi vlastnosťami a životnými stratégiami druhov a charakteristikami prostredia oblastí, ktoré dané druhy obývajú. Najprv som zhodnotila vzťah medzi druhovým rozložením a rozsiahlym súborom environmentálnych premenných použitím redundančnej analýzy (RDA). Určila som mieru akou podmienky prostredia pôsobia na rozloženie druhov a ktoré sú toho hlavné environmentálne činitele. Na zodpovedanie druhej komplexnejšej otázky týkajúcej sa asociácie determinantov prostredia s druhovými charakteristikami zahrňujúcimi morfológické vlastnosti a parametre potravných, reprodukčných a migračných stratégií, som použila spomínanú multivariátnu metódu, zvanú RLQ analýza (Dolédec *et al.* 1996) a signifikanciu vzájomných vzťahov som otestovala fourth-corner analýzou (Legendre *et al.* 1997).

2. Metodika

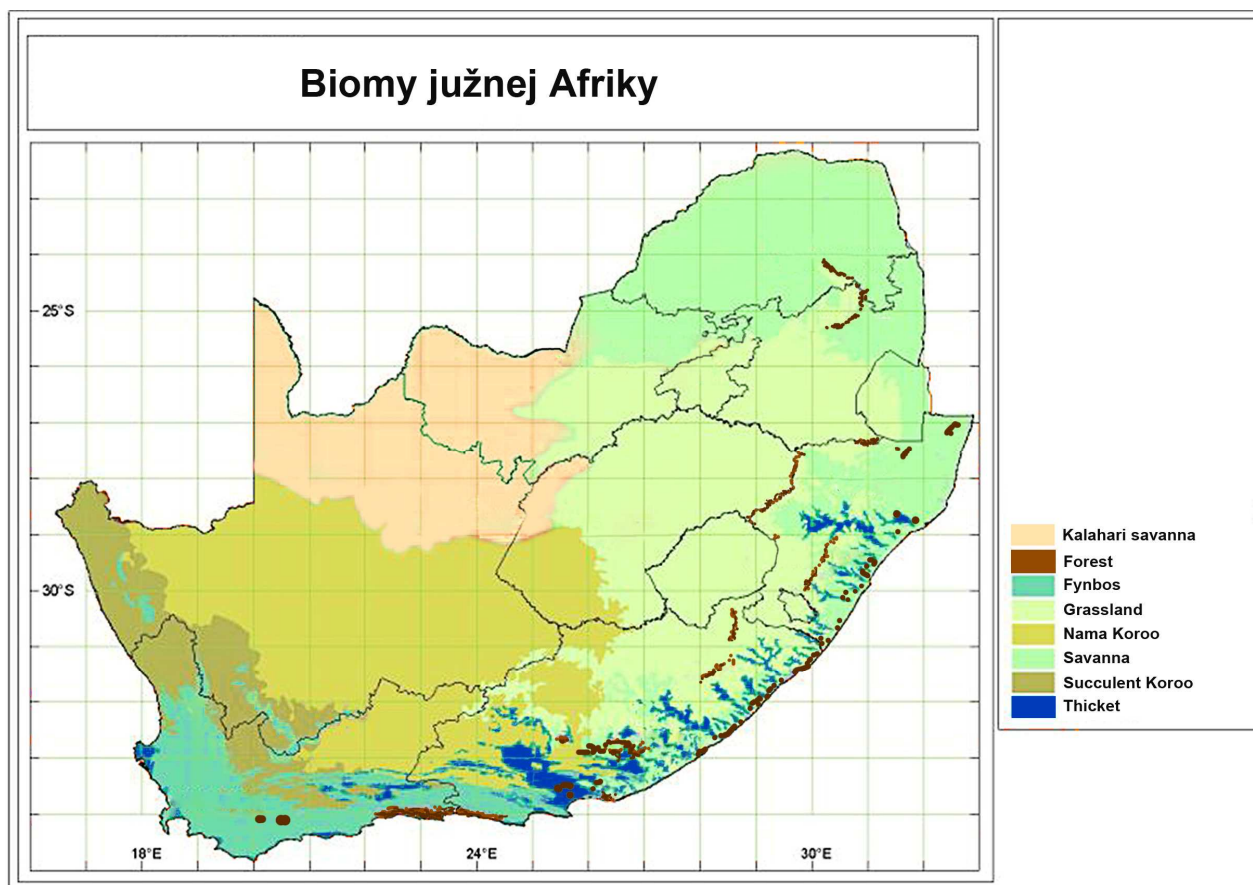
2.1 Charakteristika oblasti

Oblasť, na ktorú som sa zamerala, sa nachádza v najjužnejšej časti Afriky medzi 22° a 35° južnej šírky a medzi 16° a 33° východnej dĺžky. Zahŕňa Juhoafrickú Republiku a Lesotho o celkovej rozlohe 1 251 392 km². Je bohatá na širokú škálu hlavných typov biotopov, od púští a polopúští, cez fynbos, trávnaté a krovinaté oblasti, savany, pobrežné lesy, až po tropické afromontánne lesy (Obr. 1). Fyziografický a topografický charakter povrchu, atmosférická cirkulácia, kontinentálny drift a mnohé ďalšie abiotické faktory podmieňujú priestorové trendy v klimate, čo v prípade južnej Afriky predstavuje predovšetkým longitudinálny gradient klimatických podmienok (O'Brien 1993). Menej zjavne sa prejavujú geografické trendy environmentálnych podmienok smerom k rovníku, nepochybný vplyv tu hraje aj postupný nárast nadmorskej výšky týmto severným smerom. Súčasné priestorové javy suchého západu a vlhkého východu sa ustálili v priebehu posledných 10 miliónov rokov. Toto obdobie vládli už pomerne stabilné klimatické a geomorfologické podmienky s menej dramatickými cyklami teplotných zmien a s nimi asociovanými zmenami v rozsahu rôznych vegetačných typov. Hoci sa výraznejšie výkyvy podmienok prostredia nevyskytujú od konca posledného glaciálu, rozloženie vegetácie, aké dnes môžeme sledovať v južnej Afrike, sa ustálilo až pred 5000 rokmi.

Na západe zeme sa rozprestiera suchá polopúšť Karoo, na východe prevažujú subtropické podmienky. Najrozšírenejším vegetačným typom sú trávnaté pláne a iba jedno percento krajiny pokrývajú lesy. Vnútrozemie tvorí rozsiahla, rovinatá oblasť náhornej plošiny s trávami, nízkymi krovinami a roztrúsenými akáciami. Vo vyšších nadmorských výškach rastú horské alebo alpínske trávy. Zrážky sú tu pomerne časté a mnohým miestam sa nevyhýba ani občasný mráz. Savana zastupuje široké spektrum lokalít líšiacich sa vegetáciou a druhovou skladbou. Najsuchšou a najmenej zalesnenou je Kalahari savana. Trávnatá a trnitá savana sa severovýchodným smerom mení na vlhkejšie a hustejšie zarastené krovisko. Podobu krajiny a prevládajúce vegetačné typy ovplyvňuje dĺžka striedajúcich sa období sucha a dažďov a občasné požiare. Heterogenita v klimatických a podnebných podmienkach je dôležitá pri vytváraní mozaiky habitatových plošiek. Púštna oblasť Karoo pozdĺž západného

pobrežia nadobúda charakter sukulentnej krajiny a ďalej z dosahu oceánskych vetrov sa rozprestiera suchšie Nama Karoo. Severne, smerom k Namibijskej púšti je vegetácia v dôsledku nízkych zrážok čoraz redšie rozptýlená. Takmer po celej dĺžke južného a východného pobrežia je južná Afrika lemovaná horami, dosahujúcimi výšku až 3500 m. Juhovýchodné a východné pobrežné oblasti bohato zásobené vodnými zdrojmi oplývajú tropickým klimatom s pobrežnými lesmi a mangrovmi. Lesy tvoria najmenej rozsiahly a značne fragmentovaný biot. Najrozšírenejším typom lesa je afromontánný les s dominujúcimi ihličnanmi rodu *Podocarpus*. Pomerne malá oblasť v juhozápadnej časti zeme hostí biot zvaný fynbos, vyznačujúci sa takmer mediteránnym podnebím s vlhkými zimami a teplými suchými letami. Pre fynbos je typická obrovská druhová bohatosť nízko rastúcej flóry s dominantnými stálezelenými tvrdolistými druhmi a celoročné vzdušné prúdenie.

Zimné obdobie v južnej Afrike nastáva medzi júnom a augustom. V provincií Severné Kapsko a v Lesothe klesajú teploty až k mínus 15 °C (v najchladnejších mesiacoch priemerne k 0 °C) a naopak v najteplejších vnútrozemských oblastiach teploty môžu dosahovať až 45 °C (v najteplejších mesiacoch priemerne 28 °C). Teplotné výkyvy sú najväčšie v púštnych oblastiach a to hlavne v lete (O'Brien 1993). Najväčší rozdiel v rozložení zrážok a tomu odpovedajúcej produktivite vegetácie je nadobudnutý medzi mesiacom január a júl. Zatiaľ čo v januári majú výdatné zrážky klesajúcu tendenciu od východu a neprší len v sukulentnom Karoo a minimálne v Nama Karoo, v júli padajú zrážky len na západnom pobreží a z juhu až po náhornú plošinu. V severnej časti južnej Afriky, čo sa týka hlavne saván, v tomto období neprší vôbec. Široká variabilita v klimatických podmienkach ovplyvňuje faunu a flóru tak, že južná Afrika nepochybne patrí medzi najviac druhovo rozmanité oblasti sveta (O'Brien 1993, O'Brien 1998, O'Brien & Peters 1998, O'Brien *et al.* 1998).



Obr. 1. Biomy južnej Afriky. Rozlišujeme sedem až osem základných biomov v tejto oblasti. Najrozsiahljším biomom je savana (Savanna, Kalahari savanna), pokrýva značne heterogénne prostredie, počnúc od veľmi suchej Kalahari savany (Kalahari savana) s riedkym výskytom stromov až po vlhké krovinaté oblasti s akáciami na severovýchode. Vo vnútrozemí na náhornej plošine sa rozprestierajú trávnaté pláne (Grassland). Južným pokračovaním Namibijskej púšte je sukulentné Karoo (Succulent Karoo) s nízkymi ale predvídateľnými zimnými zrážkami. Spolu s fynbosom (Fynbos) tvoria oblasť s dominujúcimi stálezelenými rastlinnými spoločenstvami. V západnej časti, ďalej od pobrežia, je rozsiahla suchá oblasť Nama Karoo (Nama Karoo) s trvalými alebo jednorocnými trávami a nízkymi krovinami. Pozdĺž južného a juhovýchodného pobrežia po hranicu náhornej plošiny prevažujúce subtropické podmienky umožňujú výskytu nížinných vlhkých krovísk (Thicket) a fragmentárne roztrúsených malých oblastí s pobrežnými a afromontánnymi lesmi (Forest).

2.2 Premenné prostredia

Celá oblasť južnej Afriky bola preložená sieťou 1858 mapových štvorcov o veľkosti strany štvrt' stupňa (~ 25 km), čo predstavovalo štvorce o rozlohe približne 676 km² (v

rozmedzí od 635 km² na severe až po 712 km² na juhu). Pre každých 1858 štvrt' stupňových mapových štvorcov južnej Afriky som mala údaje o rôznych environmentálnych podmienkach a druhovej skladbe avifauny. Uvažovala som len o premenných, ktoré by mohli mať priamy alebo vzdialený vplyv na vtáčie druhy (Tabuľka 1) (Currie 1991, O'Brien *et al.* 1998). Celý súbor dát obsahoval 31 premenných, ale v analýzach som využívala len vybraných 21 alebo 18 premenných. Environmentálne premenné bolo možné rozdeliť do kategórií; klimatických, vegetačných, topografických a krajinných.

Klimatické premenné – súbor klimatických údajov obsahoval premenné reprezentujúce dostupnosť energie (slnečná radiácia, priemerná ročná primárna precipitácia, priemerná ročná potenciálna evapotranspirácia, priemerná ročná teplota), potenciálne limity mnohých životných stratégií (priemerná teplota najchladnejšieho a najteplejšieho mesiaca, priemerné zrážky v januári a júli), množstvo dostupnej vody (rozdiel v precipitácií a evapotranspirácií, vzdušná a pôdna vlhkosť) a sezonalitu (teplotná a zrážková sezonalita ako rozdiel medzi januárovými a júlovými hodnotami).

Vegetačné premenné – obsahovali premenné, ktoré boli mierou produktivity (čistá primárna produktivita a index listovej plochy) a normalizovaný diferenčný vegetačný index v januári a júli a výška vegetácie.

Topografické premenné – zahrnula som dve premenné; priemernú nadmorskú výšku a výškové prevýšenie v rámci každého štvorca.

Krajinné charakteristiky – obsahovali typ pôdy (mineralizovaná hlina, piesok, prašná hlina) a typ biomu (suché púšte, sukulentné polopúšte, fynbos, trávnaté a krovinaté oblasti, savany a lesy).

2.2.1 Transformácia premenných

Niektoré parametre prostredia bolo vhodnejšie preložiť do škály iného merítka, obzvlášť tie, ktorých rozloženie hodnôt sa výrazne vychýľovalo od normálneho rozloženia. Premenné prostredia vyjadrujúce percentuálne zastúpenie jednotlivých typov pôdy (Clay, Sand, Silt), som preložila do prijateľnejšej škály logaritmickou transformáciou $\log_{10}(x)$. Taktiež som aproximovala logaritmickou funkciou premenné vyjadrujúce pôdnu vlhkosť (Soil_water) a výškové prevýšenie (Elev_Range). Premenné charakterizujúce typ biomu (Forest, Thicket, Savanna, Grassland, NamaKaroo, SucKaroo, Fynbos), vyjadrené pôvodne

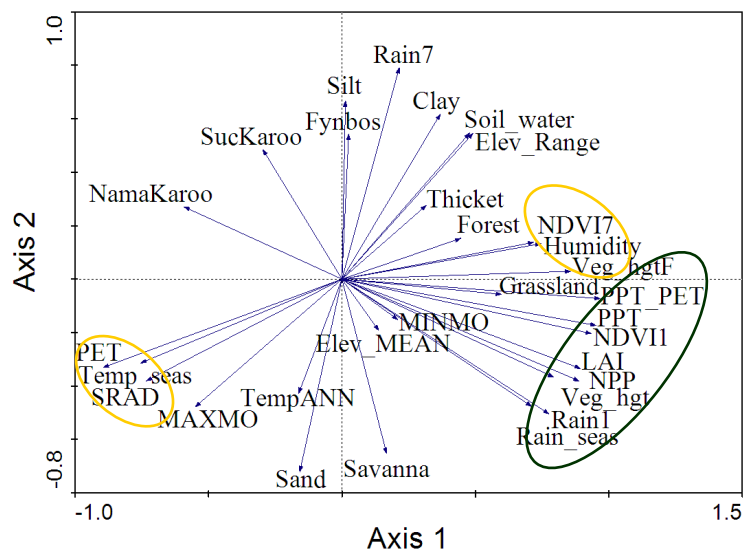
percentuálne a premenné určujúce priemerné zrážky v januári a v júli (Rain1, Rain7) a premenné určujúce výšku vegetácie (Veg_hgt, Veg_hgtF) som z dôvodu prítomnosti aj nulových hodnôt transformovala rozšíreným logaritmom $\log_{10}(x + 1)$. V prípade premenných vyjadrujúcich priemerné ročné zrážky (PPT) a čistú primárnu produktivitu (NPP) som použila odmocninovú transformáciu, pretože efekt logaritmickej transformácie bol už príliš veľký. Nelineárnou transformáciou som zmenila spôsob vyjadrenia pomerov medzi hodnotami a teda relatívnu váhu, ktorú kladiem na rozdiely medzi dvoma kvantitatívnymi hodnotami podľa toho v akej časti rozsahu hodnôt sa nachádzajú. Logaritmickej a odmocninovou transformáciou znižujem dôležitosť intervalov medzi blízkymi hodnotami pri vyšších absolútnych hodnotách a zväčšujem rozloženie nízkych hodnôt. Oba typy transformácií som volila u premenných, ktoré mali výrazne asymetrické kladne šikmé rozloženie hodnôt.

2.2.2 Multikolinearita medzi premennými

Súbor dát o environmentálnych charakteristikách zahŕňa 31 premenných, je teda zrejmé, že niektoré premenné prostredia budú spolu viac menej korelované. Takéto premenné nenesú vzájomne na sebe nezávislú informáciu, v súbore dát som však ponechala všetky z nich. Objasnenie vzájomnej kolinearitity mi poskytlo predstavu o vzájomných vzťahoch medzi jednotlivými faktormi prostredia a zároveň dopomohlo vyhnúť sa určitým problémom v následnej analýze a adekvátne podľa toho interpretovať vzťahy medzi prostredím a závislými premennými. Koreláciu medzi premennými prostredia som určila spočítaním korelačnej matice v programe R (<http://www.r-project.org/>; R Development Core Team 2007). Zo znalosti vzťahu medzi korelačným koeficientom r a testovacej štatistiky t a F , (Rodgers & Nicewander 1988, Falk & Well 1997, Cacoullos 2000, Goodwin & Leech 2006) som korelačnú maticu pozmenila tak, aby pod jednotkovými prvkami hlavnej diagonály boli korelačné koeficienty r a nad ňou hodnoty testu signifikancie p (P), udávajúce pravdepodobnosť chyby prvého druhu. Po kontrole vzájomných korelácií v scatterplote, som u dvojíc premenných, ktoré boli navzájom korelované, ale ich závislosť nebola lineárna, použila Spearmanov korelačný koeficient R z neparametrickej metódy, pracujúcej len s poradím hodnôt. Na základe týchto dvoch parametrov, korelačného koeficientu (Pearsonovho r , prípadne Spearmanovho R) a jemu odpovedajúcej hladiny významnosti, som vymedzila skupinu silne pozitívne korelovaných premenných, tvorenú charakteristikami:

množstvo zrážok v januári (Rain1), zrážková sezonalita (Rain_seas), priemerné ročné zrážky (PPT), rozdiel medzi precipitáciou a evapotranspiráciou (PPT_PET), primárna produktivita (NPP), vegetačný index v januári (NDVII), index listovej plochy (LAI) a výška vegetácie (Veg_hgt, Veg_hgtF). Druhú skupinu silne korelovaných premenných tvorí: teplotná sezonalita (Temp_seas), priemerná evapotranspirácia (PET) a slnečné žiarenie (SRAD) a v negatívnej závislosti s nimi je vlhkosť (Humidity) a vegetačný index v júli (NDVI7). Ďalšie silné korelácie sa nachádzali medzi faktormi prostredia, ktoré by sme mohli celkom logicky očakávať, ako napríklad pozitívny vzťah pôdnej vlhkosti (Soil_water) ku pôdnemu typu jemnozrnnej hliny (Clay) a jej negatívny vzťah k pieskovému typu (Sand). Alebo korelácia vypovedajúca o najnižších teplotách (MINMO) vo vysokých nadmorských výškach (Elev_MEAN). Zaujímavá závislosť sa objavila medzi faktormi súvisiacimi so zrážkami v januári (Rain1) a júli (Rain7). Zatiaľ čo zrážky v januári dobre korelujú s vyššie uvedenými faktormi (Rain_seas, PPT, PPT_PET, NPP, NDVII, LAI, Veg_hgt, Veg_hgtF), zrážky v júli s týmito premennými takmer nekorelujú. Najsilnejší kladný vzťah premennej zrážky v júli je s výškovým prevýšením (Elev_Range) a negatívny vzťah so slnečným žiarením (SRAD). Zo vzťahu medzi premennými určujúcimi vegetačné biomy a zrážkami v oboch mesiacoch, je zrejmé, že zrážky v januári majú výrazný príspevok v oblastiach tropických lesov (Forest), savany (Savanna) a trávnatých oblastí (Grassland) a najmenší v púšti (NamaKaroo, SucKaroo) a fynbose (Fynbos). V júli sú ale zrážky v oblastiach savany nízke a ich relatívny príspevok, vzhľadom na veľkosť plochy savany, je dokonca najmenší v zrovnaní so zrážkami v ostatných biomoch a ako s jedinou oblasťou sú v negatívnej závislosti. Ďalej zrážky v júli s premennými vymedzujúcimi NamaKaroo a trávnaté oblasti nekorelujú, ale dobre korelujú s oblasťou fynbosu, kde sú jej hodnoty najvyššie. Korelované skupiny som zhodnotila aj nepriamou lineárnou analýzou, analýzou hlavných komponentov (PCA) použitím programu CANOCO for Windows 4.5 (ter Braak 1986) (Obr. 2). V analýze som zadala charakteristiky prostredia ako *species variables* a štandardizáciu s centrovaním cez druhy. Výsledky z oboch prípadov preskúmania environmentálnych premenných len podtrhujú všeobecne známe informácie, ktoré som uviedla v prvej kapitole metodiky (2.1). Najvýraznejší je západovýchodný gradient v rozložení dostupnosti vody a produktivity, ktorý sa naplno prejaví v letnom období. Nezanedbateľný je aj latitudinálny trend s prispáním gradientu nadmorskej výšky, ktorý sa prejaví hlavne v období zimy, keď prevažujú zrážky na juhu zeme v nížinných pobrežných oblastiach aj v pobrežných horách a náhorná plošina ostáva pomerne suchá a chladná. Zatiaľ čo vo vnútrozemí, obzvlášť v suchom Karoo, sú celoročne nízke zrážky a veľká teplotná sezonalita, tak v oblastiach široko lemujúcich pobrežie a hlavne od východu

sú v priebehu roku zjavnejšie výkyvy v zrážkach ale relatívne stále vysoké teploty. Ostatné smery variability v environmentálnych premenných, tak ako aj variabilita zachytená hlavnými osami PCA analýzy tohto súboru, sú zvlášť popísané v kapitole separátnych analýz druhových dát, podmienok prostredia a vlastností druhov (3.2).



Obr. 2. Grafický výstup z lineárnej nepriamej gradientovej analýzy (PCA) parametrov prostredia. Hodnoty premenných sú vyjadrené v relatívnych jednotkách spôsobom štandardizácie v rámci daných premenných. Štruktúra v dátach ukazuje na silnú vzájomnú koreláciu medzi premennými (zakrúžkované zelenou): zrážková sezonalita (Rain_seas), zrážky v januári (Rain1), výška vegetácie (Veg_hgt), čistá primárna produktivita (NPP), index listovej plochy (LAI), vegetačný index v januári (NDVI1), priemerné ročné zrážky (PPT), rozdiel medzi precipitáciou a evapotranspiráciou (PPT-PET) a výška vegetácie po požiari (Veg_hgtF). Na druhom konci gradientu stoja premenné vymedzujúce suché oblasti púšte (NamaKaroo, SucKaroo). Premenné vegetačný index v júli (NDVI7) a vlhkosť (Humidity) sú vo vzájomnom negatívnom vzťahu s premennými: teplotná sezonalita (Temp_seas), priemerná evapotranspirácia (PET) a slnečné žiarenie (SRAD) (obe skupiny zakrúžkované žltou). Z intenzity korelačného vzťahu medzi premennými a hlavnými osami je zjavné, že prvá hlavná osa bude postihovať gradient prostredia spojený s vlhkosťou a množstvom dostupnej vody. Smer najväčšej variability teda rastie od suchých teplých oblastí s vysokým slnečným žiarením a výparom vody až ku oblastiam, kde sa vyskytuje veľké množstvo zrážok a tomu odpovedajúca vzdušná vlhkosť, produktivita a väčšia pokrývnosť vegetácie. Na protichodnom smere vo variabilite prostredia sa podieľa sezonalita v teplote a zrážková sezonalita. Zatiaľ čo produktivita je spojená s väčšími rozdielmi medzi zrážkami v januári a v júli, u teplotného rozdielu medzi týmito dvoma mesiacmi je tomu naopak.

Tabuľka 1: Environmentálne premenné používané v analýzach

Označenie	Popis
MAXMO	Priemerná teplota najteplejšieho mesiaca.
MINMO	Priemerná teplota najchladnejšieho mesiaca.
Temp_seas	Teplotná sezonalita. Rozdiel medzi maximálnou a minimálnou teplotou. (MAXMO – MINMO).
TempANN	Priemerná ročná teplota.
Rain1	Priemerné zrážky v januári.
Rain7	Priemerné zrážky v júli.
Rain_seas	Zrážková sezonalita. Rozdiel medzi zrážkami v januári a v júli. (Rain1 – Rain7).
PPT	Priemerná ročná primárna precipitácia.
PET	Priemerná ročná potenciálna evapotranspirácia.
PPT_PET	Rozdiel medzi precipitáciou a evapotranspiráciou, odráža schopnosť prostredia zadržiavať vodu. (PPT – PET).
Humidity	Vzdušná vlhkosť.
Soil_water	Množstvo vody obsiahnutej v pôde.
Clay	Typ pôdy. Jemnozrnná mineralizovaná hlina.
Sand	Typ pôdy. Piesok.
Silt	Typ pôdy. Jemný piesok, prašná pôda, bez minerálov.
Elev_MEAN	Priemerná nadmorská výška.
Elev_Range	Výškové prevýšenie, ukazovateľ sklonu terénu. Rozdiel medzi najvyššou a najnižšou hladinou nadmorskej výšky.
SRAD	Slnečná radiácia.
NPP	Čistá primárna produktivita.
NDVI1	Normalizovaný diferenčný vegetačný index v januári. Miera množstva vegetácie v priebehu jednej dekády zaznamenávaná v januári.
NDVI7	Normalizovaný diferenčný vegetačný index v júli.
LAI	Index listovej plochy. Pomer listovej plochy k rozlohe oblasti, na ktorej vegetácia rastie.
Veg_hgt	Priemerná výška vrchného poschodia vegetácie.
Veg_hgtF	Priemerná výška vrchného poschodia vegetácie po požiari.
Forest	Typ biomu. Afromontánne lesy, pobrežné lesy.
Thicket	Typ biomu. Krovinaté oblasti.
Savanna	Typ biomu. Savana.
Grassland	Typ biomu. Trávnaté oblasti.
NamaKaroo	Typ biomu. Suchá púšť. Vegetáciu tvoria trávy.
SucKaroo	Typ biomu. Polopúšť s dominujúcimi sukulentmi.
Fynbos	Typ biomu. Fynbos. Vegetáciu tvoria sklerofyty.

Poznámka: U premenných som neuviedla jednotky z dôvodu, že v analýzach vystupujú v normalizovanej forme a v samotných výsledkoch z analýz nevystupuje ich absolútna hodnota.

Premenné typ pôdy a typ biomu nie sú kategoriálne premenné, predstavujú percentuálne zastúpenie daného typu.

Zdroje údajov o environmentálnych premenných:

- HYDRO1k – geografická databáza vyvinutá U.S. Geological Survey's Earth Resources Observation and Science Data Center poskytuje komplexné údaje o globálnych topografických parametroch (voľne prístupná na: http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/gtopo30/hydro/africa)
- SDGVM - Sheffield Dynamic Global Vegetation Model (F.I. Woodward, M.R. Lomas, G. Picard) prostredníctvom Centre of Terrestrial Carbon dynamics, poskytuje údaje o klimatických a vegetačných charakteristikách.
- The South African Computing Center for Water Research poskytuje údaje o abiotických environmentálnych podmienkach zahrňujúci teplotné charakteristiky a vodný režim v atmosfére (Schulze, R.E. (1997b). South African atlas of agrohydrology and climatology. Report TT82/96. *Water Research Commission*, Pretoria).
- ARTEMIS - Africa Real Time Environmental Monitoring Information System prostredníctvom Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) poskytuje údaje o zrážkach a stavu vegetácie.

2.3 Charakteristiky vtáčích druhov

2.3.1 Areály rozšírenia a biogeografia vtákov

Druhy vtákov nie sú náhodne rozmiestnené v krajine, každý druh má svoj špecifický areál rozšírenia, ktorý zodpovedá z väčšej časti distribúcií habitatov, na podmienky ktorých sú druhy adaptované. Rozšírenie vtákov teda odzrkadľuje charakter spoločenstiev vegetácie, ktoré sú zase odrazom zložitých kombinácií rôznych klimatických, topografických a pôdnych podmienok. Veľkosti areálov rozšírenia varujú od malých, striktno obmedzených areálov na určitú lokalitu, obyčajne endemických druhov, až po rozsiahle areály presahujúce skúmanú oblasť, občas i celosvetovo rozšírených druhov. Rozdiely vo veľkosti areálov sa prejavujú aj v čase. Distribúcia mnohých druhov je podmienená sezónnymi zmenami podmienok prostredia, čo je typické hlavne pre migrujúce vtáky, alebo veľkosť areálu fluktuuje celkom nepravidelne, napríklad ako je tomu u vagrantov.

Súčasnú spoločnosť juhoafrických vtákov pozostáva z veľmi starých ancestrálnych línií afrických druhov, kam patrí napríklad pštros (*Struthio camelus*) a perličkovité (Numididae), tak aj z recentnejších kolonistov z Európy, ako je napríklad včelárik zlatý (*Merops apiaster*) a bocian čierny (*Ciconia nigra*), ktorí tu vytvorili stále populácie pôvodne

zo zimujúcich vtákov. U iných druhov časť populácie stále migruje do palearktických oblastí za účelom hniezdenia a časť populácie ostala natrvalo vo svojich zimovištiach (napr. *Ciconia ciconia*, *Delichon urbicum*). Niektoré vtáky tu dokonca divergovali na bohatšiu skupinu druhov než zaujímajú v oblasti svojho vzniku, príkladom sú vtáky čeľade Nectariniidae, pôvodom z južnej Ázie. Zaujímavým zistením je, že vtáky rodu *Chaetops* tvoria líniu predkov v hlavnej radiácii spevavcov a teda Afrika, či možno priamo južná Afrika, mohla hrať dôležitú rolu pri rannom formovaní tohto najdiverzifikovanejšieho rádu (Ericson *et al.* 2003, Barker *et al.* 2004). Predpokladá sa, že väčšina druhov vznikala alopatricky a že mnoho blízko príbuzných druhov v Afrike vzišlo ako dôsledok globálnych ekoklimatických zmien prebiehajúcich v pleistocéne, opakovane členiacich areál pôvodného rozšírenia na izolované populácie (Fjeldsa & Lovett 1997). Sú tu však aj dôkazy toho, že dobre divergované príbuzné druhy museli vzniknúť v období dávno pred pleistocénnymi glaciálmi (Fjeldsa *et al.* 2007). Je teda zrejmé, že súčasné trendy v distribúcií a diverzite druhov sú formované aj historickými udalosťami, odohrávajúcimi sa cez rôzne široké časové merítka. Zo súčasného pohľadu je to rozmanitosť habitatových typov a rozsiahly gradient environmentálnych premenných, ktoré podporujú druhovú bohatosť a vysokú mieru endemizmu južnej Afriky. Avifauna tejto oblasti je reprezentovaná súborom 951 druhov vtákov, čo predstavuje 10 percent z celkovej diverzity avifauny na svete a takmer polovicu z diverzity afrotropov. Súbor druhov členíme na 21 rádov a 79 čeľadí, v podstate sa tu nenachádzajú len zástupcovia rádu tinám (Tinamiformes), jagavcov (Galbuliformes) a kolibríkov (Trochiliformes). Taxonomickú štruktúru som prebrala z Hockey *et al.* (2005), ktorej základy vychádzajúce z vtácej evolúcie podľa Sibley & Ahlquist (1990) autori modifikovali v súlade s novšími poznatkami.

Oblasť celej južnej Afriky je domovom veľkého počtu endemických druhov. Zahrňuje 99 druhov vyskytujúcich sa výhradne len v tejto oblasti, 5 hniezdných endemitov a 68 blízko endemických druhov, ktorých areál rozšírenia iba okrajovo presahuje oblasť juhu. Dokonca sa tu nachádzajú dve celé endemické čeľade; medosajovité (Promeropidae) a skalovcovité (Chaetopidae). Najväčší pomer endemických druhov hostí juhozápadná aridná oblasť. Každý biom poskytuje vhodné habitaty pre jednotlivé druhy. Na suché oblasti Nama Karoo a sukulentného Karoo je viazaný napríklad drop sivokrký (*Eupodotis vigorsii*), pienka dlhochvostá (*Eremomela gregalis*), kopječan kapský (*Euryptila subcinnamomea*), tak isto aj niektorí endemiti ako škovránok piesočný (*Certhilauda burra*), škovránok skalný (*Calendrella sclateri*) a skaliarik pustatinný (*Cercomela sinuata*). Hory fynbosu obýva len málo vtáčích druhov a v pomere s mierou endemizmu u rastlín, hmyzu a plazov tohto habitatu, je tu málo aj špecifických druhov (*Chaetops frenatus*, *Cryptillas victorini*,

Promerops cafer, *Anthobaphes violacea*, *Serinus leucopterus*, *Serinus totta*). Nízku úroveň endemizmu horských oblastí fynbosu možno pripísať faktorom príliš jemnej priestorovej škály, ktoré ešte dokážu pôsobiť na divergenciu ostatných skupín druhov, ale už nie na vtáky. V oblastiach trávnatých pláni sa vyskytujú aj pomerne vzácne druhy, akým je drop modrý (*Eupodotis caerulescens*) a niekoľko druhov z čeľade škovránkovitých (Alaudidae). Pôdne typy sú dôležité v štrukturalizácii vegetácie saván s nepriamym ale významným dopadom na vtáacie spoločenstvá. Trnité akáciové dreviny dominujú na živiny bohatej hlinitej pôde a podporujú vysoké populačné hustoty vtákov. Naopak, obecné nižšie denzity vtákov sa nachádza v oblastiach so širokolistými stromami na piesčitej pôde chudobnej na živiny. Endemitmi saván sú napríklad toko okuliarnatý (*Tockus bradfield*) a timálievec uzdičkovitý (*Turdoides malenops*). Lesy tvoria najmenej rozšírený a značne členitý, ostro ohraničený habitat s niekoľkými špecialistami; akalát spevavý (*Cossypha dichroa*), temenáč čiernohlavý (*Lioptilus nigricapillus*), svrkavec lužný (*Bradypterus sylvaticus*) a svrkavec tmavonohý (*Bradypterus barratti*). Približne 9 druhov je introdukovaných človekom, patrí sem napríklad labuť veľká (*Cygnus olor*), alexander malý (*Psittacula krameri*) a škorec obyčajný (*Sturnus vulgaris*).

2.3.2 Vlastnosti a životné stratégie druhov

Obsiahle informácie o distribúcií vtáčích druhov v južnej Afrike mi poskytol Southern African Bird Atlas Project (SABAP, Harrison *et al.* 1997). Údaje boli zozbierané zo súborov rôznych záznamov, pochádzajúcich hlavne z rokov 1987 až 1992 a to pre Juhoafrickú republiku, Lesotho, Svazijsko, Namibiju a Zimbabwe v štvrt' stupňovej mierke rozlíšenia a pre Botswanu v pol stupňovej mierke. Ako som už poznamenala, do skúmanej oblasti som zahrnula len Juhoafrickú republiku a Lesotho a to z dôvodu dostupnosti vhodných environmentálnych dát pre túto oblasť. Súbor dát o rozložení avifauny pre vybranú oblasť zahŕňal 650 druhov. V tomto súbore neboli druhy výhradne morské, zriedkavo sa vyskytujúci nehniedziaci vagranti, druhy, ktorých areál iba okrajovo zasahoval do vybranej oblasti a druhy s náhodným výskytom. V priebehu roku a pol som zozbierala a spísala do databázy všetky známe údaje o vlastnostiach a životných stratégiách všetkých 951 juhoafrických vtákov (Tabuľka 2). Informácie som čerpala primárne z Hockey *et al.* (2005) a Fry, Keith *et al.* (1982-2004). Mnoho údajov som ešte priebežne dohľadávala v odborných článkoch

zameraných na jednotlivé druhy alebo skupiny druhov, u ktorých som zaznamenávala chýbajúce údaje. Vlastnosti som klasifikovala do kategórií:

Morfologické parametre – súbor kvantitatívnych vlastností meraných na tele vtáka obsahoval všetky zmysluplné miery zaznamenávané u samcov aj samíc alebo u nerozlíšeného pohlavia a bolo uvedené ich maximum, minimum a priemer. Jednalo sa o dĺžku krídla, chvostu, zobáku a tarzu a celkovú dĺžku tela a hmotnosť tela.

Potravné charakteristiky – súbor desiatich kategoriálnych premenných, zaznamenávala som jednotlivé zložky potravy.

Sociálne a rozmnožovacie charakteristiky – komplexný súbor dát o sociálnych väzbách, mláďatách a stratégiách spojených s rozmnožovaním.

Migračné charakteristiky – kategoriálne premenné vypovedajúce o pohyboch vtákov a ich migračných stratégiách. Rozlišovala som druhy usadlé, ktoré mali stály areál rozšírenia, v rámci ktorého sa nepresúvali; druhy, ktoré sa nepravidelne presúvali a druhy migrujúce či už v rámci Afriky alebo do temperátnych oblastí.

Habitátové charakteristiky – zaznamenávala som majoritnú príslušnosť k rôznym typom habitatov a prípadne i obývané altitudinálne rozmedzie.

Priestorové trendy morfologických parametrov sa u jednotlivých pohlaví ani u troch rôznych polôh hodnôt (minimum, maximum, priemer) výrazne nelíšili a do analýz som použila len priemerné hodnoty pre pohlavne nerozlíšené populácie, alebo som určila priemer z hodnôt pre samcov a samice. Miery telesných proporcií mali samozrejme význam iba ak boli navzájom zrovnateľné medzi druhmi a teda dôležitá bola ich relatívna veľkosť voči dĺžke či hmotnosti tela. Toho som dosiahla odfiltrovaním efektu hmotnosti používaním reziduálov z lineárnej závislosti jednotlivých dĺžok telesných externýt na hmotnosti (v log-log merítku). Z rovnakých dôvodov ako u premenných prostredia som najprv všetky morfologické premenné transformovala logaritmom. U reziduálov z regresného vzťahu sa objavili odľahlé hodnoty, tie som identifikovala za pomoci hodnôt sigmy a Cookovej distance z regresnej diagnostiky a následne som zo súboru odstránila druhy s týmito odľahlými hodnotami. Rozdiely sa neukázali ani medzi priestorovými trendmi v hmotnosti a dĺžke tela. Medzi spojitým premenným patrili aj údaje o veľkosti znášky a počte znášok za rok, o rozmeroch a hmotnosti vajcia, o dĺžke inkubačnej, hniezdnej a odletovej periódy a periódy rodičovskej starostlivosti, údaje o dĺžke života a percentuálne vyjadrenie hniezdnej úspešnosti. Z týchto premenných som však do analýz mohla použiť len veľkosť znášky a rozmery vajcia, taktiež transformované dekadickým logaritmom a veľkosť vajcia ešte s odfiltrovaným vplyvom veľkosti tela samice, ostatné premenné sa vyznačovali značným podielom chýbajúcich

hodnôt. Pokiaľ to bolo možné, chýbajúce hodnoty som sa snažila doplniť ako strednú hodnotu z ostatných hodnôt pre jednotlivé čel'ade. U niektorých čel'adí či dokonca rádov to však z nedostatku údajov nebolo možné. Chýbajúce údaje neboli náhodne rozložené skrz celý súbor dát, preto som do analýz nezahrnula charakteristiky, u ktorých bol približne viac ako 40 – 50 percentný podiel chýbajúcich hodnôt. Ostatné vlastnosti boli vyjadrené ako kvalitatívne premenné s rôznym počtom kategórií pre jednotlivé vlastnosti. Jednokategoriálne premenné boli výlučné, druh mohol zaujímať len jeden z dvoch stavov, týkalo sa to sexuálneho dimorfizmu, teritoriality a hniezdneho parazitizmu a hostiteľstva. Druhy u ostatných viackategoriálnych premenných mohli spadať do viacerých kategórií. Tento typ kódovania sa označuje ako dummy premenné, v analýzach sa ale zohľadnil aj počet zastúpených kategórií u každého druhu, teda určila sa váha každej kategórie u jednotlivých vlastností pre každý druh a premenné som prekódovala na tzv. fuzzy premenné. Ak bolo zjavné, že druh majoritne reprezentuje len jednu kategóriu a ostatné kategórie zastupoval len minimálne, príslušnosť druhu som určila len k tejto jednej hlavnej kategórii. Keďže som mala v súbore environmentálnych dát zahrnuté aj typy biotopov, habitatové charakteristiky ako „falošné“ vysvetľujúce premenné som v nasledujúcich analýzach nepoužívala. Súbor druhov vstupujúci do jednotlivých analýz nikdy nezahrňoval všetkých 650 vtákov, ale jeho skladba závisela od druhov, ktoré zostali po odstránení tých s odľahlými alebo neznámymi hodnotami a vzácnych, nehniezdiacich a prípadne hniezda parazitujúcich druhov.

2.3.3 Geografické trendy v charakteristikách druhov

Jedným z prvých výsledkov, ku ktorým som sa dopracovala, bolo zobrazenie geografických trendov vo vlastnostiach druhov v mapkách južnej Afriky generovaných programom SAM (<http://www.ecoevol.ufg.br/sam/>; Rangel *et al.* 2006) (Príloha). Pre každý mapový štvorec som vypočítala priemernú hodnotu kvantitatívnych vlastností druhov, nachádzajúcich sa v danom štvorci. U morfológických premenných okrem hmotnosti sa to samozrejme týkalo ich relatívnej veľkosti, teda reziduálov. Pozrela som sa aj na prípadne zmeny v rozložení jednotlivých telesných rozmerov po odfiltrovaní taxonomickej príslušnosti. To som realizovala za pomoci zastúpenia pôvodných hodnôt spojitých premenných reziduálmi z ANOVA, zo závislosti morfológických vlastností druhov na ich príslušnosti k jednotlivým rádom. Priestorové trendy v kategoriálnych premenných som v mapkách mohla

zobraziť viacerými spôsobmi; ako hodnoty pomeru počtu druhov spadajúcich do určitej kategórie ku celkovému počtu druhov nachádzajúcich sa v danom štvorci, alebo príslušnosť k jednotlivým kategóriám som najprv vážila v závislosti na tom, koľko iných kategórií danej vlastnosti druh ešte obsadzuje. Prítomnosť druhu pre určitú kategóriu vlastnosti v danom mapovom štvorci mala napríklad o dve tretiny menšiu váhu, ak sa tento druh nachádzal ešte v ďalších dvoch iných kategóriách, v porovnaní s druhom, ktorý zastupoval len jednu kategóriu vlastnosti. V prvom prípade ide v podstate o percentuálne vyjadrenie početnosti druhov určitej kategórie a v druhom prípade o percentuálne vyjadrenie početnosti z fuzzy kódovania. V neposlednej rade sa kategoriálne dáta dali vyjadriť ako reziduály zo vzťahu počtu druhov určitej kategórie a celkového počtu druhov v jednotlivých mapových štvorcoch. Rozhodla som sa použiť zobrazenie pomerového zastúpenia s ohľadom na váhy jednotlivých druhov. Okrem hore uvedených vlastností som v mapkách zobrazila aj gradient odlišnosti medzi jednotlivými druhmi, na základe ich pozície na hlavnej RLQ ose pre rôzne súbory životných stratégií a podobne aj gradient celého súboru environmentálnych premenných. Takmer všetky morfológické a behaviorálne vlastnosti preukazovali nerovnomerné rozloženie skrz oblasť južnej Afriky, vypovedajúce o efektívnom prispôbení sa druhov pod vplyvom rôznych podmienok prostredia. Častým javom v distribúcií vlastností bol západovýchodný gradient (napr. Príloha: F4, F5), menej častý severojužný (napr. Príloha: B7), preukázalo sa aj nerovnomerné či zhlukovité usporiadanie svedčiacie o biomovej alebo habitatovej preferencii (napr. Príloha: B4, B8, B15, Mi4). Určitý podiel zohráva aj priestorová autokorelácia, keďže samotné podmienky prostredia sú silne autokorelované. V niektorých prípadoch vyšiel najavo aj zaujímavý úkaz prináležiaci ostrému skoku medzi výraznejšie odlišnými stavmi vlastností, spôsobený napríklad špecifickým prostredím v okolí rieky Orange alebo Vaal v inak suchej oblasti (napr. Príloha: M1a), M4a), M5a)). Podobne sa ukázal aj určitý trend v hornatej oblasti Lesotha, nie je však vylúčené, že ho spôsobuje selektívny odber dát z málo a ľahko zaznamenateľných druhov (napr. Príloha: F5, B14).

Tabuľka 2: Vlastnosti a životné stratégie zaznamenané u vtáčích druhov

Označenie	Popis
<i>Morfologické parametre:</i>	
Mass	Telesná hmotnosť.
Length	Dĺžka tela.
Wing	Dĺžka krídla.
Tail	Dĺžka chvostu.
Bill	Dĺžka zobáku.
Tarsus	Dĺžka tarzálnej časti nohy.
<i>Potravné charakteristiky:</i>	
Foli	Folivor. Zložkou potravy sú listy, mladé pupene, zelené výhonky.
Garni	Granivor. Suché semená, zrná.
Frugi	Frugivor. Čerstvé dužinaté plody.
Inver	Potravu tvoria bezstavovce; hmyz, mäkkýše.
L_ver	Nižšie stavovce; ryby, obojživelníci, plazy.
H_ver	Vyššie stavovce; vtáky, cicavce.
Car	Zdochlinožravec. Zložkou potravy sú mŕtve telá živočíchov.
Omni	Omnivor. Živí sa rastlinnou aj živočíšnou potravou.
Nec	Nektarivor. Nektár kvetov.
Ani	Všetky tri typy živočíšnej potravy.
<i>Sociálne a rozmnožovacie charakteristiky:</i>	
Typ hniezdenia:	
SO	Solitéri. Hniezdia osamotene.
SC	Semikoloniálne. Hniezdia v menších skupinkách.
CO	Hniezdia koloniálne.
Typ hniezda:	
GR	Hniezdo leží priamo na zemi.
NG	Hniezdo sa nachádza v blízkosti zeme, obyčajne do 30 cm.
OA	Hniezdo tvorí otvorená miska.
CA	Hniezdo je uzatvorené s otvorom.
HO	Hniezdo je postavané v diere, nore, či štrbine.
Sociálny systém:	
MO	Monogamia.
PG	Polygýnia.
PA	Polyandria.
Typ mláďat:	
PR	Prekociálne mláďatá.
SP	Semiprekociálne mláďatá.
AL	Altriciálne mláďatá.
Ter	Teritoriálne druhy.
Coo	Kooperatívna spolupráca pri hniezdení a výchove mláďat.
Par	Hniezdny paraziti.
Host	Hniezdny hostitelia.

Tabuľka 2: Pokračovanie

Označenie	Popis
S.dim	Sexuálny dimorfizmus.
Clutch	Veľkosť znášky.
Brood	Počet znášok za rok.
BreedS	Hniezdna úspešnosť. Percentuálne vyjadrenie počtu vyletených mláďat.
EggL	Dĺžka vajcia.
EggW	Šírka vajcia.
EggM	Hmotnosť vajcia.
IncP	Inkubačná perióda.
NesP	Doba starostlivosti rodičov o mláďatá v hniezde.
ParF	Doba starostlivosti rodičov o mláďatá po vylienutí z hniezda.
FledP	Doba, keď sú mláďatá už schopné letu.
LifeS	Priemerná dĺžka života.
<i>Migračné charakteristiky:</i>	
Sed	Druhy usadlé, nepremiestňuje sa na väčšie vzdialenosti.
Vag	Vagrantné druhy s nepravidelnými presunmi v rámci areálu rozšírenia.
IAM	Vnútroafrický migranti. Pravidelné väčšie presuny v rámci Afriky.
TZm	Migranti temperátnej zóny. Hniezdiaci obyčajne v palearkte.
NoB	Druhy nehniezdiace v sledovanej oblasti. Niektorí vagranti a migranti.
<i>Habitatové charakteristiky:</i>	
Forest	Druhy obývajúce lesy.
Woodland	Savany s častejším porastom stromov.
Savanna	Savany.
Grassland	Trávnaté pláne.
Desert	Nama Karoo a sukulentné Karoo, suché oblasti púští a polopúští.
Freshwater	Druhy obývajúce sladkovodné habitaty.
Marine	Prímorské oblasti.
Rocks	Kamenité a skalnaté oblasti.
Hum.set.	Druhy žijúce v blízkosti ľudských obydí.
Altitude	Maximálna a minimálna nadmorská výška výskytu druhov.

Poznámka: U premenných som neuviedla jednotky z dôvodu, že v analýzach vystupujú v normalizovanej forme a vo výsledkoch sa nenachádzajú ich absolútne hodnoty. Slabo vyznačené sú premenné, ktoré nevstupujú do analýz a to z rôznych dôvodov. U premennej dĺžky tela (Length) a šírky vajcia (EggW) to nebolo potrebné, keďže tieto parametre boli analogické s hmotnosťou tela (Mass) a dĺžkou vajcia (EggL). V analýzach s reprodukčnými charakteristikami som nezahrnula hniezdných parazitov, preto sa tam ani táto premenná (Par) nevyskytuje. Ostatné slabo vyznačené reprodukčné premenné som nemohla použiť kvôli pomerne veľkej časti chýbajúcich údajov. Habitatové charakteristiky ako falošné vysvetľujúce premenné som nepoužila.

2.4 Vzájomný vzťah medzi druhovou skladbou a podmienkami prostredia

Štruktúru v druhovej skladbe a jej koreláciu s vybranými premennými prostredia som zhodnotila priamou ordinačnou metódou, tj. redundančnou analýzou (RDA), za pomoci programu CANOCO for Windows 4.5 (ter Braak 1986). Ako vstupný súbor dát o druhovej skladbe som použila údaje o výskyte jednotlivých druhov v daných mapových štvorcoch. Keďže výskyt jednotlivých druhov je vo forme prezencie/absencie, druhové dáta som už netransformovala. Z dôvodu redukcie vplyvu vzácných druhov a druhovo chudobných snímok (mapových štvorcov), som do analýzy zahrнула len druhy, ktorých výskyt prekrýval viac ako 5 mapových štvorcov a snímky, ktoré obsahovali minimálne 5 druhov. Po tejto úprave som do následných analýz nezahrнула 14 druhov, počet snímok som redukovať nemusela. Redundančná analýza hľadá smery variability v druhovom zložení, ktoré sú korelované s vybranými premennými prostredia tak, že hlavné osy prechádzajúce najväčším rozsahom druhovej variability sú lineárnou kombináciou týchto premenných (Ohmann & Spies 1998). V RDA variabilita v druhových dátach vysvetlená nezávislými premennými prostredia je suma všetkých kanonických vlastných hodnôt (*eigenvalues*) delená celkovou variáciou v druhovej skladbe.

Súbor environmentálnych premenných použitých v RDA pozostáva z premenných uvedených v Tabuľke 1. Významnosť priestoru a vzdialenosti v determinovaní rozloženia druhov som posúdila zahrnutím latitudinálnych a longitudinálnych súradníc každého mapového štvorca a ich kombinácií a mocnín určujúcich nelineárne trendy (x , y , xy , x^2 , y^2 , x^2y , xy^2 , x^3 , y^3) (Borcard *et al.* 1992).

Signifikanciu environmentálnych a priestorových premenných som otestovala technikou postupného výberu nezávislých premenných (*forward selection*) v programe CANOCO použitím Monte Carlo permutačného testu (999 permutácií) za plnej varianty modelu (ter Braak & Verdonschot 1995). Keďže všetky premenné prostredia sú vo vzájomnom vzťahu, pristupovala som k nim nie ako k súboru jednotlivých premenných, ale ako k súboru rôznych podskupín, pozostávajúcich so vzájomne silne korelovaných premenných. Týmto spôsobom som zohľadňovala fakt, že výsledok postupnej analýzy je závislý na poradí, v ktorom zahrňujem jednotlivé premenné. V každom kroku som vybrala tu nezávislú premennú, ktorá sama o sebe vysvetľovala najviac variability v druhovom súbore

a v nasledujúcom kroku som ju a s ňou najviac korelované premenné použila ako kovariáty. Pri každom kroku som testovala randomizačným testom približnú signifikanciu vplyvu pridávaných premenných. Signifikanciu vzťahu medzi druhovým súborom a súborom charakteristík prostredia som zhodnotila za pomoci Monte Carlo permutačného testu (999 permutácií) znáhodňujúcim hodnoty skórov snímkov na ordinačných osách s hodnotami premenných prostredia.

Použitím parciálnych analýz som previedla rozklad variácie, v zmysle oddeliť vplyv environmentálnych premenných a priestorovej autokorelácie. Základom rozkladu variácie bolo striedavé použitie jedného zo súborov environmentálnych a priestorových premenných ako kovariáty a druhého ako testovanej premennej prostredia (Borcard *et al.* 1992, Legendre *et al.* 2005). Monte Carlo permutačný test (999 permutácií) som použila na zhodnotenie signifikancie čistého vplyvu environmentálnych a priestorových premenných s tým, že som v teste odlišovala variabilitu pripísateľnú testovaným nezávislým premenným prostredia od tej, ktorá je v dôsledku kovariát. Toho som dosiahla randomizovaním testovaných nezávislých premenných voči reziduálom analýzy po odstránení efektu kovariát (*blocks defined by covariables*).

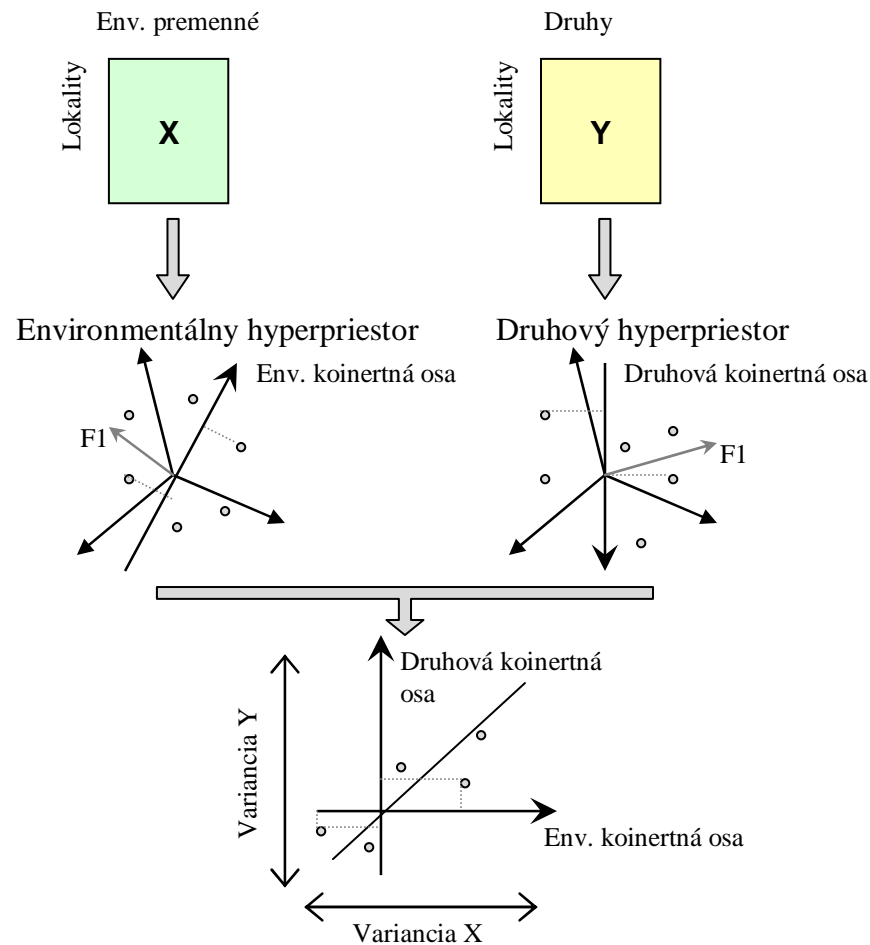
Medzi priamou a nepriamou ordináciou by nemal byť veľký rozdiel, ak zvolené parametre prostredia sú tie faktory, ktoré sa skutočne majoritne podieľajú na štrukturalizácii druhovej skladby. Pre zrovnanie s kanonickou formou analýzy som previedla na druhových dátach aj nepriamu techniku, analýzu hlavných komponentov (PCA) s dodatočným pridaním premenných prostredia, taktiež v programe CANOCO. Následne som porovnala percento vysvetlenej variability prvými štyrmi kanonickými osami z RDA analýzy (len s environmentálnymi premennými a bez priestorových kovariát) a prvými štyrmi osami z analogickej PCA analýzy. Zatiaľ čo RDA hľadá najväčšiu variabilitu v druhovej skladbe s podmienkou jej korelácie s premennými prostredia, PCA hľadá maximum variability v súbore druhov bez ďalších podmienok. Nepriama ordinácia takto postihuje hlavnú zložku variability v druhovom zložení, ale zanedbáva tú časť variability, ktorá je vzťahovateľná k charakteristikám prostredia. Z tohto dôvodu bude variabilita postihnutá kanonickými osami v RDA analýze nižšia ako variabilita zachytená príslušnými hlavnými osami v PCA analýze. Najdôležitejšie faktory štrukturujúce druhové dáta som zhodnotila určením sily korelačného vzťahu medzi skórami snímkov na ordinačných osách v PCA a parametrami prostredia. Korelačné vzťahy som spočítala v programe R. U premenných s normálnym rozdelením som použila Pearsonov korelačný koeficient a u premenných, ktorých rozloženie nebolo normálne som použila Spearmanov koeficient poradovej korelácie.

2.5 Vzťah medzi trendmi vo vlastnostiach a životných stratégiách druhov a environmentálnymi podmienkami

2.5.1 Koinertná analýza

Koinertná analýza je multivariátna metóda spájajúca dve tabuľky a predstavuje alternatívny prístup ku gradientovým analýzám v testovaní vzťahu medzi druhmi a podmienkami prostredia. Princíp tejto metódy je veľmi flexibilný a je možné ho rozšíriť na prípady s distančnými maticami a s viac ako dvoma tabuľkami (Dray *et al.* 2003). Síce používanie koinertnej analýzy je omnoho menej časté ako kanonickej korešpondenčnej analýzy (CCA) alebo kanonickej korelačnej analýzy (CCoA) a redundančnej analýzy (RDA) (ter Braak 1986), v mnohých prípadoch poskytuje lepšie riešenia pre ekologické štúdiá (Palmer 1993, Ambra *et al.* 2000). Koinertná analýza je založená na matematickom koherentnom modele používajúceho Euklidovskú vzdialenosť a ktorého kritérium maximalizuje kovarianciu medzi skórami druhov a charakteristikami prostredia (Dolédec & Chessel 1994).

Princíp možno ilustrovať na príklade s dvoma tabuľkami; **X** tabuľky s environmentálnymi údajmi a **Y** tabuľky s druhovými dátami. Výsledkom separátnych analýz oboch tabuliek je hlavná osa, predstavujúca smer vektoru ležiaceho v smere najväčšej variability (inertie) dát každej tabuľky nezávisle. Jednotlivé lokality sú usporiadané v pomyselnom mnohorozmernom priestore a premietnuté na túto hlavnú osu podobným spôsobom ako je tomu u klasických metód analýzy hlavných komponentov alebo korešpondenčnej analýzy. Z oboch mnohodimenzionálnych priestorov určených tabuľkou **X** a **Y** je možné vyextrahovať nové dve osy tak, že kovariancia medzi dvoma novými súbormi skórov lokalít, projektovaných na tieto osy, je maximálna (Obr. 3). Na rozdiel od gradientových analýz, ktoré hľadajú ich maximálnu koreláciu, tu maximum kovariancie znamená maximálnu koreláciu za súčasnej maximálnej hodnoty smerodajnej odchýlky (variance) v oboch súboroch skórov lokalít z environmentálnych a druhových dát (Dolédec & Chessel 1994).



Obr. 3. Princíp koinertnej analýzy. Rozloženie environmentálnych premenných je zastúpené tabuľkou **X** a druhová skladba tabuľkou **Y**. Obe tabuľky reprezentujú hyperpriestor, v ktorom ležia jednotlivé lokality, označené ako sivé krúžky. Počet dimenzií týchto priestorov je daný počtom charakteristík prostredia a počtom druhov. Separátne analýzy tabuliek určujú smer najväčšej inerti hyperpriestoru, zobrazený šípkami F1. Koinertná analýza hľadá takú dvojicu koinertných os, ktorých skóre určené projekciou lokalít je vzájomne maximálne kovariantné. To znamená, že vzájomná korelácia dvoch súborov skórov je maximálna za ich súčasnej maximálnej variácie, čiže smerodajnej odchýlky.

Výsledok spojenia dvoch tabuliek koinertnou metódou je ovplyvnený voľbou samotných separátnych analýz **X** a **Y** tabuľky. Pri použití korešpondenčnej analýzy (CA) na druhových dátach (**Y** tabuľka) a multivariátnej korešpondenčnej analýzy (MCA) alebo analýzy hlavných komponentov (PCA) na súbore podmienok prostredia (**X** tabuľka) a následnom spjení týchto dvoch analýz prostredníctvom koinertnej analýzy, dospejeme k podobnému výsledku aký poskytuje kanonická korešpondenčná analýza (CCA) (Reynaud & Thioulouse 2000). Samozrejme, existuje mnoho ďalších kombinácií separátnych ordinačných analýz a podobne ako CCA hľadajú také skóre lokalít, ktoré by boli lineárnou kombináciou

environmentálnych premenných pri ich maximálnej separácii pozdĺž hlavnej osy. Na rozdiel od CCA však koinertná analýza nepodlieha ďalším obmedzeniam ako je väčší pomer medzi počtom lokalít a počtom environmentálnych charakteristík prostredia, či jednotková norma riadkov a stĺpcov \mathbf{Y} tabuľky (ter Braak 1986). Pri výbere analýzy pre druhové dáta som vychádzala z dĺžky gradientu a tvaru krivky odpovede druhov na environmentálne podmienky. I keď krátky gradient a prevaha absencií pred alebo za optimom výskytu druhu napovedali, že metóda založená na korelačnom koeficiente tak aj na váženom priemere bude viesť k podobným záverom, pre nasledujúce analýzy druhových dát som volila korešpondenčnú analýzu (CA) (ter Braak 1985). Zaujímala ma totižto kompozícia druhov, ich relatívne rozloženie na jednotlivých lokalitách a zrovnanie druhových preferencií k environmentálnym podmienkam. Navyše, prvotná analýza centrálnej tabuľky druhových dát pri spájaní troch tabuliek je primárne založená na algoritme CA. Nespornou výhodou koinertnej analýzy je jej stabilita voči kolinearite medzi premennými prostredia a práve touto vzájomnou koreláciou boli poznačené moje dáta. V koinertnej analýze sa zachováva súdržnosť medzi hodnotami koeficientov premenných prostredia a koreláciou premenných s osami variability (Dray *et al.* 2003).

Koncept koinertnej analýzy sa mi stal základom pre dôležitú časť spracovania mojich dát. Spojenie dvoch tabuliek koinertnou analýzou je založené na algebraických operáciách s maticami, ktoré som vďaka ich numerickej robustnosti mohla bez obmedzení prevádzať v programe R. Koinertná analýza vychádza zo štatistickej analýzy tripletu matic $\mathbf{Y}^T \mathbf{D}_n \mathbf{X}$, \mathbf{D}_p , \mathbf{D}_q , (kde \mathbf{D}_n je diagonálna matica váh lokalít a matice \mathbf{D}_p a \mathbf{D}_q sú metriky priestoru) umožňujúcej rozklad koinertného kritéria na súbor ortogonálnych vektorov (Amenta 2008). Vo svojich analýzach som sa snažila vychádzať z tých jednoduchších predpokladov určujúcich celkovú inertiю environmentálnych a druhových súborov dát. Celková inertia je akousi mierou variability dát, ktorej stanovenie doprevádzalo moje jednotlivé analýzy. Je vyjadrená ako vážená suma štvorcov vzdialeností lokalít od referenčného bodu v hyperpriestore (Dray *et al.* 2003). Počet dimenzií environmentálneho a druhového priestoru je rovný počtu stĺpcov \mathbf{X} a \mathbf{Y} tabuľky a metrika priestorov je určená \mathbf{D}_p a \mathbf{D}_q symetrickou maticou so vzdialenosťami medzi jednotlivými vektormi stĺpcov. Vo všetkých analýzach som uvažovala Euklidovský priestor a referenčný bod ako centroid priestoru. Za predpokladu centrovania os priestoru (vektory stĺpcov tabuliek mali nulový priemer) je celková inertia rovná sume variácií. V tomto prípade môžem sumu variácií interpretovať ako sumu variability, ktorá vzniká projekciou lokalít z druhového a environmentálneho priestoru na normované vektory \mathbf{b}_i a \mathbf{c}_i ($\mathbf{x}_i = \mathbf{X} \mathbf{D}_p \mathbf{b}_i$; $\mathbf{y}_i = \mathbf{Y} \mathbf{D}_q \mathbf{c}_i$), pozostávajúce z vektorov \mathbf{D}_p a \mathbf{D}_q matice,

vydelených normou týchto matíc. Koinertia zase maximalizuje sumu štvorcov kovariancií medzi týmito projekciami lokalít na normované vektory:

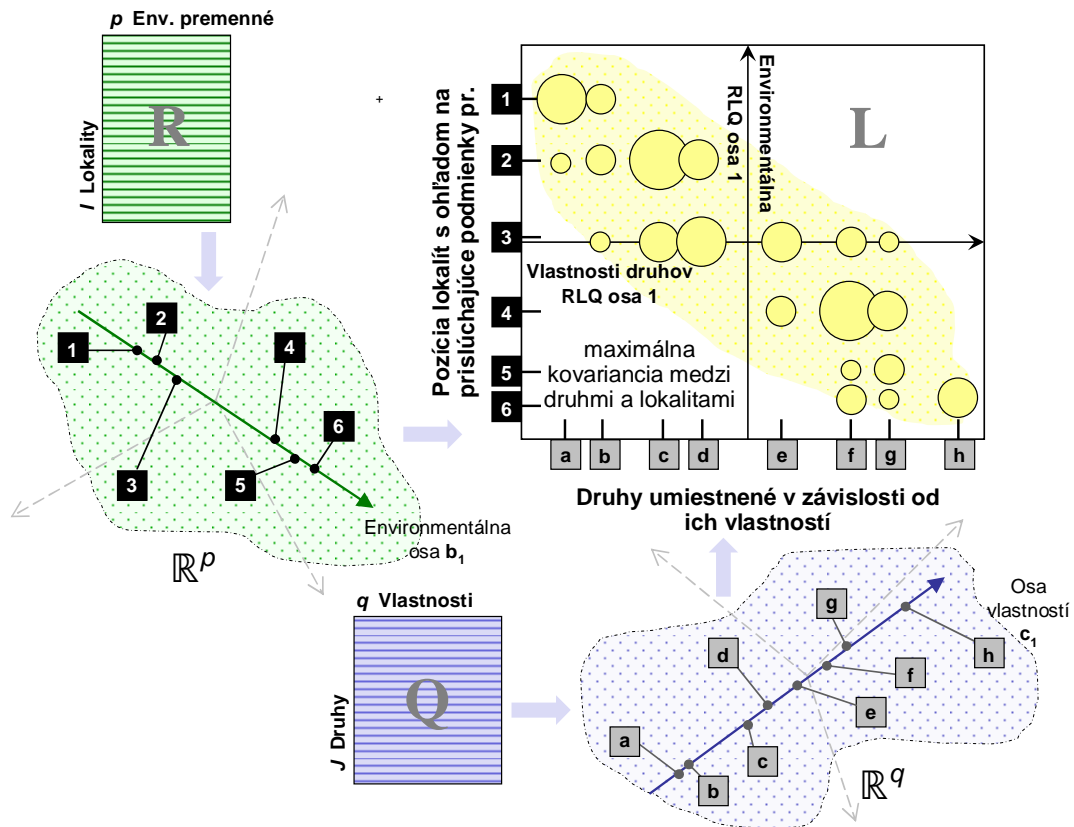
$$\text{cov}^2(\mathbf{x}_i, \mathbf{y}_i) = \text{cor}^2(\mathbf{x}_i, \mathbf{y}_i) \times \text{var}(\mathbf{x}_i) \times \text{var}(\mathbf{y}_i) \quad (1)$$

Tak ako som už spomínala, druhá mocnina $\text{cor}(\)$ je maximalizovaná prostredníctvom kanonickej korešpondenčnej analýzy (CCA), zatiaľ čo koinertná analýza maximalizuje druhú mocninu $\text{cov}(\)$ (Amenta 2008).

Princíp koinertného kritéria použil Dolédec *et al.* (1996) v metóde zaoberajúcej sa spojitou štruktúrou troch tabuliek, zvanou RLQ analýza. Jednoduché rozšírenie koinertnej analýzy umožnilo hľadať vzťah medzi vlastnosťami druhov a podmienkami prostredia (Legendre *et al.* 1997) alebo medzi súbormi dát pochádzajúcich z odlišných priestorových schém samplingu (Dray *et al.* 2002).

2.5.2 RLQ analýza

Priame spojenie medzi vlastnosťami druhov a podmienkami prostredia som previedla trojtabuľkovou ordinačnou metódou zvanou RLQ analýza (Dolédec *et al.* 1996, Dray *et al.* 2002, Dray & Legendre 2008). RLQ analýza predstavuje rozšírenie spomínanej koinertnej analýzy (Dolédec & Chessel 1994, Dray *et al.* 2003); kde **R** je tabuľka o p environmentálnych premenných na I lokalitách (mapových štvorcoch); **L** je kontingenčná tabuľka sumarizujúca výskyt J druhov na I lokalitách; a **Q** tabuľka prezentuje q biologických charakteristík prislúchajúcich J druhom. Tabuľka **L** v predchádzajúcej kapitole o koinertnej analýze predstavovala tabuľku **Y**, v RLQ analýze slúži na prepojenie **R** a **Q** tabuľky (Obr. 4). RLQ metóda sa začala používať posledné roky na objasnenie vzájomných vzťahov a súvislostí medzi morfológickými vlastnosťami a rôznymi životnými stratégiami rozmanitých druhov a vybranými podmienkami prostredia (Ribera *et al.* 2001, Hausner *et al.* 2003, Choler 2005, Thuiller *et al.* 2006, Cleary & Renema 2007, Cleary *et al.* 2007, Racheilo-Dolmen & Cleary 2007, Voogd & Cleary 2007, Duchamp & Swihart 2008, Barbaro *et al.* 2009, Cleary *et al.* 2009, Lacourse 2009, Seymour & Dean 2010).



Obr. 4. Princíp RLQ analýzy (podľa Dolédec *et al.* 1996). Cieľom analýzy je objasniť vzťah medzi okrajovou tabuľkou **R** (environmentálnymi premennými) a okrajovou tabuľkou **Q** (vlastnosťami druhov) prostredníctvom centrálnej druhovej tabuľky **L**. Tabuľka **L** zdieľa s tabuľkou **R** rovnaký počet riadkov (lokality 1 - 6) a počet stĺpcov tabuľky **L** je zhodný s počtom riadkov v tabuľke **Q** (druhy a - h). Štruktúra dát podmienok prostredia **R** tabuľky je reprezentovaná hyperpriestorom \mathbb{R}^p , v ktorom priemet lokalít na normovaný vektor \mathbf{b}_1 (Environmentálna osa) dáva nové skóre pre **L** tabuľku. Vnútorňú štruktúru **Q** tabuľky zobrazuje hyperpriestor \mathbb{R}^q , kde nové skóre druhov pre centrálnu **L** tabuľku sú získané ako projekcia druhov na normovaný vektor \mathbf{c}_1 (Osa vlastností). Nový súbor skórov je použitý na reorganizovanie druhovej kompozície v **L** tabuľke tak, že kovariancia medzi lokalitami s ohľadom na ich prislúchajúce environmentálne podmienky a druhmi obmedzenými ich vlastnosťami, je maximálna. Veľkosť krúžkov v centrálnej tabuľke je adekvátna k abundanciám druhov na danej lokalite.

Pred vlastnou koinertnou analýzou som previedla separátne ordinačné analýzy **L** tabuľky (kompozícia druhov), **R** tabuľky (environmentálne podmienky) a **Q** tabuľky (vlastnosti druhov). Ako prvú som analyzovala tabuľku priestorového rozloženia druhov za pomoci unimodálneho modelu korešpondenčnej analýzy (CA) (Thioulouse & Chessel 1992), kde vzdialenosť lokalít v ordinačnom priestore odpovedá rozdielom v ich druhovom zložení.

Informácia o vzájomnej podobnosti medzi lokalitami (riadkami tabuľky) odpovedá Euklidovskej vzdialenosti medzi I vektormi riadkov tabuľky v J dimenzionálnom priestore. Táto celková informácia je relatívne minimálne znížená na úkor zastúpenia mnohodoménového priestoru spoločnou mierkou (ordinačné osy) pre skóre druhov a lokalít, kde skóre lokalít sú váženým priemerom druhových skóre. Opäť som do analýzy zahrнула len druhy, ktorých výskyt prekryval viac ako 5 lokalít z dôvodu citlivosti korešpondenčnej analýzy na vzácne druhy (Lesica & Cooper 1999). Skóre lokalít a druhov (koordináty) slúžili na spojenie **R** a **Q** tabuľky, založenom na spoločnom zdieľaní lokalít medzi **R** a **L** tabuľkou a spoločnom zdieľaní druhov medzi **Q** a **L** tabuľkou (Ribera *et al.* 2001, Hausner *et al.* 2003, Choler 2005). Štruktúru vo vybraných kvantitatívnych environmentálnych premenných, zhrnutých v tabuľke **R**, som zhodnotila nepriamou lineárnou gradientovou analýzou (PCA). Ako váhy riadkov **R** tabuľky som použila váhy riadkov **L** tabuľky, získaných z korešpondenčnej analýzy, čím som zabezpečila prepojenie týchto dvoch tabuliek. Z dôvodu obsiahlosti a rôznorodosti zaznamenaných vlastností a životných stratégií druhov, som súbor druhových charakteristík rozdelila na štyri hlavné podsúbory, reprezentujúce morfológické vlastnosti, potravné, reprodukčné a migračné stratégie. Jednotlivé podsúbory boli zastúpené dvoma **Q** tabuľkami, u ktorých som rozlišovala všetky druhy a len druhy hniezdiace v južnej Afrike. Taxonomickú nezávislosť u spojitých premenných som realizovala zastúpením pôvodných hodnôt reziduálmi z ANOVA, kde boli vo vzťahu morfológické premenné pre každý druh a ich príslušnosť k jednotlivým rádom. U kategoriálnych premenných som týmto ani iným postupom nemohla dosiahnuť nezávislosť na taxonómii bez zahrnutia fylogenetických vzťahov. V kontexte tohto prístupu to ale nebolo nevyhnutné ani podstatné a podiel, akým sa jednotlivé rády pričínili na vzťahoch medzi životnými stratégiami a environmentálnymi premennými som vyjadřila zobrazením pozície každého rádu pozdĺž prvej RLQ osy. Celkovému počtu **Q** tabuliek odpovedal aj počet jednotlivých RLQ analýz, ktorými som hľadala vzťah medzi danými podsúbormi vlastností a environmentálnymi podmienkami. Kvantitatívne morfológické vlastnosti som spracovala nepriamou lineárnou gradientovou analýzou (PCA). Reprodukčné vlastnosti a charakteristiky spojené s hniezdením, tak ako aj potravné a migračné stratégie boli zastúpené indikátorovými fuzzy premennými a vnútornú štruktúru potravných a migračných stratégií som zanalyzovala za pomoci fuzzy korešpondenčnej analýzy (FCA) (Chevenet *et al.* 1994). FCA je rozšírenie CA o možnosť zaradenia premenných s viacerými kategóriami, pričom príslušnosť k jednotlivým kategóriám nie je výlučná. Závislosť medzi kvalitatívnymi premennými a novými kvantitatívnymi skórami druhov generovanými FCA vyjadřujú korelačné pomery

(Ribera *et al.* 2001). Viackategoriálne a jedнокategoriálne kvalitatívne a dve kvantitatívne reprodukčné vlastnosti som spracovala Hillsmith metódou ordinačnej analýzy. Hlavnými komponentmi tejto analýzy sú centrované a normované vektory maximalizujúce sumu štvorcov korelačných koeficientov spojitéch premenných a korelačné pomery kategoriálnych premenných (Hill & Smith 1976, Bernhardt-Römermann *et al.* 2008). Prepojenie jednotlivých **Q** tabuliek s druhovou tabuľkou **L** som previedla použitím váh stĺpcov druhovej tabuľky, ktorými som vážila riadky **Q** tabuliek.

Po týchto troch krokoch separátnych analýz, som pristúpila k hlavnej koinertnej analýze, zjednocujúcej **R**, **L**, **Q** tabuľky krížovou maticou. Princíp spočíva v akejsi pomyselnej deformácii centrálnej druhovej tabuľky (na krížovú maticu) prostredníctvom nových skórov z okrajových tabuliek. Tieto nové skóry predstavujú projekciu lokalít a druhov na normované vektory v environmentálnom priestore a v priestore vlastností. Normované vektory sa vychýľujú z pozície hlavných os postihujúcich maximum variability súboru na úkor ich vzájomnej korelácie. Z jednej strany sú skóry lokalít **L** tabuľky obmedzované týmito skórami lokalít **R** tabuľky a z druhej strany sú skóry druhov **L** tabuľky obmedzované skórami druhov **Q** tabuľky. V rámci týchto obmedzení, koinertná analýza selektuje osy, maximalizujúce kovarianciu medzi **R** a **Q** tabuľkou (Voogd & Cleary 2007), teda kovarianciu medzi obmedzenými skórami lokalít a obmedzenými skórami druhov. Zároveň je zřejmé, že kvôli týmto obmedzeniam je korelácia medzi skórami lokalít a druhov nižšia než korelácia získaná separátnou korešpondenčnou analýzou **L** tabuľky (Choler 2005, Thuiller *et al.* 2006, Lacourse 2009). Nové skóry, ktoré sú optimálne spojené s oboma tabuľkami, predstavujú kompromis medzi ich maximálnou koreláciou a vysvetlenou variabilitou a teda najlepšiu kombináciu spojenia ordinácie lokalít s danými environmentálnymi premennými (optimalizácia variability skórov lokalít) s ordináciou druhov s ich určitými vlastnosťami (optimalizácia variability druhových skórov) a súčasne ordinácie druhov a lokalít (optimalizácia korelácie medzi skórami druhov a lokalít) (Ribera *et al.* 2001). V súhrne, maximálna kovariancia znamená maximálnu koreláciu za súčasnej maximálnej variancie. Osa, ktorá túto maximálnu kovarianciu postihuje, sa získa singulárnym rozkladom krížovej matice a predstavuje prvú RLQ osu (Choler 2005, Thuiller *et al.* 2006). Hodnoty kovariance medzi environmentálnymi premennými a vlastnosťami druhov sú obsiahnuté v kovariančnej matici (fourth-corner table). Očakávaným výsledkom bolo priame prepojenie podmienok prostredia s druhovými vlastnosťami (Dolédec & Chessel 1994, Dolédec *et al.* 1996). Sila prepojenia bola vyjadrená celkovou koinertiou (druhou mocninou kovariance) (Choler 2005). Signifikanciu vzájomného vzťahu **R** a **Q** tabuľky som otestovala Monte Carlo permutačným

testom (Dolédec *et al.* 1996). Predpokladala som, že druhová štruktúra odráža mieru intenzity vzťahu medzi podmienkami prostredia a vlastnosťami druhov a preto permutačný test ponecháva riadky a stĺpce **L** tabuľky fixné, zatiaľ čo permutuje riadky **R** a **Q** tabuľky (1000 permutácií) (Ribera *et al.* 2001). Distribúcia 1000 hodnôt celkových inertíí získaných náhodnými permutáciami bola zrovnaná s pozorovanou hodnotou. Výsledná štatistika je tým dôkaznejšia, čím je silnejší vzťah medzi environmentálnymi podmienkami a vlastnosťami druhov. V novších štúdiách však autori polemizujú o vhodnosti tohto typu permutačného testu a navrhujú dvojstupňovú testovaciu metódu fourth-corner analýzy (Dray & Legendre 2008) (viz kapitola 2.5.4), ktorej výsledky som zohľadnila pri určení signifikancie konkrétnych vzťahov medzi environmentálnymi premennými a vlastnosťami druhov. V neposlednej rade som zrovnala variabilitu vysvetlenú RLQ analýzou s variabilitou vysvetlenou separátnymi analýzami **L**, **R** a **Q** tabuľky, ktorá obdobne ako celková koinertia vypovedala o sile vzájomného vzťahu vlastností druhov a podmienok prostredia (Mellado *et al.* 2008).

Problematiku vzťahu medzi premennými prostredia a druhovými charakteristikami som sa sprvoti snažila riešiť obecné známymi spôsobmi popísanými v úvode; transformáciami tabuliek do jednotných rozmerov a následnou mnohorozmernou analýzou priemerných podmienok prostredia a priemerných hodnôt vlastností druhov v každom mapovom štvorci (Moretti & Legg 2009, Langlands *et al.* 2011), prípadne univariátnymi metódami zobecnených lineárnych modelov (GLM, GLMM, GLS). Týmito postupmi sa strácala značná časť informácie a i keď bola RLQ analýza podstatne náročnejšia na spracovanie, je symetrická v zmysle hľadania skórov, ktoré sú optimálne prepojené s každou tabuľkou a nenadhodnocovala ani environmentálne ani druhové dáta (Cleary *et al.* 2007, Rachello-Dolmen & Cleary 2007). Všetky matematické modely a analýzy som spracovávala v programe R.

2.5.3 Matematický model RLQ analýzy

Pre nasledujúce operácie som súbory všetkých dát pretransformovala z tabuľkovej formy do maticovej. V tejto forme bolo možné prevádzať rozklad matíc. Centrálna matica **L** druhovej skladby má I riadkov (počet mapových štvorcov) a J stĺpcov (počet druhov). Matica **R** má I riadkov (mapové štvorce) a p stĺpcov (environmentálne podmienky) a matica **Q** má J riadkov (druhy) a q stĺpcov (vlastnosti druhov). Určila som si štatistické triplety matíc. Pre

maticu \mathbf{L} ako $(\mathbf{L}, \mathbf{D}_J, \mathbf{D}_I)$, kde \mathbf{D}_J je diagonálna matica váh jednotlivých stĺpcov matice a \mathbf{D}_I je diagonálna matica váh riadkov matice. Maticu \mathbf{R} som zapísala ako $(\mathbf{R}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_I)$ s váhami stĺpcov v diagonálnej matici \mathbf{D}_p a s váhami riadkov v matici \mathbf{D}_I . Keďže matica \mathbf{R} mala byť asociovaná s maticou \mathbf{L} , váhy ich riadkov boli identické (\mathbf{D}_I). Matica \mathbf{Q} bola vyjadrená ako triplet $(\mathbf{Q}, \mathbf{D}_q, \mathbf{D}_J)$, kde \mathbf{D}_q je diagonálna matica s váhami jednotlivých stĺpcov matice a \mathbf{D}_J je diagonálna matica váh riadkov matice. Spojenie s maticou \mathbf{L} bolo prostredníctvom identických váh stĺpcov matice \mathbf{L} a riadkov matice \mathbf{Q} (\mathbf{D}_J). Matice \mathbf{L} , \mathbf{R} a \mathbf{Q} v tripletoch boli zastúpené ich duálnymi diagramami, teda upravenými maticami centrovaním a štandardizáciou. RLQ analýza pracuje s tripletmi daných troch matíc vyjadrených vo forme spojeného tripletu matíc $(\mathbf{R}^T \mathbf{D}_I \mathbf{L} \mathbf{D}_J \mathbf{Q}, \mathbf{D}_q, \mathbf{D}_p)$. Podstata analýzy je založená na singulárnom rozklade tohto tripletu matíc. Maticu $\mathbf{R}^T \mathbf{D}_I \mathbf{L} \mathbf{D}_J \mathbf{Q}$ som označila ako maticu \mathbf{P} (kovariančná matica) a bolo ju možné rozdeliť na súčin troch matíc:

$$\mathbf{P}_{pq} = \mathbf{U}_{pp} \times \mathbf{S}_{qq} \times \mathbf{V}_{qq}^T$$

Matica \mathbf{U} obsahuje v stĺpcoch normované vlastné vektory štvorcovej matice $\mathbf{P} \times \mathbf{P}^T$ a matica \mathbf{V}^T je transponovaná matica tvorená normovanými vlastnými vektormi štvorcovej matice $\mathbf{P}^T \times \mathbf{P}$. Obe matice \mathbf{U} a \mathbf{V} sú ortogonálne a násobenie týmito maticami odpovedá obyčajnej rotácií. Matica \mathbf{S} je diagonálna matica singulárnych hodnôt σ_i , vyjadrujúcich mieru informačného obsahu jednotlivých stĺpcov matice \mathbf{U} a \mathbf{V} , v podstate spôsob deformácie priestoru. Násobenie diagonálnou maticou predstavuje lineárnu deformáciu pozdĺž súradnicových os a prípadné preklopenie. Uvedeným spôsobom je lineárne zobrazenie vnútornej štruktúry matice prezentované rotáciou okolo počiatku, za ktorou nasleduje deformácia a druhá konečná rotácia. Prvým krokom bolo získať štvorcovú maticu vzniknutú súčinom matíc $\mathbf{P}^T \times \mathbf{P}$ a nájsť jej vlastné čísla λ , čo sú vlastne druhé mocniny singulárnych hodnôt. Ďalej sa dalo postupovať za pomoci algoritmu kvadratických rovníc, keď sa determinant rozdielovej matice $\mathbf{P}^T \times \mathbf{P} - \lambda \mathbf{I}$ položí rovný nule. Avšak kvôli obsiahlosti mojich dát, charakteristické polynómy rovníc boli príliš vysokého stupňa a ich korene (vlastné čísla) sa nedali vyjadriť algebraicky. Preto som zvolila iteračnú metódu zvanú Golub-Kahanov rozklad. Pôvodnú maticu \mathbf{P} som bidiagonalizačnou transformáciou (Householderova transformácia) previedla na maticu \mathbf{B} . Na prvej neredukovanej dvojdigonálnej podmatici matice \mathbf{B} som aplikovala Golub-Kahanov rozklad a týmto iteračným krokom sa matica postupne diagonalizovala na maticu so singulárnymi hodnotami na hlavnej diagonále. Tento krok som realizovala pomocou Givensových rotácií a symetrického QR postupu s Wilkinsonovým posunom. Ortogonálne

vlastné vektory \mathbf{u}_1 a \mathbf{v}_1 matice $\mathbf{P} \times \mathbf{P}^T$ a $\mathbf{P}^T \times \mathbf{P}$ zodpovedali druhým mocninám singularných hodnôt, pričom platilo: $\mathbf{P} \times \mathbf{v}_1 = \boldsymbol{\sigma}_1 \times \mathbf{u}_1$. Vektory vyjadrujú najväčšiu časť variability dát v matici \mathbf{P} . Vynásobením získaných výsledkov vznikla zreprodukovaná matica \mathbf{P}_R na základe jej najväčšej variability: $\mathbf{P}_R = \mathbf{u}_1 \times \boldsymbol{\sigma}_1 \times \mathbf{v}_1^T$. Pre zvyšnú časť variability bolo treba hľadať vektory \mathbf{u}_2 a \mathbf{v}_2 a druhú singularnú hodnotu $\boldsymbol{\sigma}_2$ z rozdielovej matice $\mathbf{P} - \mathbf{P}_R$. Vydelením vektoru \mathbf{u}_1 normou diagonálnej matice \mathbf{D}_p som získala \mathbf{b}_1 vektor. Delením vektoru \mathbf{v}_1 normou diagonálnej matice \mathbf{D}_q som získala \mathbf{c}_1 vektor. Pričom platilo:

$$\mathbf{b}_1^T \mathbf{D}_p \mathbf{R}^T \mathbf{D}_l \mathbf{L} \mathbf{D}_j \mathbf{Q} \mathbf{D}_q \mathbf{c}_1 = \mathbf{c}_1^T \mathbf{D}_q \mathbf{Q}^T \mathbf{D}_j \mathbf{L}^T \mathbf{D}_l \mathbf{R} \mathbf{D}_p \mathbf{b}_1 \quad (2)$$

Projekciou skórov lokalít v environmentálnom hyperpriestore na normovaný vektor \mathbf{b}_1 a projekciou skórov druhov v hyperpriestore dimenzovanom vlastnosťami na normovaný vektor \mathbf{c}_1 sú nové skóry $\mathbf{x}_1 = \mathbf{R} \mathbf{D}_p \mathbf{b}_1$ a $\mathbf{y}_1 = \mathbf{Q} \mathbf{D}_q \mathbf{c}_1$. Rovnica (2) sa dala prepísať ako:

$$\mathbf{x}_1^T \mathbf{D}_l \mathbf{L} \mathbf{D}_j \mathbf{y}_1 = \text{cov}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$$

RLQ analýza hľadá také dva vektory \mathbf{b}_1 a \mathbf{c}_1 , aby druhá mocnina kovariancie medzi skórami \mathbf{x} a \mathbf{y} bola maximálna, v súlade s rovnicou (1).

2.5.4 Fourth-corner analýza

Fourth-corner analýza je celkom komplementárna k RLQ analýze. Zatiaľ čo sa RLQ analýza primárne zameriava na ordináciu, interpretáciu a kvantifikáciu prepojenia medzi druhovými charakteristikami a premennými prostredia, fourth-corner analýza slúži na testovanie signifikancie vzťahov (Dolédec *et al.* 1996, Legendre *et al.* 1997). Ďalší postup pozostával teda v zhodnotení, či sila prepojenia medzi vlastnosťami druhov a podmienkami prostredia môže byť prisúdená čisto náhode, alebo či je skôr odrazom ekologických procesov. Za týmto účelom Legendre *et al.* (1997) navrhol štyri rôzne metódy permutácie \mathbf{L} tabuľky (model 1 až 4) v rámci fourth-corner analýzy na otestovanie nulovej hypotézy, že druhové vlastnosti sú nezávislé od habitatových parametrov. Signifikanciu vzťahov medzi týmito súbormi dát som ale najprv zhodnotila už spomenutým permutačným testom navrhnutým Dolédec *et al.* (1996), ktorý zodpovedal modelu 5, dodatočne pridanému modelu

k predchádzajúcim štyrom (Dray & Legendre 2008); predstavujúci permutáciu vektorov lokalít a druhov v **R** a **Q** tabuľke. Dray & Legendre (2008) však túto metódu testovania spochybňuje z dôvodu vysokej pravdepodobnosti chyby I. druhu (nulová hypotéza nezávislosti druhových charakteristík a premenných prostredia je zamietnutá príliš často). Každý z piatich navrhovaných modelov permutácií predstavoval rozličné spôsoby testovania nulovej hypotézy, na základe spôsobu, akým zrušili prepojenie medzi **R** a **Q** tabuľkou a teda v závislosti na rozličných ekologických hypotézach, ktoré chceme testovať. Základným predpokladom je, že vzťah medzi vlastnosťami a premennými prostredia sa uskutočňuje tým, ako je prepojená **Q** tabuľka s **L** tabuľkou a súčasne **R** tabuľka s **L** tabuľkou. Ani jeden z navrhovaných modelov však nie je ideálnym riešením na otestovanie nulovej hypotézy (zrušený vzťah medzi **R** a **Q** tabuľkou) proti alternatívnej hypotéze, kde vzťahy medzi **L** a **R** tabuľkou, tak ako aj medzi **L** a **Q** tabuľkou, budú zachované. Z tohto dôvodu Dray & Legendre (2008) navrhuje dvojstupňový permutačný test, pozostávajúci z modelu 2 a modelu 4, kde oba tieto vzťahy (**L**↔**R** a **L**↔**Q**) ostávajú zachované:

Model 2: Permutácia vektorov lokalít, celých riadkov **L** tabuľky, nezávisle na sebe (ekvivalentné k permutácií riadkov **R** tabuľky). Randomizáciou sa zruší vzťah medzi **L** a **R** tabuľkou, ale ostáva prepojenie medzi **L** a **Q** tabuľkou. Nulová hypotéza predpokladá, že spoločenstvá druhov sú náhodne rozmiestnené na lokalitách, bez ohľadu na podmienky prostredia týchto lokalít. Alternatívnou hypotézou je tvrdenie, že rozloženie spoločenstiev druhov závisí od parametrov daných lokalít (Legendre *et al.* 1997). Predpokladom tohto modelu je existencia silných biotických väzieb medzi druhmi nachádzajúcich sa spolu v určitom habitate. Model už netestuje spojenie medzi druhmi a ich vlastnosťami a druhom ponecháva nezmenený počet okupovaných lokalít, teda šírku ich niky.

Model 4: Permutácia vektorov druhov, celých stĺpcov **L** tabuľky (ekvivalentné k permutácií riadkov **Q** tabuľky, prípadne k permutácií stĺpcov **Q^T** tabuľky). Ruší sa prepojenie medzi **L** a **Q** tabuľkou, naopak vzťah medzi **L** a **R** tabuľkou ostáva zachovaný. Nulová hypotéza tvrdí, že druhy sú rozmiestnené v súlade s ich preferenciami k daným environmentálnym podmienkam lokalít, ale už bez ohľadu na ich vlastnosti zaznamenané v **Q** tabuľke. Naopak, alternatívna hypotéza predpokladá, že rozloženie druhov skrz lokality odráža preferenciu druhov k podmienkam týchto lokalít závislú od druhových adaptácií (vhodných vlastností). V tomto modeli sa permutáciou zachováva druhová diverzita jednotlivých lokalít.

Vzťahy medzi environmentálnymi podmienkami a charakteristikami druhov som testovala za pomoci navrhovaného kombinovaného permutačného testu pozostávajúceho z modelu 2 a z modelu 4 (Dray & Legendre 2008), keďže som nechcela spochybňovať

(znáhodňovať) všetky ekologické procesy (vyplývajúce z predpokladov alternatívnych hypotéz v modeli 2 a 4), zodpovedné za vplyv podmienok prostredia na druhové vlastnosti. Miera intenzity vzťahov bola v prípade kvantitatívnych premenných vlastností a prostredia meraná Pearsonovým korelačným koeficientom r a v prípade kvalitatívnych premenných vlastností a kvantitatívnych premenných prostredia pseudo- F štatistikou a Pearsonovým r (Dray & Legendre 2008). Pre testovaciu procedúru som použila v programe R (R Development Core Team 2007) package `ade4` a `ade4TkGUI` s `fourthcorner` funkciou pri 9999 permutáciach (Thioulouse *et al.* 1997, Dray & Dufour 2007, Thioulouse & Dray 2007).

3. Výsledky

3.1 Priama gradientová analýza korelácie štruktúry v druhových dátach s podmienkami prostredia

Z redundančnej analýzy (RDA) vyplýva, že environmentálne a priestorové premenné dokázali vysvetliť 47.4% z celkovej variability v druhovej skladbe (*sum of all canonical eigenvalues* = 0.474). Variabilita zachytená prvými štyrmi kanonickými osami bola 20.0%, 9.6%, 6% a 2.8% (*eigenvalues* = 0.200, 0.096, 0.060, 0.028), dohromady teda 38.4% z celkovej druhovej variability. To znamená, že prvé štyri osy postihli 81.1% variability v druhovej skladbe, ktorá bola priamo vzťahovateľná k daným premenným prostredia (38.4 / 0.474). Korelácia medzi hlavnými osami druhových dát a hlavnými osami premenných prostredia (*species-environment correlations*) bola vysoká, pohybovala sa v rozmedzí od 0.859 do 0.948, čím indikovala silný vzťah medzi maticou druhového zloženia a maticou premenných prostredia a priestoru. Test prvej kanonickej osy aj všetkých kanonických os potvrdil signifikantný vzťah druhovej variability k lineárnej kombinácii variability všetkých premenných prostredia ($P = 0.001$ pre oba testy).

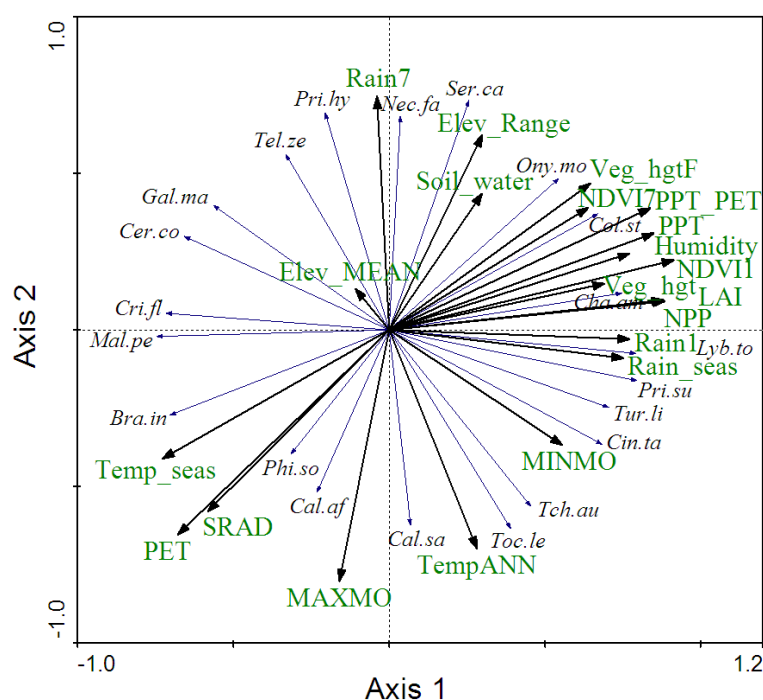
Výsledok z postupného výberu nezávislých premenných ukázal, že všetky premenné prostredia a priestoru mali dôkazný vplyv na štruktúru druhových dát ($P = 0.001$). Do týchto a nasledujúcich analýz som sa ale rozhodla nepoužiť premenné charakterizujúce typ pôdy (Clay, Sand, Silt) a typ biomu (Forest, Thicket, Savanna, Grassland, NamaKaroo, SucKaroo, Fynbos). Boli to premenné, ktoré mali po väčšinu jednotlivých krokov analýzy percento eventuálne vysvetlenej variability najnižšie, i keď v analýze ešte neboli zahrnuté kovariáty, ktoré by s nimi výrazne korelovali. V každom prípade som súbor environmentálnych parametrov po informatívnej stránke neochudobnila, keďže typ pôdy maximálne koreloval s pôdnou vlhkosťou (Soil_water) a každý typ biomu značil určitú kombináciu niektorých ostatných environmentálnych premenných. Gradientovú analýzu RDA len s vybranými environmentálnymi premennými prezentuje Obr. 5 a Obr. 6. Z obrázkov vyplýva, že smer najväčšej variability v druhovom zložení (prvá ordinačná osa) je postihnutý západovýchodným gradientom prostredia, vyznačujúcim sa postupným nárastom vegetačného pokryvu (LAI, NDVI1, NDVI7, Veg_hgt, Veg_hgtF), produktivity (NPP) a dostupnosti vody

(Rain1, PPT, PPT_PET). Ďalší dôležitý smer v druhovej variabilite (druhá ordinačná osa) ukazuje teplota (TempANN, MAXMO), tomu odpovedajúci výpar vody (PET) a proti nim idúce zrážky v júli (Rain7), čiže v podstate severo-južný trend. Tretia ordinačná osa zachycuje variabilitu prostredia, ktorá je kritická pre druhy, ktorých výskyt je limitovaný najnižšími teplotami (MINMO). Keďže táto priemerná teplota najchladnejšieho mesiaca dosahuje svojich najnižších hodnôt v najvyšších nadmorských výškach (Elev_MEAN), tretia ordinačná osa znázorňuje altitudinálny trend.

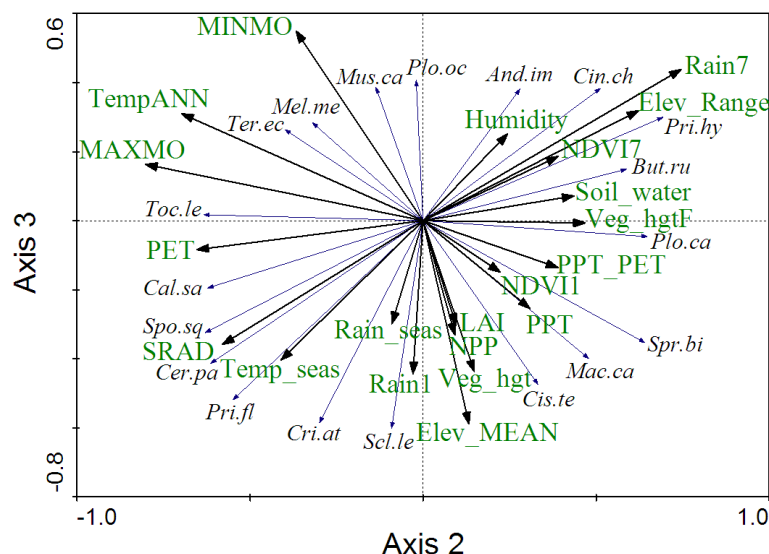
Rozklad variancie poukázal na veľmi silnú koreláciu medzi environmentálnymi premennými a parametrami charakterizujúcimi priestor. Celková variabilita druhovej skladby vysvetlená oboma skupinami premenných bola spomínaných 47.4%, z toho len 7.4% ($F = 62.465$, $P = 0.001$) možno pripísať čistému efektu environmentálnych podmienok a 5.6% ($F = 66.277$, $P = 0.001$) parametrom priestoru. Spoločne zdieľaná časť vplyvu vysvetľovala 34.4% ($47.4 - (7.4 + 5.6)$) variability v súbore druhov. Prekryv podmienených variancií vysvetlených oboma skupinami premenných tvoril teda takmer tri štvrtiny z celkovej vysvetlenej druhovej variability. Keďže samotné premenné prostredia vykazovali veľmi silný longitudinálny trend a vôbec silnú koreláciu so súradnicami a ich mocninami, oba prediktory, environmentálne aj priestorové, vysvetľovali spolu z celkovej variability značnú časť, ale ich marginálny vplyv bol slabý. V tomto prípade i keď ma zaujímal vzťah medzi druhmi a podmienkami prostredia a nie vzťah medzi jednotlivými mapovými štvorcami, som v nasledujúcich analýzach autokorelačný trend neodfiltrovala a ďalej som pracovala s podmieneným vplyvom environmentálnych premenných.

Nepriama mnohorozmerná analýza prevedená nezávisle na premenných prostredia vysvetľovala prvými štyrmi hlavnými osami postupne 22.8%, 10.9%, 7.7% a 3.9% (*eigenvalues* = 0.228, 0.109, 0.077, 0.039), spolu teda 45.3% z celkovej variability v druhovej skladbe. Korelácia prvých štyroch hlavných os dát o druhoch s prvými štyrmi hlavnými osami premenných prostredia bola vysoká (*species-environment correlations* = 0.765 - 0.911). Celková variabilita v druhovom zložení, ktorú bolo možné prisúdiť dodatočným premenným prostredia predstavovala 41.8% (*sum of all canonical eigenvalues* = 0.418). Táto hodnota je samozrejme rovnaká aj pre priamu techniku RDA s premennými prostredia bez priestorových kovariát (47.4% - 5.6%). Variabilita vysvetlená prvými štyrmi osami obmedzenými vybranými premennými prostredia v RDA analýze (36.1%) poklesla len o 20.3% v porovnaní s variabilitou vysvetlenou prvými štyrmi hlavnými osami z PCA analýzy (100% - $(36.1 / 0.453)$). To znamená, že obsiahly výber premenných prostredia zahrnuje tie parametre, ktoré sú kritické pre rozloženie a skladbu vtáčích spoločenstiev (Obr. 7). Korelačné

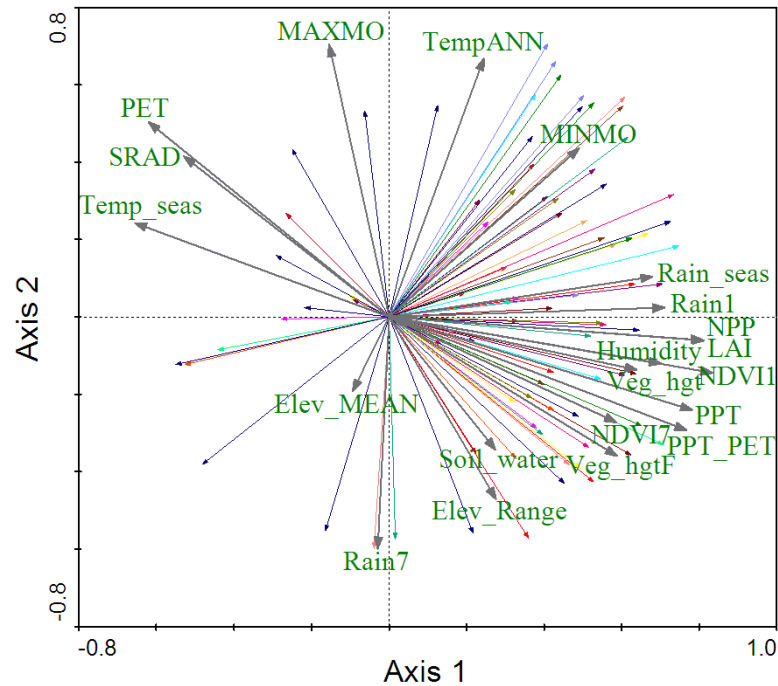
koeficienty medzi prvou hlavnou osou z PCA a jednotlivými premennými prostredia poukázali ako v predchádzajúcej priamej analýze na to, že najdôležitejší smer druhovej variability je určený premennými: zrážky v januári (Rain1), zrážková sezonalita (Rain_seas), priemerná ročná precipitácia (PPT), rozdiel medzi precipitáciou a evapotranspiráciou (PPT_PET), vzdušná vlhkosť (Humidity), primárna produktivita (NPP), vegetačný index v januári (NDVI1), index listovej plochy (LAI) a výška vegetácie po požiari (Veg_hgtF) (pre korelačné koeficienty s absolútnou hodnotou vyššou ako 0.70).



Obr. 5. Grafický výstup z priamej lineárnej gradientovej analýzy (RDA) zobrazujúci prvé dve ordinačné osy. Druhy a environmentálne premenné sú znázornené pomocou šípiek, ktoré ukazujú smer, v ktorom rastie výskyt jednotlivých druhov a hodnoty premenných prostredia. Dĺžka šípiek značí silu korelácie medzi premennými a ordinačnými osami. Pre jednoduchosť sú v grafe zobrazené len vybrané druhy, ktoré dosahovali najvyšších absolútnych hodnôt svojich skoré na ordinačných osách a v okolí osy uhlov, ktoré dané ordinačné osy zvierajú. Úzky vzťah medzi druhom a faktorom prostredia je zjavný z krátkej dĺžky kolmej projekcie koncového bodu šípky druhu na šípku hodnoty premennej prostredia. Druhy asociované s vysokou primárnou produktivitou (NPP), vysokými zrážkami a vzdušnou vlhkosťou (Rain1, Rain_seas, PPT, PPT_PET, Humidity) a s prostredím bohatším na vegetáciu (LAI, NDVI1, NDVI7, Veg_hgt, Veg_hgtF) (kladné hodnoty na prvej ose) sú: *Prinia subflava* (*Pri.su*), *Lybius torquatus* (*Lyb.to*), *Chalcomitra amethystina* (*Cha.am*), *Colius striatus* (*Col.st*) a *Onychognathus morio* (*Ony.mo*). V opačnom smere (záporné hodnoty na prvej ose) ležia druhy spojené s neproduktívnymi a suchými oblasťami vyznačujúcimi sa vysokým slnečným žiarením (SRAD), vysokou evapotranspiráciou (PET) a teplotnými výkyvmi (Temp_seas) zastúpené: *Galerida magnirostris* (*Gal.ma*), *Cercotrichas coryphoeus* (*Cer.co*), *Crithagra flaviventris* (*Cri.fl*), *Malcorus pectoralis* (*Mal.pe*), *Bradornis infuscatus* (*Bra.in*) a *Philetairus socius* (*Phi.so*). Chladné prostredie a najnižšie priemerné ročné a mesačné teploty a zároveň maximum zrážok v júli (Rain7) (kladné hodnoty na druhej ose) sú spojené s druhmi: *Telophorus zeylonus* (*Tel.ze*), *Prinia hypoxantha* (*Pri.hy*), *Nectarinia famosa* (*Nec.fa*) a *Serinus canicollis* (*Ser.ca*). Naopak, vysoké teploty (TempANN, MAXMO) (záporné hodnoty na druhej ose) sú zásadne pre druhy: *Calendulauda africanoides* (*Cal.af*), *Calendulauda sabota* (*Cal.sa*), *Tockus leucomelas* (*Toc.le*), *Tchagra australis* (*Tch.au*), *Cinnyris talatala* (*Cin.ta*) a *Turdus libonyana* (*Tur.li*).



Obr. 6. Grafický výstup z priamej lineárnej gradientovej analýzy (RDA) zobrazujúci druhú a tretiu ordinačnú osu. V grafe sú opäť zobrazené len vybrané druhy, ktoré dosahovali najvyšších absolútnych hodnôt skóre na ordinačných osách a v osách ich uhlov. Druhá ordinačná osa najviac pozitívne koreluje s environmentálnymi premennými zrážky v júli (Rain7) a sklonom terénu (Elev_Range) a negatívne s teplotou (MAXMO, TempANN), priemernou ročnou evapotranspiráciou (PET) a snečným žiarením (SRAD). Takto druhá osa separuje od seba druhy, kde dominuje *Prinia hypoxantha* (*Pri.hy*), *Buteo rufofuscus* (*But.ru*), *Ploceus capensis* (*Plo.ca*), *Spreo bicolor* (*Spr.bi*) od druhov *Cercotrichas paena* (*Cer.pa*), *Sporopipes squamifrons* (*Spo.sq*), *Calendulauda sabota* (*Cal.sa*), *Tockus leucomelas* (*Toc.le*). Tretia ordinačná osa postihuje smer variability určený priemernými teplotami v najchladnejšom mesiaci (MINMO) a nadmorskou výškou (Elev_MEAN). Druhy, ktoré sú asociované s treťou ordinačnou osou sú: *Ploceus ocularis* (*Plo.oc*), *Muscicapa caerulescens* (*Mus.ca*), *Andropadus importunus* (*And.im*), *Cinnyris chalybeus* (*Cin.ch*) a proti nim *Prinia flavicans* (*Pri.fl*), *Crithagra atrogularis* (*Cri.at*), *Scleroptila levaillantoides* (*Scl.le*) a *Cisticola textrix* (*Cis.te*). Vybrané druhy spojené s vysokými teplotami sú: *Terathopius ecaudatus* (*Ter.ec*) a *Melierax metabates* (*Mel.me*) a naopak s nižšími teplotami *Macronyx capensis* (*Mac.ca*) a *Spreo bicolor* (*Spr.bi*).



Obr. 7. Grafický výstup z lineárnej nepriamej gradientovej analýzy (PCA) s dodatočne pridanými premennými prostredia pre znázornenie štruktúry v súbore druhov a jej vzťahu k environmentálnym podmienkam. Druhy sú zobrazené ako neoznačené šípky, znázorňujúce smer, v ktorom prítomnosť druhu lineárne rastie. Pre prehľadnosť je každý rád zobrazený farebne odlišne, štyrmi zástupcami, okrem radu *Passeriformes*, ktorý je z dôvodu značnej prevahy v druhovej diverzite zastúpený šestnástimi druhmi. Jednotlivé druhy reprezentujú rozsah a smer variability daného rádu. Environmentálne podmienky sú znázornené ako šípky, ktoré ukazujú smer, v ktorom hodnota faktora prostredia rastie. Je zreteľný gradient druhovej (respektíve rádovej) diverzity s prvou hlavnou osou, s ktorou zároveň značne korelujú premenné prostredia charakterizujúce vlhké a produktívne prostredie.

3.2 Separátne analýzy druhových dát, podmienok prostredia a vlastností druhov

Prvé štyri osy korešpondenčnej analýzy (CA) tabuľky druhových dát pre analýzu s morfológickými údajmi zachytili 31.22% celkovej variancie súboru (Tabuľka 3a)). Podobne, prvé štyri osy CA analýzy L tabuľky v analýze s údajmi o skladbe potravy zachytili 30.93% celkovej variancie súboru (Tabuľka 3b)), v analýze s reprodukčnými premennými 32.94% (Tabuľka 3c)) a v analýze s premennými týkajúcich sa migrácie 31.15% (Tabuľka 3d)). Ďalšie osy zachycujúce zbytok variability boli spojené s výskytom už len málo druhov a preto som ich už v RLQ analýzách nebrala v úvahu. Najvyššia možná korelácia medzi lokalitami a druhmi v L tabuľke pre morfológickú analýzu, rovná 0.594, bola určená druhou odmocninou hodnoty prvej eigenvalue CA ($\sqrt{0.353}$). Najvyššia možná korelácia medzi lokalitami a druhmi v tabuľke druhových dát pre potravnú analýzu bola 0.587 ($\sqrt{0.345}$), pre analýzu s reprodukčnými premennými 0.599 ($\sqrt{0.359}$) a pre analýzu s migračným chovaním 0.591 ($\sqrt{0.349}$).

Tabuľka 3: Variabilita zachytená prvými štyrmi ordinačnými osami CA a percentá vysvetlenej variancie a celková variancia súboru dát druhového zloženia

a) Separátna korešpondenčná analýza (CA) L tabuľky pre morfológické dáta.

Štatistika	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Eigenvalue	0.353	0.220	0.133	0.088
Percento vysvetlenej var.	13.90	8.65	5.22	3.45
Celková inertia = 2.541				

b) Separátna korešpondenčná analýza (CA) L tabuľky pre potravné stratégie.

Štatistika	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Eigenvalue	0.345	0.214	0.129	0.086
Percento vysvetlenej var.	13.78	8.57	5.15	3.43
Celková inertia = 2.502				

c) Separátna korešpondenčná analýza (CA) **L** tabuľky pre reprodukčné stratégie.

Štatistika	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Eigenvalue	0.359	0.225	0.133	0.088
Percento vysvetlenej var.	14.69	9.21	5.45	3.60
Celková inertia = 2.446				

d) Separátna korešpondenčná analýza (CA) **L** tabuľky pre migračné stratégie.

Štatistika	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Eigenvalue	0.349	0.218	0.132	0.087
Percento vysvetlenej var.	13.85	8.63	5.22	3.45
Celková inertia = 2.522				

Prvé štyri hlavné osy nepriamej lineárnej gradientovej analýzy (PCA) postihovali 87.9% z celkovej variability v súbore environmentálnych charakteristík (Tabuľka 4). S prvou osou pozitívne korelovali ($r > 0.90$) najmä premenné primárna precipitácia (PPT), vegetačný index v januári (NDVI1), index listovej plochy (LAI) a primárna produktivita (NPP) a negatívne ($r < -0.70$) potenciálna evapotranspirácia (PET) a teplotná sezonalita (Temp_seas). Druhá osa bola najviac pozitívne korelovaná ($r > 0.80$) s hladinou nadmorskej výšky (Elev_MEAN) a negatívne ($r < -0.50$) so zrážkami v júli (Rain7) a priemernou teplotou najchladnejšieho mesiaca (MINMO). Tieto premenné dokonca dosahovali vyšších korelácií s druhou osou než s prvou. Tretia osa bola najsilnejšie asociovaná ($r > 0.80$) s priemernou teplotou najteplejšieho mesiaca (MAXMO). Štvrtá osa zachycovala variabilitu určenú predovšetkým pôdnou vlhkosťou (Soil_water), ktorá s ňou korelovala negatívne ($r < -0.70$). V porovnaní s nepriamou gradientovou analýzou PCA, ktorú som previedla na celom súbore environmentálnych dát na objasnenie vzájomných vzťahov medzi premennými (Obr. 2), sa táto ordinácia mierne líšila, čo bolo dané inou skladbou sledovaného súboru dát (nezaradila som typ pôdy, typ biomu, SRAD, TempANN a PPT_PET) a započítaním nerovnakých váh pre jednotlivé lokality (mapové štvorce). Najdôležitejšie smery variability a vzájomné korelácie boli ale zachované. Súbor environmentálnych premenných v **R** tabuľke pre jednotlivé RLQ analýzy ostával rovnaký, menili sa len váhy jej jednotlivých riadkov z dôvodu odlišných súborov druhov v **L** tabuľke a následne odlišných váh prislúchajúcich jednotlivým riadkom **L** tabuľky. Rozdiely sa však prejavovali na stotinnom či tisícinnom mieste hodnôt skórov jednotlivých premenných na osách. V každej RLQ analýze som samozrejme pracovala

s inou **R** tabuľkou, tu som ale pre malé rozdiely uviedla len jednu **R** tabuľku, spojenú s analýzou morfológických vlastností.

Tabuľka 4: Korelácia medzi environmentálnymi charakteristikami a prvými štyrmi hlavnými osami PCA a variabilita zachytená týmito osami

Separátna analýza hlavných komponentov (PCA) **R** tabuľky. Najvyššie kladné a záporné hodnoty skóre premenných sú označené tučne.

Premenná	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
Eigenvalue	0.489	0.192	0.143	0.055
Kum. percento variability	48.9	68.1	82.4	87.9
MAXMO	-0.390	-0.167	0.850	-0.044
MINMO	0.361	-0.577	0.692	-0.172
Temp_seas	-0.783	0.496	0.026	0.153
Rain1	0.771	0.527	0.226	-0.041
Rain7	0.177	-0.768	-0.489	0.220
Rain_seas	0.678	0.574	0.191	-0.208
PPT	0.946	0.175	-0.023	0.094
PET	-0.859	0.186	0.362	0.123
Humidity	0.777	-0.476	0.218	-0.066
Soil_water	0.380	-0.049	-0.371	-0.739
Elev_MEAN	-0.022	0.857	-0.483	0.025
Elev_Range	0.441	-0.321	-0.590	-0.048
NPP	0.901	0.265	0.249	0.064
NDVII	0.936	0.128	0.095	-0.042
NDVI7	0.703	-0.487	-0.002	0.264
LAI	0.910	0.221	0.221	-0.019
Veg_hgt	0.757	0.373	0.070	0.355
Veg_hgtF	0.817	-0.104	-0.156	0.263

Prvé štyri hlavné osy nepriamej lineárnej gradientovej analýzy (PCA) prevedenej na morfológických vlastnostiach druhov vysvetľovali 88.3% z celkovej variability (Tabuľka 5a)). S prvou osou bola najsilnejšie korelovaná dĺžka krídla (Wing). Spolu s dĺžkou chvosta (Tail) s touto prvou osou korelovali negatívne, zatiaľ čo v opačnom smere rástla hodnota pre premenné dĺžky zobáku (Bill) a tarzu (Tarsus). S druhou osou korelovali všetky premenné negatívne, dĺžka tarzu dosahovala najväčšej absolútnej hodnoty skóre, dokonca s druhou osou korelovala silnejšie než s osou prvou. Spomínané premenné pozdĺž hlavných os vyjadrovali ich nárast relatívne k ich hmotnosti tela (Mass). Keďže sa nejednalo o skutočné hodnoty dĺžky týchto telesných externít, ale o reziduály zo vzťahu k hmotnosti, je zrejmé, že ani jedna z týchto premenných nemohla korelovať s hmotnosťou a samotná hmotnosť

nemohla korelovať s osami, s ktorými boli reziduály asociované. Z toho vyplýva, že takmer všetok zbytok variability, čo nepostihli spomínané parametre dĺžky, bol zachytený treťou osou a teda vysvetlený hmotnosťou. Štvrtá osa zachycovala variabilitu, v smeroch ktorej rastú hodnoty zobáku a krídla proti hodnotám tarzu a chvosta (Obr. 8).

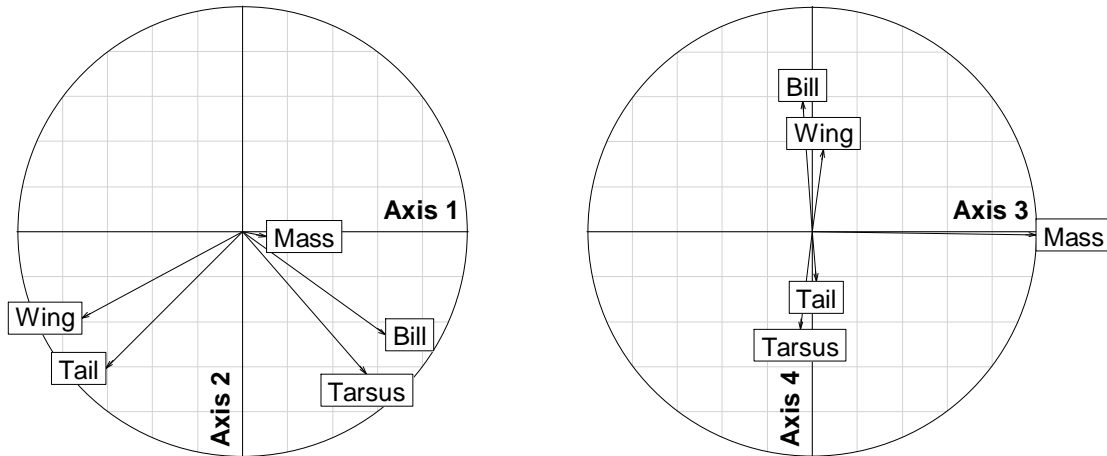
Nepriama lineárna gradientová analýza prevedená na morfológických vlastnostiach len druhov hniezdiacich v južnej Afrike (Tabuľka 5b)) sa takmer nelíšila od predchádzajúcej analýzy, zahrňujúcej všetky druhy vyskytujúce sa v sledovanej oblasti. Štruktúra v týchto vlastnostiach u oboch skupín druhov je natoľko podobná, že v nasledujúcich RLQ analýzach sa neprejavili takmer žiadne rozdiely a preto som uviedla len výsledky RLQ analýzy morfológických vlastností u všetkých druhov. Podobné nepatrné rozdiely sa ukázali aj v analýzach so súbormi dát potravnnej skladby. V analýze s reprodukčnými charakteristikami som nehniedzdiace druhy z pochopiteľných dôvodov ani nezaradila a v analýze s migračným chovaním boli nehniedzdiace druhy priamo skúmaným atribútom.

Nepriama lineárna gradientová analýza (PCA) prevedená na morfológických vlastnostiach po odfiltrovaní taxonomickej príslušnosti (Tabuľka 5c)) poukazovala na podobný charakter štruktúry v súbore vlastností ako prvý prípad PCA s taxonomickou závislosťou. Prvé štyri hlavné osy vysvetľovali 87.1% z celkovej variability dát. Podobne ako v prvom prípade, premenné dĺžka krídla (Wing) a dĺžka chvostu (Tail) korelovali s prvou osou pozitívne a negatívne korelovali premenné dĺžka zobáku (Bill) a dĺžka tarzu (Tarsus). S druhou osou korelovali všetky premenné pozitívne, pričom dĺžka chvostu dosahovala najvyšších skóre. Najvýraznejší rozdiel s prvým prípadom sa ukázal v hmotnosti (Mass), ktorá hrala rolu už aj vo variabilite zachytenej druhou hlavnou osou, napriek tomu, že s ostatnými premennými pôvodne vôbec nekorelovala. Z pozície premennej dĺžky chvostu a hmotnosti na druhej hlavnej ose vyplýva, že smer variability tu určovali druhy, ktoré v rámci jednotlivých rádov vykazovali relatívne dlhší chvost a zároveň mali väčšie telo. Najväčšia časť variability zachytená treťou osou prináležala zase hmotnosti. Štvrtá hlavná osa zachycovala variabilitu, ktorej smer určoval nárast dĺžky zobáku a krídla proti dĺžke chvostu a tarzu (Obr. 9).

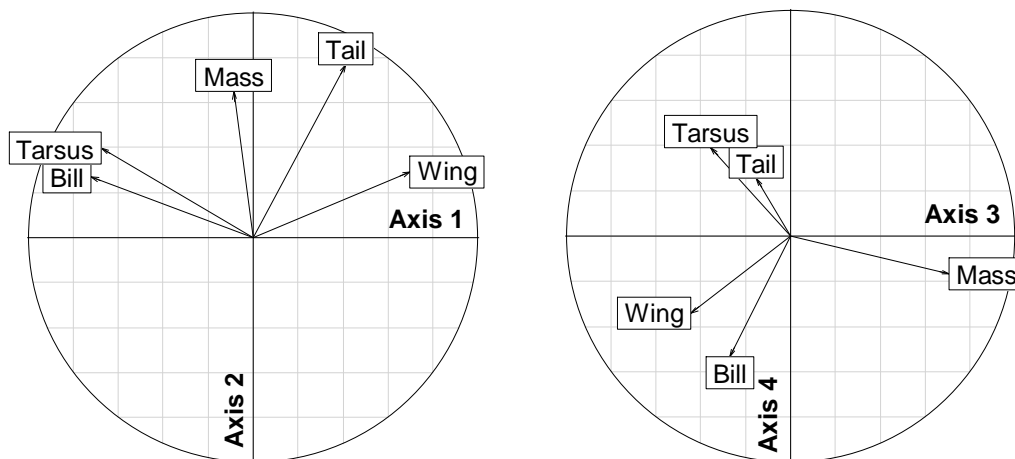
Tabuľka 5: Korelácia medzi morfológickými vlastnosťami druhov a prvými štyrmi hlavnými osami PCA a variabilita zachytená týmito osami

Separátna analýza hlavných komponentov (PCA) Q tabuľky morfológických dát: a) pre všetky druhy; b) len pre druhy hniezdiace v južnej Afrike; c) po odfiltrovaní taxonomickej príslušnosti. Najvyššie kladné a záporné hodnoty skóre premenných sú označené tučne.

Premenná	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
a) všetky druhy:				
Eigenvalue	0.319	0.224	0.199	0.141
Kum. percento variability	31.9	54.3	74.2	88.3
Mass	0.105	-0.023	0.994	-0.013
Wing	-0.714	-0.384	0.050	0.366
Tail	-0.607	-0.606	0.019	-0.218
Bill	0.636	-0.458	-0.043	0.580
Tarsus	0.551	-0.630	-0.054	-0.434
b) len hniezdiace druhy:				
Eigenvalue	0.307	0.234	0.200	0.143
Kum. percento variability	30.7	54.1	74.1	88.4
Mass	0.071	0.036	0.996	-0.031
Wing	-0.726	0.378	0.051	0.316
Tail	-0.629	0.576	-0.013	-0.185
Bill	0.597	0.509	-0.023	0.594
Tarsus	0.502	0.659	-0.055	-0.478
c) bez taxonomickej závislosti:				
Eigenvalue	0.328	0.265	0.184	0.094
Kum. percento variability	32.8	59.3	77.7	87.1
Mass	-0.087	0.649	0.708	-0.167
Wing	0.698	0.291	-0.445	-0.342
Tail	0.412	0.768	-0.151	0.255
Bill	-0.721	0.270	-0.270	-0.532
Tarsus	-0.675	0.397	-0.355	0.391



Obr. 8. Grafické zobrazenie analýzy hlavných komponentov (PCA) pre morfológické vlastnosti. Prvý graf zobrazuje prvú a druhú hlavnú osu, druhý graf tretiu a štvrtú hlavnú osu. Priemet koncových bodov šípok premenných na hlavné osy znázorňuje intenzitu korelačného vzťahu s nimi. Štruktúru v morfológických parametroch určuje predovšetkým prvá hlavná osa oddeľujúca relatívny rast dĺžky zobáku (Bill) a tarzu (Tarsus) od zväčšovania dĺžky krídla (Wing) a chvosta (Tail). Na tretej ose dosahuje najvyšších skóre hmotnosť tela (Mass).



Obr. 9. Grafické zobrazenie analýzy hlavných komponentov (PCA) morfológických vlastností po odfiltrovaní príslušnosti druhov k jednotlivým taxonomickým jednotkám. Prvý graf zobrazuje prvú a druhú hlavnú osu, druhý graf zobrazuje tretiu a štvrtú hlavnú osu. Štruktúra v parametroch je zachytená predovšetkým prvou hlavnou osou, v smere ktorej rastie dĺžka krídla (Wing) a opačným smerom dĺžka zobáku (Bill) a tarzu (Tarsus). Druhá osa zachycuje variabilitu, určenú hlavne dĺžkou chvosta (Tail) a hmotnosťou (Mass). Tretia osa oddeľuje hmotnosť od ostatných premenných.

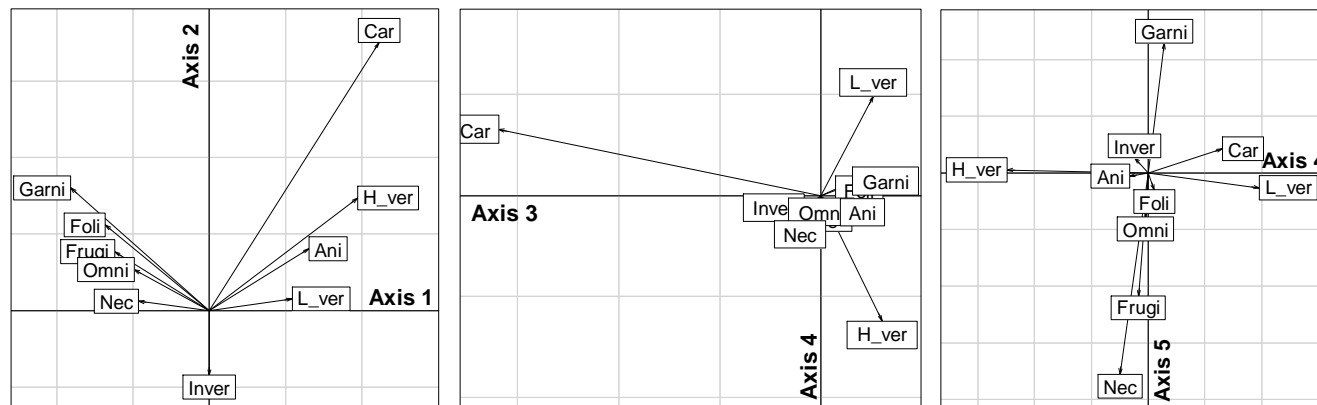
Prvých päť hlavných os z korešpondenčnej analýzy fuzzy kódovaných premenných (FCA), súvisiacich s potravnou skladbou, zachycovali 77.3% z celkovej variability súboru (Tabuľka 6). Prvá hlavná osa najsilnejšie korelovala so zdochlinožravosťou (Car) a negatívne najviac korelovala s granivoriou (Garni) (Obr. 10). Jednotlivé korelácie premenných, charakterizujúcich potravné zložky, s hlavnými osami neboli až tak dôležité ako výpoveď separátnej analýzy o celkovej podobe štruktúry v týchto dátach. Prvá osa zachytila najväčší rozsah vo variabilite potravnnej skladby, ktorý bol určený rozdielom medzi mäsožravosťou (okrem insektivorie) a konzumáciou rastlinnej potravy. Na jednom konci variability teda ležala zdochlinožravosť (Car), potrava pozostávajúca z vyšších stavovcov (H_ver), nižších stavovcov (L_ver) a celková živočíšna potrava (Ani) a druhú stranu variability vyplňali druhy živiace sa semenami (Garni), zelenými časťami rastlín (Foli), plodmi (Frugi), nektárom (Nec) a druhy omnivorné (Omni). Jedine druhy, s prevažujúcou zložkou potravy tvorenou bezstavovcami (Inver), nekorelovali s prvou osou vôbec. Najmarkantnejší rozdiel bol prirodzene medzi dvoma celkom odlišnými potravnými stratégiami, s ktorými určite budú súvisieť mnohé ďalšie čo i len vnútorné vlastnosti vtákov ako napríklad ich morfológické a fyziologické prispôsobenia. Druhá hlavná osa vydeľovala druhy živiace sa bezstavovcami (Inver) od všetkých ostatných druhov (Obr. 10). Zložka potravy tvorená hmyzom, článkonožcami a mäkkýšmi korelovala s druhou osou ako jediná negatívne. Ostatné premenné dosahovali na nej kladných hodnôt. Je zjavné, že dôležitou časťou variability v potravnnej skladbe nebude len odlišnosť medzi mäsožravými a nemäsožravými druhmi, ale aj tá, v smere ktorej rastie zastúpenie hmyzožravých vtákov. S treťou osou boli asociované predovšetkým druhy mäsožravé, s tým, že osa zachycovala variabilitu medzi zdochlinožravosťou a druhmi loviacimi živú korisť. Štvrtá osa ležala v smere variability, ktorej jeden smer určovali druhy živiace sa zdochlinami a vyššími stavovcami a druhý smer patril druhom živiacimi sa nižšími stavovcami. S piatou osou najsilnejšie pozitívne korelovala nektarivoria s frugivoriou a negatívne granivoria (Obr. 10). Variabilita i v rámci rastlinných zložiek potravy sa teda prejavila na piatej ose a poukazovala na rozdiel medzi suchými semenami a dužinatými plodmi a kvetmi bohatými na nektár. Variabilita vysvetlená hlavnými osami postupne klesala a z nej výraznejšie väčšia časť neležala na prvej hlavnej ose, lebo tá zachycovala len o necelé dve percentá viac než osa druhá a s poklesom dvoch percent bola tri štvrtina celkovej variability súboru dát prerozdelená medzi prvými piatimi osami FCA.

Tabuľka 6: Korelácia medzi potravnými charakteristikami a prvými piatimi ordinačnými osami FCA a variabilita zachytená týmito osami a celková variancia súboru dát potravnnej skladby

Separátna fuzzy korešpondenčná analýza (FCA) Q tabuľky s premennými charakterizujúcimi skladbu potravy. Najvyššie kladné a záporné hodnoty skóre premenných sú označené tučne.

	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4	Osa 5
Eigenvalue	0.768	0.695	0.605	0.570	0.485
Per. vys. variability	19.0	17.2	15.0	14.1	12.0
Foli	-1.195	0.931	0.221	0.082	-0.209
Garni	-1.592	1.335	0.486	0.215	1.598
Frugi	-1.088	0.641	-0.012	-0.128	-1.514
Inver	-0.001	-0.703	-0.259	-0.181	0.188
L_ver	0.952	0.126	0.806	1.481	-0.181
H_ver	1.703	1.222	0.942	-1.877	0.039
Car	1.950	2.918	-4.956	0.990	0.297
Omni	-0.863	0.444	0.006	-0.034	-0.541
Nec	-0.812	0.103	-0.324	-0.376	-2.477
Ani	1.143	0.673	0.301	-0.249	-0.035

Celková inertia = 4.045



Obr. 10. Grafické zobrazenie fuzzy korešpondenčnej analýzy (FCA) pre potravné charakteristiky. Prvý graf zobrazuje prvú a druhú hlavnú osu, druhý graf tretiu a štvrtú osu a tretí graf štvrtú a piatu osu. Sila korelačného vzťahu premenných s osami zodpovedá kolmému priemetu koncových šípok na tieto osy. Hlavný smer variability v štruktúre dát je zachytený predovšetkým prvou hlavnou osou, v smere ktorej rastú premenné charakterizujúce živočíšnu časť zložky potravy (Car, H_ver, Ani, L_ver) a v opačnom smere rastú premenné rastlinnej zložky potravy (Garni, Foli, Frugi, Nec). Druhá hlavná osa vydeľuje druhy žijace sa hlavne hmyzom (Inver) od ostatných druhov a tretia hlavná osa vydeľuje zdochloňzravcov (Car) od ostatných mäsožravcov (L_ver, H_ver). V smere štvrtej hlavnej osy je zachytená variabilita medzi potravnou zložkou pozostávajúcou z nižších (L_ver) a vyšších stavovcov (H_ver). Piata osa poukazuje na variabilitu medzi granivoríou (Garni) a frugivoríou s nektarivoríou (Frugi, Nec).

Hillsmith ordinačná analýza prevedená na reprodukčných charakteristikách prvými piatimi osami zachytila 55.8% z celkovej variability súboru dát (Tabuľka 7). Prvá osa zachytila 17% z tejto celkovej variability a najsilnejšie s ňou pozitívne korelovali druhy vyznačujúce sa prekociálnym typom mláďat (PR) a hniezdením na zemi (GR) a naopak, negatívne s prvou osou korelovali druhy s otvoreným (OA), či uzatvoreným hniezdom (CA), alebo koloniálne hniezdiace druhy (CO) a altricialita mláďat (AL) a druhy hniezdne parazitované (Host) (Obr. 11). Prvá hlavná osa jasne od seba separovala atribúty druhov ležiace na opačných póloch pomyselného kontinua odrážajúceho variabilitu v prediktabilite prostredia a v pomere medzi mortalitou dospelcov a mláďat. V jednom smere variability ležali druhy s rýchlym vývinom mláďat a malou investíciou do reprodukčného úsilia, v druhom smere variability dominovali druhy s veľkým úsilím vkladným do stavby hniezda a starostlivosti o mláďatá v hniezde. Druhá hlavná osa zachycovala variabilitu určenú druhmi predovšetkým polygynnými (PG) a druhmi hniezdiacimi v blízkosti zeme (NG). Vysokých kladných hodnôt na druhej ordinačnej ose dosahovali tak ako na prvej ose (tam ale záporných) opäť druhy hniezdiace koloniálne a v uzatvorených hniezdach a aj druhy sexuálne dimorfné (S.dim). Z korelácií premenných na prvých dvoch hlavných osách vyplýva, že tvar mnohorozmernej štruktúry reprodukčných vlastností charakterizovali premenné typu hniezda a hniezdenia, sociálneho systému a typu mláďat. Druhá osa na rozdiel od prvej separovala od seba druhy hniezdiace v uzatvorených hniezdach od druhov hniezdiacich v hniezdach otvorených miskovitých (Obr. 11). Tretia hlavná osa zachytila variabilitu medzi premennými, ktoré boli vzájomne asociované na druhej ose. Zatiaľ čo druhá osa poukázala na druhy žijúce koloniálne a zároveň hniezdiace v uzatvorených hniezdach, tretia osa vyzdvihovala druhy, u ktorých sa prekryv týchto dvoch vlastností nevyskytoval. Variabilitu zachytenú treťou osou tvorili teda druhy hniezdiace v uzatvorených hniezdach, často zároveň hniezdne parazitované, sexuálne dimorfné a polygynné. Na druhej strane variability ležali druhy semiprekociálne (SP) a koloniálne hniezdiace. Najsilnejšie kladne korelovaná premenná so štvrtou hlavnou osou bola polyandria (PA) a negatívne korelovaná premenná zodpovedala hniezdeniu v dutinách (HO). Na štvrtej ose sa v jednom smere preukázali aj druhy s kooperatívnou starostlivosťou o mláďatá (Coo) a druhy s väčšími znáškami (Clutch) (Obr. 11). Pozdĺž piatej osy sa vydělili zase druhy semiprekociálne a druhy hniezdiace v blízkosti zeme, ale na rozdiel od ich pozície na tretej ose, tentokrát obe premenné ležali v jednom smere variability. V tom druhom smere prevažovali druhy polyandrné (PA). Mnoho reprodukčných vlastností sa neprejavilo separáciou pozdĺž ani jednej z prvých piatich hlavných os. Jednalo sa napríklad o monogamiu (MO), solitérnosť (SO), teritorialitu (Ter) a dĺžku vajcia (EggL). Niektoré

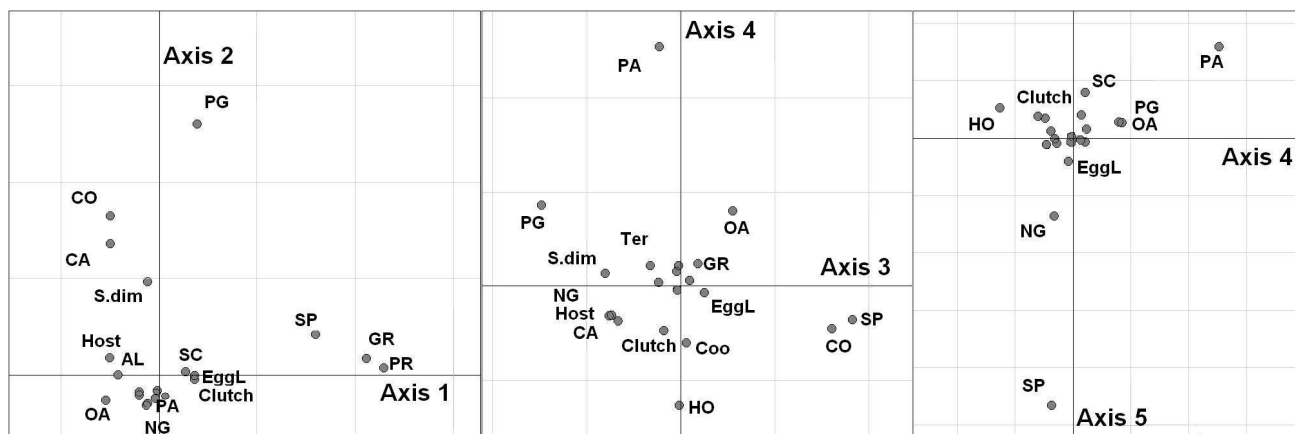
premenné vykazovali zhodnú koreláciu s jednou osou ale už nasledujúca osa zachycovala variabilitu medzi nimi tým, že ich navzájom oddelila. Najväčší rozsah variability zachytenej prvou hlavnou osou bol len o málo väčší než rozsah variability na druhej ose a ďalších hlavných osách. Bohatosť a rozmanitosť reprodukčných dát nedovolila prvej hlavnej ose zachytiť výrazné maximum z celkovej variability. Je zjavné, že vlastnosti, ktoré v spoločenstve druhov prevládajú, ako napríklad monogamia, sa nebudú nijak výrazne podieľať na rozsahu variability dát. Vlastnosti, ktoré sú ale zriedkavé a ich výskyt bol zaznamenaný len u pár druhov sa v štruktúre dát prejavia výraznejšie, ako napríklad polyandria a polygynia, semiprekocialita, či semikolonialita. Ako sa ukáže v RLQ analýzach, hlavné smery variability separátnej analýzy môžu byť rôznym spôsobom skombinované a zriedkavejšie vlastnosti samé o sebe nebudú určovať distribúciu druhov v priestore.

Tabuľka 7: Korelácia medzi reprodukčnými charakteristikami a prvými piatimi osami Hillsmith ordinačnej analýzy a variabilita zachytená týmito osami a celková variancia súboru dát reprodukčných stratégií

Separátna mnohorozmerná Hillsmith analýza **Q** tabuľky s viackategoriálnymi a jednokategoriálnymi kvalitatívnymi premennými a spojitými premennými charakterizujúcimi reprodukčné stratégie. Najvyššie kladné a záporné hodnoty skóre premenných sú označené tučne.

	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4	Osa 5
Eigenvalue	3.402	2.564	2.244	1.627	1.344
Per. vys. variability	17.0	12.8	11.2	8.1	6.7
SO	0.072	-0.227	-0.236	0.039	0.013
SC	0.268	0.033	-0.023	0.217	0.790
CO	-0.498	1.623	1.612	-0.453	-0.114
GR	2.118	0.173	0.180	0.235	0.151
NG	-0.130	-0.313	-0.759	-0.318	-1.355
OA	-0.539	-0.264	0.561	0.803	0.274
CA	-0.499	1.353	-0.665	-0.372	0.116
HO	-0.200	-0.206	-0.014	-1.266	0.518
MO	-0.017	-0.164	0.070	-0.055	0.007
PG	0.385	2.603	-1.473	0.861	0.263
PA	-0.114	-0.292	-0.226	2.540	1.584
PR	2.284	0.086	-0.044	0.154	0.403
SP	1.601	0.421	1.827	-0.362	-4.659
AL	-0.421	-0.022	-0.025	-0.020	0.015
Ter	-0.040	-0.243	-0.324	0.216	-0.076
Coo	-0.201	-0.174	0.058	-0.603	0.377
Host	-0.502	0.178	-0.734	-0.308	-0.013
S.dim	-0.115	0.965	-0.798	0.134	-0.038
Clutch	0.364	-0.047	-0.181	-0.475	0.346
EggL	0.362	-0.006	0.254	-0.071	-0.409

Celková inertia = 20



Obr. 11. Grafické zobrazenie Hillsmith analýzy pre reprodukčné charakteristiky. Prvý graf zobrazuje prvú a druhú hlavnú osu, druhý graf tretiu a štvrtú osu a tretí graf štvrtú a piatu osu. Sile korelačného vzťahu premenných s osami zodpovedá vzdialenosť prieniku kolmého priemetu z bodu na osu. Najväčšiu variabilitu v štruktúre dát zachytáva prvá hlavná os v smere ktorej ležia druhy prekociálne (PR), hniezdiace na zemi (GR) a v opačnom smere druhy altriciálne (AL), hniezdiace v otvorených (OA) či uzatvorených (CA) hniezdach a koloniálne druhy (CO). Druhá hlavná os oddeľuje od seba druhy polygynné (PG) a polyandrné (PA), druhy koloniálne (CO) a solitérne a druhy hniezdiace v blízkosti zeme (NG). Variabilita v smere tretej osy je určená druhmi semiprekociálnymi (SP) a koloniálnymi (CO), opačným smerom druhmi polygynnými (PG). Štvrtá osa vydeľuje predovšetkým druhy polyandrné (PA) a druhy hniezdiace v dutinách (HO). Piata osa poukazuje na variabilitu medzi druhmi semiprekociálnymi (SP), hniezdiacimi v blízkosti zeme (NG) a druhmi polyandrnými (PA).

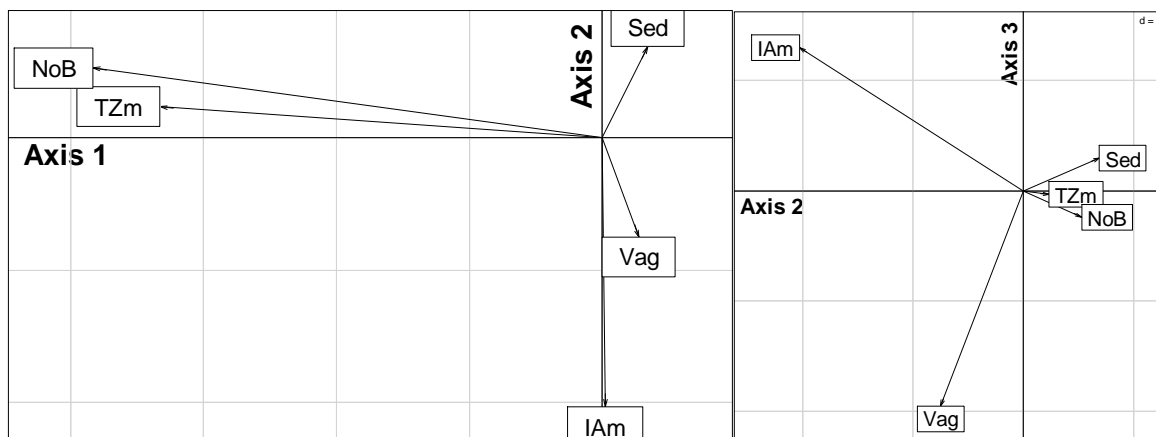
Fuzzy ordinačná analýza prevedená na migračných stratégiách svojimi prvými troma hlavnými osami zachytila až 97% celkovej variability v súbore dát (Tabuľka 8). S prvou hlavnou osou kladne korelovali premenné vypovedajúce o usadlosti (Sed) a vagrantných presunoch (Vag), negatívne s ňou korelovali premenné temperátnej migrácie (TZm) a nehniezdiacich druhov (NoB). Posledné dve spomenuté premenné na prvej ose dosahovali najvyšších absolútnych skóre. Vnútroafrický migranti (IAm) s prvou osou takmer nekorelovali (Obr. 12). Prvá osa teda separovala od ostatných druhov hlavne druhy migrujúce na dlhšie vzdialenosti, čo bývajú zároveň druhy nehniezdiace v južnej Afrike. Na druhej ose bola zachytená variabilita medzi druhmi migrujúcimi v rámci Afriky s druhmi vagrantnými a druhmi usadlými, ktoré ležali na opačnom konci variability. Odlišnosť medzi vagrantmi a vnútroafrickými migrantmi pre zmenu podchytila tretia hlavná os (Obr. 12). Keďže migračných premenných bolo päť a z toho dve zastupovali skupiny takmer zhodného druhového zloženia, skoro všetka variabilita súboru mohla byť podchytená len prvými troma hlavnými osami. Štruktúra migračných dát bola predovšetkým podmienená schopnosťou

migrácie a dĺžkou presunov. Najväčší rozsah variability zapríčiňovali teda druhy migrujúce na najdlhšie vzdialenosti (do palearktu), zbývajúcu variabilitu zase vysvetľovali druhy druhej úrovne v dĺžke presunov (migranti v rámci Afriky) a posledná časť variability zodpovedala rozdielu medzi nepravidelnými presunmi a migráciou. Variabilita medzi nehniezdiacimi migrantmi a ostatnými druhmi, už bez ohľadu na ich schopnosti presunov, bola najhlavnejší určovateľ štruktúry súboru dát a zodpovedalo mu 41.7% z celkovej variability. Odlišnosti medzi druhmi na základe ich migračných charakteristík podchytené druhov a treťou osou si boli takmer rovnocenné a teda rozdiely medzi druhmi usadlými a druhmi neusadlými ale ešte hniezdiacimi v južnej Afrike boli rovnako dôležité ako rozdiely medzi vagrantmi a migrantmi Afriky.

Tabuľka 8: Korelácia medzi migračnými charakteristikami a prvými tromi ordinačnými osami FCA a variabilita zachytená týmito osami a celková variancia súboru dát

Separátna fuzzy korešpondenčná analýza (FCA) Q tabuľky s premennými charakterizujúcimi pohyb a migráciu vtákov. Najvyššie kladné a záporné hodnoty skóre premenných sú označené tučne.

	Osa 1	Osa 2	Osa 3
Eigenvalue	0.915	0.650	0.564
Per. vysvetlenej variability	41.7	29.6	25.7
Sed	0.326	0.554	0.223
Vag	0.262	-0.604	-1.466
IAm	0.022	-1.636	0.972
TZm	-3.182	0.187	-0.026
NoB	-3.665	0.424	-0.180
Celková inertia = 2.196			



Obr. 12. Grafické zobrazenie fuzzy korešpondenčnej analýzy (FCA) pre migračné stratégie. Ľavý graf zobrazuje prvú a druhú hlavnú osu, pravý graf druhú a tretiu hlavnú osu. Štruktúru v migračných stratégiach určuje predovšetkým prvá hlavná osa oddeľujúca druhy hniezdiace v južnej Afrike od druhov nehniezdiacich (NoB) a migrantov mierneho pásma (TZm). Druhá osa zachycuje variabilitu, v smere ktorej rastie výskyt druhov usadlých (Sed) a v druhom smere výskyt vagrantov (Vag) a vnútroafrických migrantov (IAm). Variabilitu medzi vagrantmi a vnútroafrickými migrantmi postihuje zase tretia osa.

3.3 RLQ analýzy

3.3.1 Spojenie medzi morfológickými premennými a podmienkami prostredia

Prvé dve osy koinertnej RLQ analýzy vystihli 85.9% a 11.5% z celkovej variability (koinertie) dát v krížovej matici spájajúcej morfológické vlastnosti a environmentálne premenné (Tabuľka 9a)). Ďalšie osy zachycovali len nepatrnú časť zbytkovej variability, preto som brala v úvahu len prvé dve osy. Hodnoty eigenvalues boli získané singulárnym rozkladom matice $\mathbf{R}^T\mathbf{LQ}$ a predstavujú druhú mocninu kovariancií a nie varianciu skórov ako tomu bolo v separátnych analýzach. RLQ analýza poukázala na veľmi silný vzťah medzi vybranými podmienkami prostredia a morfológickými vlastnosťami druhov. Monte Carlo test po 1000 náhodných permutáciách riadkov \mathbf{R} a \mathbf{Q} tabuľky nevyhodnotil ani jednu hodnotu celkovej koinertie (suma eigenvalues), ktorá by bola rovnaká alebo vyššia ako pozorovaná hodnota ($P < 0.001$). Keďže RLQ analýza predstavovala čiastočnú ordináciu jednotlivých súborov environmentálnych a druhových dát a dát druhových charakteristík, zrovnala som proporciu vysvetlenej variability prislúchajúcej k jednotlivým tabuľkám s tou, ktorá bola vysvetlená separátnymi analýzami. Prvé dve osy RLQ analýzy zahŕňali 95.3% a 89.5% z potenciálnej variability vysvetlenej prvou a prvými dvoma hlavnými osami zo separátnej PCA analýzy environmentálnych premenných ($8.395 / (0.489 \times 18)$; $(8.395 + 2.586) / (0.489 \times 18 + 0.192 \times 18)$). Podobne zahŕňali 46.9% a 65.7% z variability, ktorá bola obsiahnutá prvou a prvými dvoma hlavnými osami z PCA analýzy morfológických premenných ($0.749 / (0.319 \times 5)$; $(0.749 + 1.037) / (0.319 \times 5 + 0.224 \times 5)$). Súbor nových skórov mal pozdĺž prvej RLQ osy koreláciu 0.100, čo predstavovalo 16.8% z maximálnej možnej korelácie medzi lokalitami a druhmi určenou ako druhá odmocnina prvej hodnoty eigenvalue separátnej CA analýzy ($\sqrt{0.353} = 0.594$). Na druhej ose bola táto korelácia už takmer polovičná (0.056). Kovariancia medzi novými skórami lokalít (z environmentálneho priestoru) a novými skórami druhov (z priestoru druhových vlastností), optimalizovaná prvou RLQ osou bola 0.251. Túto hodnotu bolo možné získať podľa vzorca (1): $\sqrt{8.395} \times \sqrt{0.749} \times 0.100 = 0.251$. Naproti tomu, hodnota kovariancie pre druhú RLQ osu bola už veľmi malá (0.092). Takmer celú koinertiu krížovej matice bola schopná podchytiť prvá RLQ osa. Hodnoty vzájomných kovariancií medzi premennými prostredia a morfológickými vlastnosťami druhov som získala singulárnym rozkladom tripletu matíc $\mathbf{R}^T\mathbf{D}_l\mathbf{L}\mathbf{D}_j\mathbf{Q}$, \mathbf{I}_{d_l} , \mathbf{I}_{d_j} .

kde $= \mathbf{R}^T \mathbf{D}_j \mathbf{L} \mathbf{D}_j \mathbf{Q}$ je kovariančná matica zobrazená v Tabuľke 10. Signifikanciu jednotlivých vzťahov medzi premennými prostredia a vlastnosťami druhov som zhodnotila permutačným testom fourth-corner analýzy založeným na modele 2 (permutácia riadkov \mathbf{L} tabuľky) a modele 4 (permutácia stĺpcov \mathbf{L} tabuľky), ktorého výsledky sú zainkorporované v kovariančnej matici (Tabuľka 10).

V RLQ analýze po odfiltrovaní taxonomickej príslušnosti, prvá osa dokázala zachytiť 92.2% z celkovej variácie, čo bolo len o 6.3% viac než v predchádzajúcom prípade (Tabuľka 9b)). Druhá osa zachytila už len 5.9% z celkovej variability. V oboch prípadoch prvé dve osy postihli takmer rovnaké množstvo inertié dát krížovej matice, rovnajúce sa takmer celkovej variabilite. Monte Carlo test poukázal na veľmi silný vzťah medzi environmentálnymi podmienkami prostredia a morfológickými vlastnosťami ($P < 0.001$). Proporcía variability vysvetlená prvými dvoma RLQ osami oproti variabilite zahrnutej prvou a prvou a druhou hlavnou osou zo separátnej PCA analýzy environmentálnych premenných predstavovala 93.3% a 92.4% ($8.216 / (0.489 \times 18)$; $(8.216 + 3.120) / (0.489 \times 18 + 0.192 \times 18)$). Z variability, ktorá bola vysvetlená prvou a prvými dvoma hlavnými osami zo separátnej PCA analýzy morfológických premenných bez taxonomickej príslušnosti, zahŕňali prvé dve RLQ osy 47.8% a 68.4% ($0.783 / (0.328 \times 5)$; $(0.783 + 1.246) / (0.328 \times 5 + 0.265 \times 5)$). Korelácia nových skórov pozdĺž prvej RLQ osy bola 0.098, čo predstavovalo 16.4% z maximálnej možnej korelácie medzi lokalitami a druhmi určenou separátnou CA analýzou ($0.098 / \sqrt{0.356 \times 100}$). Kovariancia medzi novými skórami lokalít a novými skórami druhov bola 0.249 ($\sqrt{8.216 \times 0.783 \times 0.098}$). Takmer celá koinertia krížovej matice bola podchytená prvou RLQ osou, keďže korelácia aj kovariancia na druhej RLQ ose bola už veľmi malá. Hodnoty vzájomných kovariancií medzi premennými prostredia a morfológickými vlastnosťami taxonomicky invariantných sú zobrazené v Tabuľke 11. Je zjavné, že charakter týchto výsledkov pre analýzu s taxonomickou závislosťou a bez nej je veľmi podobný a minimálne rozdiely vo varianciách môžu spadať na vrub rozdielnych súborov druhov, s ktorými som pracovala (v analýzach s taxonomickou invariáciou som nezaradila rády s menej ako piatimi zástupcami). Odlišnosti medzi súbormi dát sa prejavili až pri zrovnaní ordinácií konkrétnych premenných na RLQ osách (Obr. 14, Obr. 15).

Tabuľka 9: Výsledky RLQ analýzy morfológických vlastností a environmentálnych premenných

Štatistika	RLQ osa 1	RLQ osa 2
a) všetky druhy:		
Eigenvalue	0.0631	0.0085
Celková variancia	85.9%	11.5%
Kovariancia	0.251	0.092
Korelácia	0.100	0.056
Inertia		
Env. premenné	8.395	2.586
Vlastnosti	0.749	1.037
b) bez taxonomickej závislosti:		
Eigenvalue	0.0622	0.0040
Celková variancia	92.2%	5.9%
Kovariancia	0.249	0.063
Korelácia	0.098	0.032
Inertia		
Env. premenné	8.216	3.120
Vlastnosti	0.783	1.246

Tabuľka 10: Kovariančná matica morfológických vlastností a environmentálnych premenných

Signifikantný vzťah medzi premennými je zvýraznený, pozitívna korelácia je označená tučne, negatívna normálne.

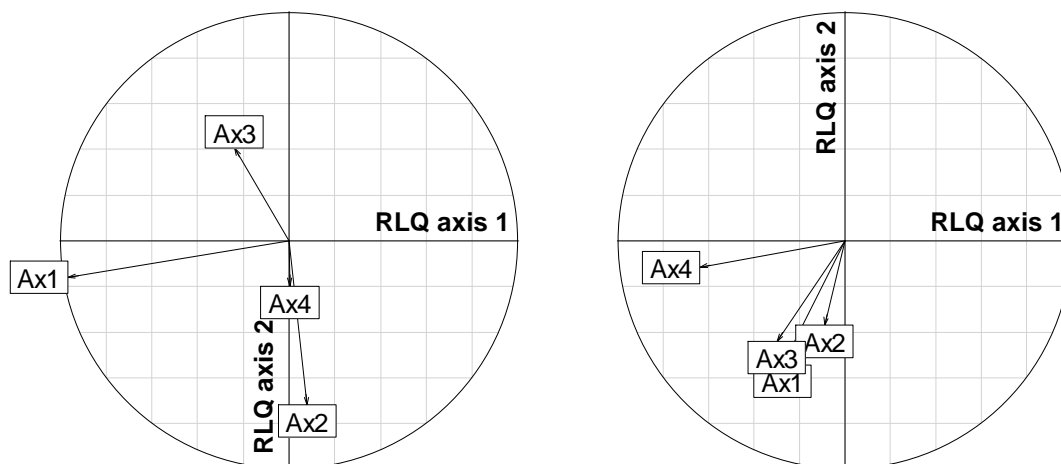
	Mass	Wing	Tail	Bill	Tarsus
MAXMO	-0.028	0.001	0.027	0.008	-0.007
MINMO	-0.008	-0.015	0.042	0.046	-0.042
Temp_seas	-0.017	0.018	-0.022	-0.045	0.042
Rain1	0.024	-0.016	-0.007	0.052	-0.037
Rain7	0.016	-0.002	0.013	-0.002	-0.001
Rain_seas	0.009	-0.018	-0.009	0.039	-0.029
PPT	0.030	-0.022	-0.011	0.055	-0.039
PET	-0.036	0.015	0.000	-0.036	0.031
Humidity	0.019	-0.022	0.016	0.058	-0.045
Soil_water	0.023	-0.001	0.003	0.007	-0.011
Elev_MEAN	0.007	0.006	-0.035	-0.024	0.022
Elev_Range	0.000	-0.011	0.036	0.003	-0.024
NPP	0.025	-0.024	-0.010	0.061	-0.042
NDVI1	0.029	-0.022	-0.004	0.056	-0.043
NDVI7	0.020	-0.019	0.012	0.040	-0.035
LAI	0.028	-0.023	-0.005	0.061	-0.044
Veg_hgt	0.027	-0.019	-0.018	0.047	-0.032
Veg_hgtF	0.024	-0.019	-0.003	0.035	-0.027

Tabuľka 11: Kovariančná matica environmentálnych premenných a morfológických vlastností nezávislých na taxonómii

Signifikantný vzťah medzi premennými je zvýraznený, pozitívna korelácia je označená tučne, negatívna normálne.

	Mass	Wing	Tail	Bill	Tarsus
MAXMO	-0.014	-0.003	0.000	-0.012	0.010
MINMO	-0.015	-0.041	0.002	0.046	-0.024
Temp_seas	0.004	0.045	-0.003	-0.064	0.037
Rain1	-0.009	-0.022	-0.015	0.025	-0.030
Rain7	0.010	-0.014	0.020	0.034	-0.011
Rain_seas	-0.008	-0.021	-0.020	0.021	-0.020
PPT	-0.010	-0.032	-0.013	0.047	-0.036
PET	-0.007	0.031	-0.001	-0.052	0.034
Humidity	-0.009	-0.043	-0.001	0.063	-0.037
Soil_water	0.017	-0.008	0.005	0.019	-0.012
Elev_MEAN	0.010	0.026	-0.011	-0.034	0.013
Elev_Range	0.014	-0.027	0.022	0.035	-0.023
NPP	-0.016	-0.032	-0.018	0.040	-0.035
NDVI1	-0.010	-0.035	-0.014	0.050	-0.036
NDVI7	-0.009	-0.038	0.003	0.054	-0.032
LAI	-0.013	-0.033	-0.015	0.042	-0.036
Veg_hgt	-0.011	-0.020	-0.014	0.027	-0.029
Veg_hgtF	-0.004	-0.030	-0.004	0.043	-0.029

Hlavné osy získané zo separátnych analýz PCA environmentálnych premenných a morfológických vlastností druhov boli projektované na ordinačné osy získané z RLQ analýzy (koinertné osy) (Obr. 13). Prvé dve RLQ osy zachycovali štruktúru v súbore podmienok prostredia podobne ako prvé dve osy zo separátnej analýzy. Naproti tomu, RLQ osy nepodávali tú istú informáciu, akú niesli hlavné osy zo separátnej gradientovej analýzy morfológických vlastností, ale zobrazovali ich vzájomnú kombináciu a asociáciu s nimi. Z tohto dôvodu sa líšila aj samotná ordinácia premenných v separátnych analýzach a v RLQ analýze. Napríklad premenná hmotnosť (Mass) takmer nekorelovala s prvými dvoma hlavnými osami v separátnej PCA analýze (Tabuľka 5a)), ale mala vysokú koreláciu s druhou RLQ osou (-0.469) (Tabuľka 13, Obr. 14). Prvá RLQ osa totižto zachycovala variabilitu, ktorú niesla 4. hlavná osa zo separátnej analýzy a druhá RLQ osa zachycovala variabilitu prvých troch hlavných os separátnej analýzy.



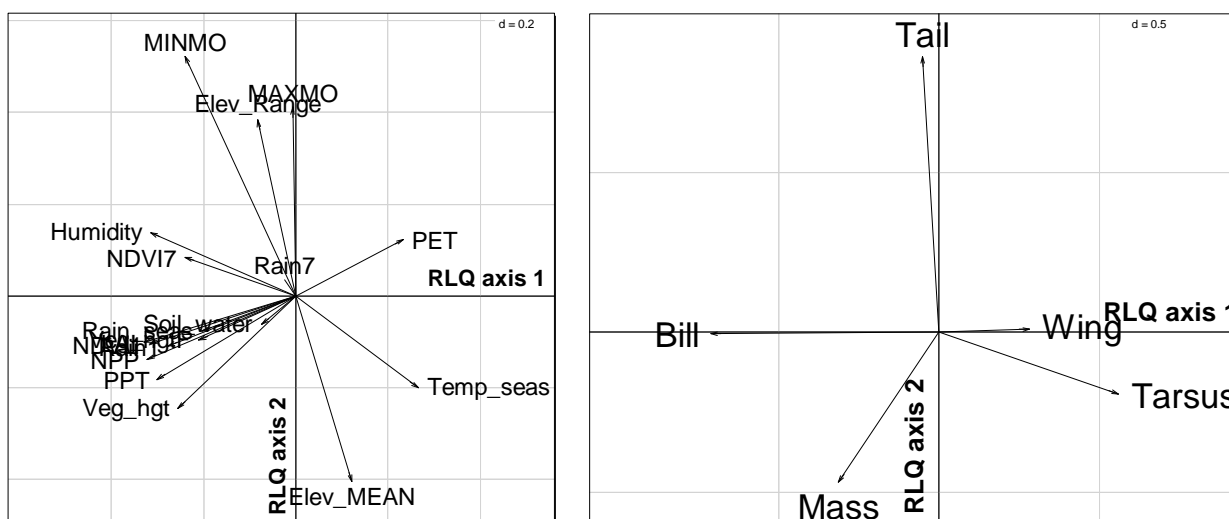
Obr. 13. Projekcia prvých štyroch os zo separátnych analýz na prvé dve RLQ osy. Graf na ľavej strane zobrazuje spojenie PCA os variability v environmentálnych dátach a RLQ os. Graf na pravej strane zachycuje vzťah medzi PCA osami morfológických vlastností a RLQ osami. Čísla v označení zodpovedajú číslam daných PCA os.

Environmentálne premenné boli usporiadané pozdĺž prvých dvoch RLQ os v súlade s ich váhami v lineárnej kombinácii s novými skórami lokalít (\mathbf{x}_i) (Tabuľka 12a). Ich relatívna pozícia voči osám v RLQ analýze a osám v PCA analýze bola podobná (zrkadlová pozícia voči osám je vec arbitrárna). S výnimkou premennej charakterizujúcej priemerné zrážky v júli (Rain 7), ktorá s prvými RLQ osami korelovala veľmi slabo, ale v PCA analýze dosiahla na druhej hlavnej ose najvyššej zápornej hodnoty (Tabuľka 12a) a Tabuľka 4). Premenné primárna produktivita (NPP) a index listovej plochy (LAI) dosahovali najvyšších skóre na prvej RLQ ose v jednom smere, v opačnom smere ležali premenné teplotná sezonalita (Temp_seas) a potenciálna evapotranspirácia (PET) (Obr. 14). Druhá RLQ osa bola asociovaná hlavne s priemernou teplotou najchladnejšieho mesiaca (MINMO), čiže s oblasťami, kde sú relatívne vysoké minimálne teploty, a s premennou nadmorskej výšky (Elev_MEAN), ktorá ležala v opačnom smere (Tabuľka 12a) a Obr. 14). Je zjavné, že obe osy postihovali geografické trendy, prvá RLQ osa zachycovala západovýchodný trend v podmienkach prostredia, od suchých oblastí s veľkými teplotnými výkyvmi až po oblasti s dostatkom vody a bohatou vegetáciou. Druhá RLQ osa zachycovala altitudinálny trend, vydeľovala oblasti nížin s vysokými teplotami od oblastí vyšších nadmorských hladín s teplotnými minimami. Pozícia hlavnej PCA osy v environmentálnom priestore sa len málo líšila od pozície vektoru \mathbf{b}_1 , vychýleného na úkor korelácie so skórami vlastností. To

znamená, že RLQ osy dokázali postihnúť taký smer variability v environmentálnych podmienkach, ktorý sa len veľmi málo líšil od smeru ich najväčšej variability.

Morfologické vlastnosti korelované s novými skórami druhov (y_i) boli usporiadané pozdĺž prvých dvoch RLQ os (Tabuľka 13a)). Najvyšších skóre na prvej ose dosiahla premenná veľkosť zobáku (Bill) a v opačnom smere ležala premenná veľkosť tarzu (Tarsus). S druhou RLQ osou najsilnejšie korelovala premenná veľkosť chvosta (Tail) a proti nej ležala hmotnosť (Mass) (Obr. 14). Vzájomné porovnanie umiestnenia environmentálnych a morfologických parametrov vzhľadom k RLQ osám, poukazovalo na ich vzájomnú koreláciu (Obr. 14), tak ako aj samotné kovariančné hodnoty v Tabuľke 10. Čo sa týka hmotnosti, zjavne väčšie druhy sa nachádzajú v trávnatých oblastiach, v severovýchodnej časti savany a čiastočne vo fynbose (Príloha: M1a). Je zjavné, že sa na tomto nerovnomernom jave bude podieľať kombinácia viacerých environmentálnych premenných s nerovnakým gradientom. Hmotnosť výraznejšie pozitívne koreluje len s rozložením pôdnej vlhkosti (Soil_water) a negatívne s priemernou teplotou najteplejšieho mesiaca (MAXMO) a evapotranspiráciou. Najvyššie teploty sú v oblasti Kalahari a Karoo, kde síce prebývajú menšie druhy, ale vysokých teplôt je dosiahnuté aj v pobrežnej časti severovýchodnej savany, kde sa už zase nachádzajú druhy väčšie. Priemerne najvyššie teploty teda nebudú dominantný určovateľ rozloženia telesnej hmotnosti, v kontraste s inými štúdiami, kde teplota bola dôležitým prediktorom (napr. Blackburn & Gaston 1996, Blackburn & Hawkins 2004). Silnejší vzťah hmotnosti s teplotou v juhoafrickej oblasti sa nevytvoril pravdepodobne z dôvodu celkovo vyššej teploty v tejto krajine a jej kratšieho gradientu, v zrovnaní s Amerikou alebo celosvetovo, kde boli uskutočnené predchádzajúce štúdie. Veľkosť tela dobre koreluje s distribúciou pôdnej vlhkosti, tá ale pravdepodobne nebude priamym ekologickým faktorom vplývajúcim na hmotnosť. Treba na ňu hľadiť skrz charakter vegetácie, ktorý podmieňuje (viz Diskusia). Veľkosť krídla nevykazovala výraznejší trend, len miernu koreláciu so suchými neproduktívnymi oblasťami (Príloha: M2a), avšak tento vzťah sa neukázal ako signifikantný. Distribúcia veľkosti chvostu vykazuje nerovnomerný a nekontinuálny trend, druhy s relatívne väčším chvostom sa nachádzajú v oblastiach savany a s kratším predovšetkým v trávnatých oblastiach (Príloha: M3a). Prirodzene, aj opačný vplyv nadmorskej výšky a výškového prevýšenia (Elev_Range) a pozitívny vplyv teploty (MAXMO, MINMO) napovedá o habitatovom vymedzení druhov s dlhším chvostom. Je však otáznе ako sa vzťah s premennými prostredia zmení po odfiltrovaní taxonómie. Dĺžka zobáku vykazovala značný longitudinálny trend s postupným zväčšovaním jej relatívnej veľkosti smerom k produktívnejším oblastiam (Príloha: M4a). Tomu zodpovedal aj súbor

environmentálnych premenných ovplyvňujúcich variabilitu tohto morfológického parametru. Produktivita, premenné vegetačného pokryvu (NDVI1, NDVI7, LAI, Veg_hgt, Veg_hgtF) a dostupnosti vody (Humidity, PPT), januárové zrážky (Rain1) a vyššie hodnoty minimálnych teplôt podmieňovali u druhov relatívne dlhší zobák. Druhy žijúce v oblastiach s vysokou teplotnou sezonalitou a výparom vody mali pre zmenu relatívne kratší zobák. Gradient premenných prostredia indukuje širokú škálu možností potravej ponuky, na ktorú sa druhy svojim zobákom efektívne prispôbili. Zatiaľ čo obe, relatívne dlhší chvost aj dlhší zobák, nie sú spojené s oblasťami s väčšími teplotnými výkyvmi, pre dĺžku chvosta bude rozhodujúcejšia teplota a charakter okolitej krajiny, pre dĺžku zobáku predovšetkým dostupnosť vodných zdrojov. Posledným zaznamenaným morfológickým parametrom bol tarzus. Ten tiež vykazoval zjavný longitudinálny trend v rozložení jeho veľkosti (Príloha: M5a). Relatívne dlhší tarzus mali druhy žijúce v suchých oblastiach Nama Karoo, sukulentného Karoo a čiastočne v Kalahari. Produktivita a vysoká miera vegetácie (NDVI1, NDVI7, LAI) a vlhkosť (Humidity) budú negatívne pôsobiť na dĺžku tarzu. Premenné s pozitívnym vplyvom sa ukázali ako teplotná sezonalita a nadmorská výška, keďže obe sú charakteristické pre celú oblasť Karoo. Zo separátnej nepriamej lineárnej analýzy bolo zjavné, že veľkosť tarzu a zobáku vzájomne pozitívne korelovali a teda určitá časť druhov, ktoré majú relatívne dlhý zobák majú aj relatívne dlhší tarzus (Obr. 8). Pozdĺž prvej RLQ osi boli však tieto dve premenné orientované opačným smerom. Rozdielna pozícia voči RLQ osám nevyklucuje vzájomnú koreláciu medzi dĺžkou tarzu a zobáku, ale poukazuje predovšetkým na vzťah týchto premenných k rozdielnym podmienkam prostredia. Pre distribúciu jednotlivých telesných rozmerov v environmentálnom priestore bude totižto dôležitejšia variabilita, ktorej smer určuje až štvrtá hlavná osa zo separátnej analýzy (Obr. 13), a teda tá, ktorá práve tieto dva parametre stavala proti sebe (Obr. 8). Druhy, pre ktoré je charakteristický dlhší zobák, sa vyskytujú v oblastiach s vyššou produktivitou a zrážkami a aj keď je určitá časť druhov, ktoré majú zároveň veľký zobák aj tarzus, druhy charakteristické relatívne dlhším tarzom sa nachádzajú práve v oblastiach opačného charakteru. Podobne sa ukázal vzťah medzi dĺžkou chvosta a hmotnosťou. V separátnej PCA analýze sa nemohol tento trend z pochopiteľných dôvodov preukázať (dĺžka chvosta ako reziduál zo závislosti na hmotnosti), ale v RLQ analýze sa vzťah medzi nimi objavil zo závislosti týchto parametrov na podmienkach prostredia. Ordináciu týchto vlastností si nemôžeme vysvetľovať tak, že väčšie druhy budú mať relatívne kratší chvost, ale že oblasti, kde je prevaha druhov s relatívne kratším chvostom, budú zároveň oblasti, kde budú prevažovať druhy väčších rozmerov (Obr. 14).



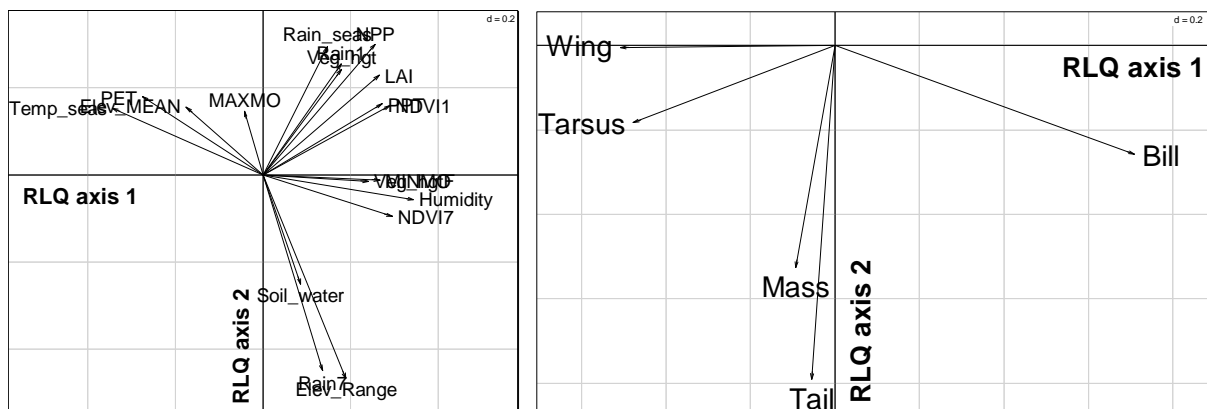
Obr. 14. Projekcia skórov environmentálnych premenných (ľavý graf) a morfológických premenných (pravý graf) na prvé dve RLQ osy. Pozícia koncových bodov šípiek premenných naznačuje ich koreláciu s RLQ osami a podobná relatívna pozícia premenných voči RLQ osám v oboch grafoch určuje vzájomnú asociáciu environmentálnych a morfológických premenných.

Environmentálne premenné z analýzy s odfiltrovanou taxonomickou príslušnosťou vykazovali pozdĺž RLQ os podobné základné usporiadanie ako v predchádzajúcej analýze (Tabuľka 12b), Obr. 15). Prvá RLQ osa oddeľovala od seba premenné asociované s vlhkosťou a bohatým vegetačným pokrytom od premenných súvisiacich so suchým a nepriaznivým prostredím. Najvyšších skóre na prvej ose dosahovali premenné vzdušná vlhkosť (Humidity) a vegetačný index v januári aj v júli (NDVI1, NDVI7), v opačnom smere ležali premenné teplotná sezonalita (Temp_seas) a výpar vody (PET) (Obr. 15). Druhá RLQ osa bola v tejto analýze spojená s inými environmentálnymi premennými a nezachycovala výškový trend. Kladne s ňou korelovali premenné primárna produktivita (NPP) a zrážková sezonalita (Rain_seas) a záporne s ňou korelovali premenné výškové prevýšenie (Elev_Range) a zrážky v júli (Rain7). I keď bola druhá RLQ osa schopná podchytiť 90.3% z variability, ktorú vysvetľovala druhá hlavná osa z PCA analýzy environmentálnych premenných, pozícia premenných sa voči týmto osám líšila. Oproti predchádzajúcej analýze, niektoré premenné súvisiace s produktivitou a dostatkom vody korelovali s oboma osami rovnako dobre. Minimálna teplota (MINMO) bola asociovaná s vlhkosťou (Humidity) a vegetáciou (Veg_hgtF, NDVI7) a už nie s výškovým prevýšením (Elev_Range) a maximálnou teplotou (MAXMO), dokonca v tomto prípade na druhej RLQ ose dosahovala minimálnej absolútnej

hodnoty skóre. Hladina nadmorskej výšky (Elev_MEAN), predtým s najnižším skóre na druhej RLQ ose, bola teraz spojená s teplotnou sezonalitou (Temp_seas) a výparom (PET), tie zase v predchádzajúcom prípade zaujímali voči druhej RLQ ose opačnú pozíciu. Toto rozdielne umiestnenie v ordinačnom diagrame a rozdielne vzájomné spojenie niektorých premenných súviselo s odlišnou koreláciou morfológických parametrov s environmentálnymi podmienkami.

Morfologické parametre po odfiltrovaní taxonomickej závislosti neboli úplne zhodne asociované s podmienkami prostredia ako v predchádzajúcej analýze (Tabuľka 13b), Obr. 15). Najvyšších skóre na prvej RLQ ose dosiahla premenná dĺžka zobáku (Bill), v druhom smere ležala premenná dĺžka tarzu (Tarsus) a dĺžka krídla (Wing) (Tabuľka 13b)). S druhou RLQ osou najlepšie korelovala dĺžka chvostu (Tail), v rovnakom smere bola s druhou osou spojená aj hmotnosť tela (Mass), čo nemuselo znamenať ich vzájomnú koreláciu. Po odfiltrovaní efektu taxonómie sa trend v distribúcií telesnej veľkosti zmierni a výskytom veľkých druhov sa posunie trochu južnejšie, je viditeľná len oblasť mierne vyšších hodnôt v južnej polovici trávnatých oblastí (Príloha: M1b). I vplyv jednotlivých environmentálnych premenných je slabý, hmotnosť ostala vo vzťahu len s pôdnou vlhkosťou a teda s určitým charakterom vegetácie. Dĺžka krídla dosiahla vyšších absolútnych skóre na prvej RLQ ose na rozdiel od predchádzajúcej analýzy a zároveň vyšších hodnôt kovariancií s premennými prostredia a jej korelácia s určitými premennými prostredia je už signifikantná. Protichodné pôsobenie teplotnej sezonality a nadmorskej výšky proti sklonu terénu a vyššej priemernej teploty najchladnejšieho mesiaca na dĺžku krídla dobre korešponduje s výskytom jeho väčších hodnôt v oblasti celej náhornej plošiny, zahrňujúc trávnaté pláne a Karoo (Príloha: M2b). Kratšie krídla v rámci rádov budú podmieňovať faktory pôsobiace po okrajoch juhoafrickej oblasti ako je vlhkosť, júlový vegetačný index a vegetácia málo zasiahnutá prípadnými požiarmi (Veg_hgtF). U druhov jednotlivých rádov obývajúcich oblasti s teplotnými výkyvmi a nízkou vegetáciou trávín a polopúští bude potrebná schopnosť letu na dlhšie vzdialenosti. Naopak, druhy obývajúce oblasti s výskytom krovín a stromov a vôbec hustejšieho vegetačného pokryvu a s dobrou dostupnosťou vodných zdrojov majú relatívne kratšie krídla. U dĺžky chvostu v tomto prípade nezavázila ani jedna environmentálna premenná, napriek tomu, že na druhej RLQ ose dosahovala najvyšších absolútnych skóre. V rámci jednotlivých rádov sa teda jav nerovnomerného geografického rozloženia relatívnej dĺžky chvostu úplne stráca (Príloha: M3b). Pravdepodobnou príčinou priestorového trendu bol teda výskyt určitej skupiny druhov výhradne v savanách a zároveň disponujúcimi relatívne dlhším chvostom, príkladom čoho môžu byť zástupcovia turakov (Musophagiformes) a kukučiek

(Cuculiformes). Po odfiltrovaní taxonomickej závislosti v RLQ ordinácií dĺžka chvostu a hmotnosť už nie sú projektované protistojne, ale mohlo sa poukazovať na podobnosť oblastí, kde prevažuje výskyt druhov s relatívne dlhším chvostom a zároveň väčších druhov v rámci jednotlivých rádov (Obr. 15). V oboch prípadoch dĺžka chvostu a hmotnosť boli vlastnosti, ktoré separovali druhy pozdĺž druhej RLQ osy omnoho výraznejšie než pozdĺž prvej, v porovnaní s ostatnými morfológickými vlastnosťami. Avšak variabilita zachytená druhou RLQ osou je už pomerne veľmi malá a ani silná korelácia dĺžky chvostu s touto osou nezaručila jej významnú spojitosť s ani jednou premennou prostredia. Geografický trend v dĺžke zobáku ostal pomerne nezmenený aj po odfiltrovaní taxonomickej závislosti (Príloha: M4b). Jedinou zmenou bol nárast dĺžky zobáku aj vo vlhkých oblastiach lemujúcich juh južnej Afriky, fynbos a sukulentné Karoo. Naopak, dlhší zobák mizne z vnútrozemia, z najsevernejšej časti trávnatých oblastí. To sa prejavilo aj v zmenách environmentálnych premenných ovplyvňujúcich dĺžku zobáku. Vplyv mali tentokrát júlové zrážky (Rain7) na rozdiel od zrážok v januári (Rain1) a preukázal sa aj vplyv výškového prevýšenia a viac zavážila miera vegetácie v júli (Tabuľka 11), keďže tieto premenné vymedzovali okrajovú časť juhoafrickej oblasti. Zdá sa, že druhy budú mať dlhší zobák vo vlhkých, na vegetáciu bohatých oblastiach. V rámci jednotlivých rádov bude mať výraznejší vplyv na dĺžku zobáku a krídla vegetačný pokryv v júli než ostatné premenné asociované s produktivitou. Relatívna dĺžka tarzu bola veľmi podobne asociovaná s rovnakými podmienkami prostredia i v prípade nezávislosti na taxonómii (Tabuľka 11). Negatívne vplývala na dĺžku tarzu premenná vegetačného indexu v júli a vlhkosť, kladná korelácia sa prejavila s oblasťami s vysokou teplotnou sezonalitou. Ani v rámci jednotlivých rádov sa teda geografický trend dĺžky tarzu nezmenil (Príloha: M5b). Pri zrovnaní hodnôt kovariancií medzi morfológickými vlastnosťami a environmentálnymi premennými v Tabuľke 10. a v Tabuľke 11. je zjavné, že u všetkých druhov (taxonomicky závislých) aj v rámci jednotlivých rádov bola dĺžka zobáku a dĺžka tarzu silne asociovaná s podmienkami prostredia, čo sa prejavilo aj vo výraznej separácii týchto vlastností pozdĺž prvej RLQ osy (Obr. 14 a 15). Smer najväčšej variability určený dĺžkou zobáku a tarzu v separátnej PCA analýze morfológických vlastností zachycovala štvrtá hlavná osa a pochopiteľne práve táto osa bola najtesnejšie projektovaná pozdĺž prvej RLQ osy (Obr. 13). Rozdiel bol v premennej dĺžke krídla, ktorá sa ukázala dôležitejšia len v rámci jednotlivých rádov. Naopak, hmotnosť a obzvlášť dĺžka chvostu v rámci rádov nevykazovala výraznejšiu koreláciu s premennými prostredia ako u druhov bez odfiltrovaní taxonomickej príslušnosti.



Obr. 15. Projekcia skórov environmentálnych premenných (ľavý graf) a morfológických premenných (pravý graf) na prvé dve RLQ osy z analýzy s odfiltrovanou taxonomickou príslušnosťou. Pozícia koncových bodov šípiek premenných naznačuje ich koreláciu s RLQ osami a podobná relatívna pozícia premenných voči RLQ osám v oboch grafoch určuje vzájomnú asociáciu environmentálnych a morfológických premenných.

Tabuľka 12: Skóry environmentálnych premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

a) analýza so všetkými druhmi			b) analýza s odfiltrovanou taxonómiou		
Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2	Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
MAXMO	-0.007	0.411	MAXMO	-0.043	0.147
MINMO	-0.240	0.523	MINMO	0.266	-0.011
Temp_seas	0.266	-0.200	Temp_seas	-0.343	0.153
Rain1	-0.278	-0.109	Rain1	0.178	0.254
Rain7	-0.024	0.036	Rain7	0.135	-0.448
Rain_seas	-0.204	-0.077	Rain_seas	0.147	0.294
PPT	-0.302	-0.182	PPT	0.272	0.164
PET	0.234	0.123	PET	-0.275	0.180
Humidity	-0.315	0.138	Humidity	0.343	-0.057
Soil_water	-0.074	-0.062	Soil_water	0.086	-0.250
Elev_MEAN	0.122	-0.405	Elev_MEAN	-0.175	0.156
Elev_Range	-0.083	0.384	Elev_Range	0.189	-0.466
NPP	-0.323	-0.137	NPP	0.255	0.300
NDVII	-0.315	-0.104	NDVII	0.290	0.159
NDVI7	-0.240	0.085	NDVI7	0.295	-0.095
LAI	-0.329	-0.101	LAI	0.265	0.229
Veg_hgt	-0.256	-0.245	Veg_hgt	0.179	0.243
Veg_hgtF	-0.210	-0.097	Veg_hgtF	0.240	-0.015

Tabuľka 13: Skóry morfológických vlastností na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

a) analýza so všetkými druhmi			b) analýza s taxonomickou invariáciou		
Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2	Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
Mass	-0.314	-0.469	Mass	-0.094	-0.525
Wing	0.282	0.010	Wing	-0.508	-0.005
Tail	-0.052	0.862	Tail	-0.056	-0.790
Bill	-0.712	-0.004	Bill	0.709	-0.257
Tarsus	0.559	-0.193	Tarsus	-0.477	-0.182

3.3.2 Spojenie medzi potravnými premennými a podmienkami prostredia

Prvé dve osy trojtabuľkovej RLQ ordinačnej analýzy podchytili 93.4% a 3.5% z celkovej variancie (koinertie) krížovej matice spájajúcej environmentálne faktory s potravnými charakteristikami (Tabuľka 14). Žiadna z 1000 permutácií riadkov **R** a **Q** tabuľky nedávala výsledky s hodnotou rovnakou alebo vyššou než bola dosiahnutá pozorovaná hodnota celkovej koinertie ($P < 0.001$), čo vypovedalo o silnej štatistickej signifikancii vzťahu medzi kategoriálnymi premennými potravného chovania a podmienkami prostredia. Tak ako v predchádzajúcej RLQ analýze, aj tu bola zrovnaná proporcia variability vysvetlená RLQ analýzou s vysvetlenou variabilitou vyplývajúcou zo separátnej analýzy jednotlivých matíc. V tomto prípade prvé dve RLQ osy zachytili 97.1% a 91.5% z potenciálnej variability vysvetlenej prvou a prvými dvoma hlavnými osami zo separátnej FCA analýzy environmentálnych premenných ($8.529 / (0.488 \times 18)$; $(8.529 + 2.694) / (0.488 \times 18 + 0.193 \times 18)$). Obdobne, z variability obsiahnutej prvou a prvými dvoma hlavnými osami FCA analýzy potravných charakteristík, RLQ osy zahŕňali 85.5% a 80.0% ($0.657 / 0.768$; $(0.657 + 0.514) / (0.768 + 0.695)$; Tabuľka 6, Tabuľka 14). Nové dva súbory skórov lokalít a druhov mali pozdĺž prvej RLQ osy koreláciu 0.096, ktorá v zrovnaní s optimálnou teoretickou hodnotou 0.587, ktorú som získala ako druhú odmocninu prvej hodnoty eigenvalue zo separátnej CA analýzy tabuľky druhovej skladby ($\sqrt{0.345} = 0.587$), predstavovala 16.4%. Korelácia pozdĺž druhej RLQ osy už bola omnoho menšia (0.037). Kovariancia medzi novým súborom skórov pre lokality (vypočítaných z priestoru ich environmentálnych charakteristík) a novým súborom skórov pre druhy (vypočítaných z priestoru ich kvalitatívnych vlastností o potravných preferenciách) bola 0.228 ($\sqrt{8.529} \times \sqrt{0.657} \times 0.096 = 0.228$). Druhá osa opäť zachytila minimum kovariancie v zrovnaní s prvou osou (0.044). Preto i proporcia z celkovej koinertie krížovej matice zachytená druhou RLQ osou bola zanedbateľná. Tabuľka 15 predstavuje kovariančnú maticu, zobrazujúcu hodnoty vzájomných kovariancií medzi environmentálnymi premennými a potravnými charakteristikami, ktorých vzájomný vzťah bol otestovaný dvojstupňovou permutačnou metódou fourth-corner analýzy.

Tabuľka 14: Výsledky RLQ analýzy potravných stratégií a environmentálnych premenných

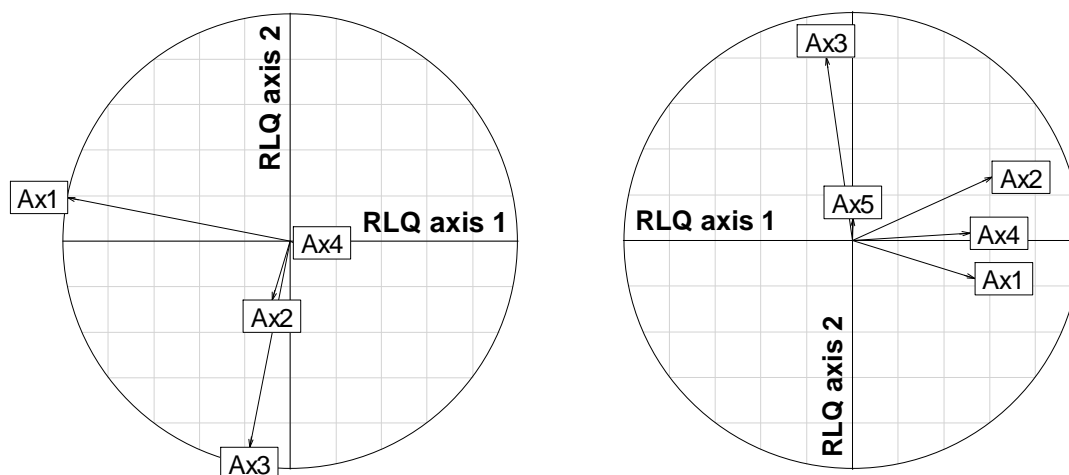
Štatistika	RLQ osa 1	RLQ osa 2
Eigenvalue	0.0519	0.0019
Celková variancia	93.4%	3.5%
Kovariancia	0.228	0.044
Korelácia	0.096	0.037
Inertia		
Env. premenné	8.529	2.694
Vlastnosti	0.657	0.514

Tabuľka 15: Kovariančná matica zložiek potravy a environmentálnych premenných
Signifikantný vzťah medzi premennými je zvýraznený, pozitívna korelácia je označená tučne, negatívna normálne.

	Foli	Garni	Frugi	Inver	L_ver	H_ver	Car	Omni	Nec	Ani
MAXMO	-0.055	-0.029	0.005	0.006	-0.009	-0.002	0.150	-0.030	-0.005	0.060
MINMO	-0.052	-0.027	-0.023	0.032	-0.079	0.008	-0.111	-0.019	0.118	0.011
Temp_seas	0.007	0.002	0.031	-0.031	0.081	-0.010	0.269	-0.007	-0.138	0.045
Rain1	0.022	-0.007	0.004	0.046	-0.122	-0.071	-0.326	0.010	0.138	-0.009
Rain7	0.026	0.036	-0.017	-0.014	0.017	0.049	-0.042	0.012	-0.007	-0.037
Rain_seas	-0.007	-0.033	-0.006	0.040	-0.086	-0.051	-0.269	0.004	0.134	-0.011
PPT	0.034	0.006	-0.009	0.042	-0.113	-0.057	-0.362	0.018	0.144	-0.028
PET	-0.034	-0.018	0.017	-0.023	0.073	-0.001	0.319	-0.022	-0.123	0.061
Humidity	-0.001	0.007	-0.028	0.037	-0.102	-0.010	-0.273	0.001	0.141	-0.025
Soil_water	0.013	0.011	-0.012	0.006	-0.021	0.023	-0.161	0.008	0.051	-0.038
Elev_MEA	0.030	-0.008	0.020	-0.006	0.028	-0.037	-0.018	0.015	-0.035	-0.007
Elev_Rang	-0.028	-0.027	-0.040	0.011	-0.005	0.030	-0.131	0.008	0.073	-0.042
NPP	0.025	0.004	-0.008	0.046	-0.126	-0.061	-0.357	0.014	0.159	-0.018
NDVI1	0.021	-0.003	-0.012	0.045	-0.117	-0.050	-0.352	0.013	0.150	-0.030
NDVI7	0.019	0.016	-0.014	0.025	-0.074	-0.020	-0.226	0.008	0.095	-0.020
LAI	0.026	0.005	-0.005	0.046	-0.128	-0.063	-0.353	0.013	0.154	-0.017
Veg_hgt	0.040	0.013	-0.001	0.036	-0.099	-0.071	-0.298	0.016	0.112	-0.012
Veg_hgtF	0.033	0.011	-0.008	0.024	-0.072	-0.018	-0.264	0.015	0.106	-0.035

Prvé dve RLQ osy som graficky zrovnala s hlavnými osami získanými zo separátnych analýz environmentálnych a potravných súborov dát (Obr. 16). Hlavný smer variability štrukturujúci environmentálny priestor zachycovala aj prvá RLQ osa, ale v súvislosti s potravným chovaním mala variabilita nesená na tretej hlavnej ose PCA analýzy väčší vplyv na rozloženie potravných vlastností, než variabilita nesená druhou PCA osou. Preto bola aj

druhá osa z PCA analýzy environmentálnych premenných silnejšie asociovaná s druhou RLQ osou. V priestorovom rozložení potravných charakteristík bude hrať rolu variabilita zachytená prvou, druhou a štvrtou hlavnou osou z FCA separátnej analýzy potravnej skladby. Tieto osy boli totižto najsilnejšie korelované s prvou RLQ osou. Variabilita na tretej hlavnej ose, vypovedajúca o rozdielnosti medzi zdochlinožravosťou (Car) a konzumáciou živej koristi (L_ver, H_ver) (Obr. 10), bola podchytená druhou RLQ osou. Variabilita piatej FCA osy už nebude podstatná. Je treba si uvedomiť, že ani silná korelácia os zo separátnych analýz s druhou RLQ osou sa nemusí vo výsledku prejaviť, keďže variancia nesená druhou RLQ osou bola už veľmi malá.



Obr. 16. Projekcia prvých štyroch os zo separátnej analýzy PCA environmentálnych premenných na prvé dve RLQ osy (ľavý graf). Projekcia prvých piatich os zo separátnej analýzy FCA súboru potravnej skladby na prvé dve RLQ osy (pravý graf). Číslo v označení zodpovedajú číslam daných os.

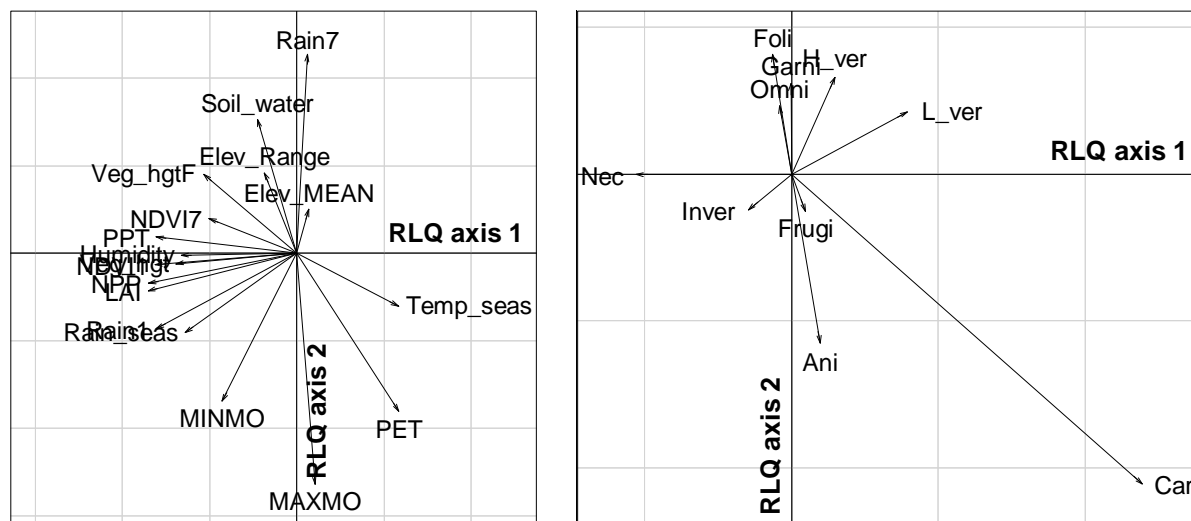
Váhy jednotlivých environmentálnych premenných, vzhľadom k ich pozícií na osách, boli veľmi podobné ako v predchádzajúcej analýze (Tabuľka 16). Projekcia premenných na prvej RLQ ose, tak ako na prvej PCA ose zo separátnej analýzy poukazovali na výrazný gradient v produktivite a dostupnosti vodných zdrojov (Obr. 17). S prvou RLQ osou bola najsilnejšie korelovaná premenná primárnej produktivity (NPP), indexu listovej plochy (LAI), januárového vegetačného indexu (NDVI1) a januárových zrážok (Rain1) a primárnej

precipitácie (PPT). V opačnom smere ležali premenné charakterizujúce teplotnú sezonalitu (Temp_seas) a evapotranspiráciu (PET) (Obr. 17). Relatívna pozícia podmienok prostredia sa na druhej RLQ ose líšila v porovnaní s pozíciou premenných na druhej PCA ose (Tabuľka 16, Tabuľka 4). Rozdiel spočíval v opačnej projekcii zrážok v júli (Rain7) a vyššími hodnotami teplotného maxima a minima (MINMO, MAXMO). Variabilita medzi týmito podmienkami nebola zachytená v separátnej analýze, ale v RLQ analýze sa prejavila vydelením týchto premenných na protistožné konce druhej osy. V tomto prípade bol podchytený gradient v priemernej teplote najteplejšieho mesiaca (MAXMO), keďže táto premenná dosahovala najvyšších absolútnych skóre na druhej RLQ ose. Ďalšie premenné s vysokou zápornou koreláciou s druhou RLQ osou boli potenciálna evapotranspirácia a priemerná teplota najchladnejšieho mesiaca (MINMO). S kladnou koreláciou na druhej ose okrem júlových zrážok sa ukázala premenná pôdnej vlhkosti (Soil_water) (Obr. 17). Druhá osa poukazovala teda na latitudinálny gradient v podmienkach prostredia, avšak napriek výraznej separácii niektorých podmienok pozdĺž tejto osy, nebude vplyv tohto gradientu na rozšírenie potravných stratégií veľký, lebo variabilitu v stratégiách vysvetľovali len z veľmi malej časti.

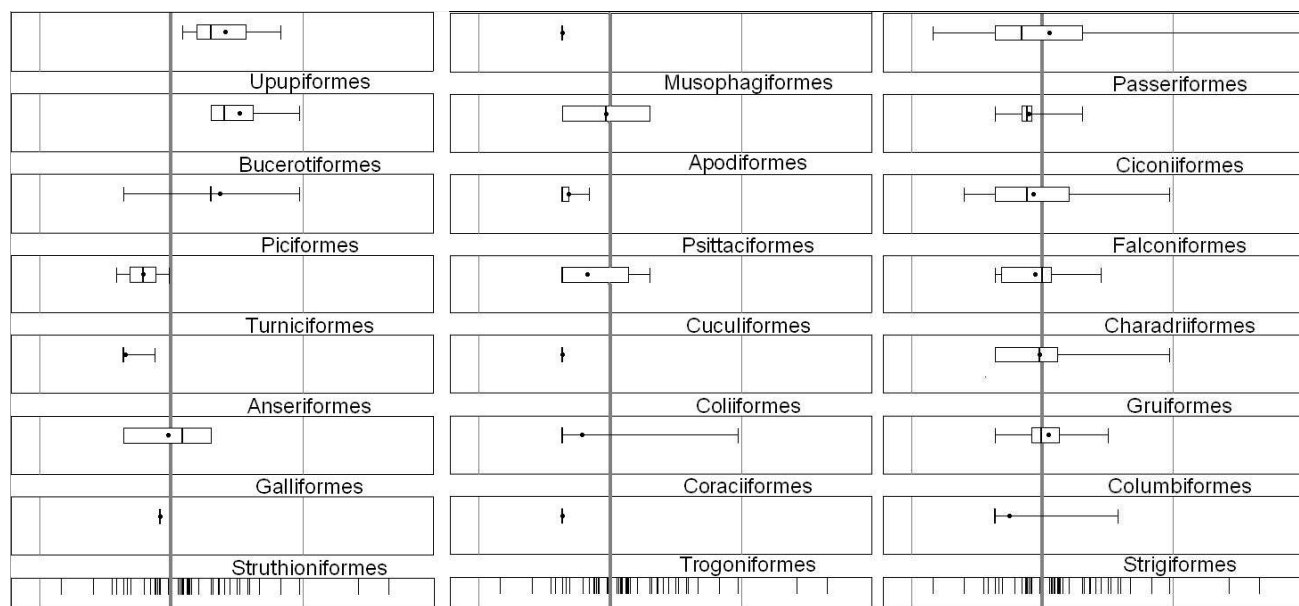
Prvá RLQ osa zachycovala výrazný gradient v potravnom chovaní reprezentovaný odlišnosťami medzi dravými vtákmi živiacími sa živočíšnou zložkou potravy a vtákmi nektarivornými a prípadne insektivornými (Obr. 17). Najvyšších kladných skóre na prvej RLQ ose zaujímali teda druhy živiace sa zdochlinami (Car) a nižšími stavovcami (L_ver) a najvyšších záporných skóre dosiahli druhy, u ktorých prevažovala nektarivoria (Nec) a potrava zložená z bezstavovcov (Inver). Na druhej RLQ ose sa prejavili rozdiely medzi druhmi zdochlinožravými, ktoré na oboch osách dosahovali najvyšších absolútnych skóre, s druhmi požírajúcimi všetky typy živočíšnej potravy (Ani) a druhmi hlavne foliovými (Foli), graniovými (Garni), ale aj druhmi živiacími sa vyššími stavovcami (H_ver) (Tabuľka 17). Vzájomné zrovnanie relatívnej pozície premenných prostredia a potravných charakteristík voči RLQ osám prezradzovalo vzájomnú asociáciu týchto premenných, obdobne aj hodnoty kovariancií v Tabuľke 15. Foliovné druhy sa nachádzajú predovšetkým v trávnatých oblastiach a vo fynbose (Príloha: F1). Mladé pupene, výhonky a zelené časti rastlín nepostačujú vtákovi na energeticky náročný let a preto často ide o fakultatívnu listožravosť. Druhy, ktoré tento typ potravy zahrnú do svojho jedálnička, sa síce vyskytujú v priestore nerovnomerne, ale ich prítomnosť dôkazne nekoreluje s premennými prostredia, i keď folivoria dosiahla najvyšších kladných hodnôt skóre na druhej RLQ ose. Pravdepodobne ich výskyt bude podmienený previazanosťou folivorie s inou vlastnosťou, ktorej distribúcia bude takto vymedzovať aj oblasť s vyšším pomerom listožravosti (viz Diskusia). Podobné

rozloženie v prostredí nadobúdajú aj druhy semenožravé (Príloha: F2) a taktiež bez zjavnej korelácie s podmienkami prostredia. Frugivoria (Frugi) nedosahovala vyšších skóre ani na jednej RLQ ose a nepreukázala signifikantný vzťah s premennými prostredia. Rozloženie plodožravých vtákov v menšej lokalite medzi Kalahari a severnou časťou Nama Karoo (Príloha: F3) môže napovedať o výskyte určitej skupiny druhov vymedzenej skôr taxonomicky, než špecifickými podmienkami prostredia v súvislosti s frugivoriou. Najnápadnejším javom je distribúcia druhov živiacich sa menšími živočíchmi, hlavne hmyzom, článkonožcami a mäkkýšmi (Príloha: F4). Podiel hmyzožravých vtákov dobre koreluje s produktivitou a všetkými premennými charakterizujúcimi dostatok vegetácie (NDVI1, NDVI7, LAI, Veg_hgt, Veg_hgtF), zrážok (Rain1, Rain_seas, PPT) a vlhkosti (Humidity). Zároveň sa preukázal pozitívny vzťah s vyššími limitami najnižších teplôt a negatívny vzťah s teplotnou sezonalitou. Presne opačný longitudinálny trend preukázali druhy, u ktorých v potrave prevažujú nižšie stavovce. Svojim výskytom dominujú hlavne v teplotne nestálom a extrémne suchom prostredí Karoo (Príloha: F5). Všetky environmentálne podmienky, s ktorými boli insektivorné druhy v kladnom vzťahu, sa preukázali ako premenné pôsobiace proti prítomnosti druhov živiacich sa nižšími stavovcami. Len u málo predátorov prevýši v potrave väčšia korisť a druhy živiace sa vyššími stavovcami (H_ver) nepreukázali vzťah s ani jedným parametrom prostredia, i keď je zjavná silne autokorelovaná malá lokalita s ich prevažujúcim výskytom v severnej časti Nama Karoo (Príloha: F6). Najvýraznejšie separovaná charakteristika na RLQ osách vypovedajúca o zdochlinožravosti bola vo vzťahu s prostredím, kde prevažovali teplotné výkyvy a vysoká miera výparu vody. Projekcia tejto vlastnosti bola opačná než všetky premenné prostredia charakterizujúce produktívne a na vegetáciu bohaté oblasti s dostatkom zrážok. Zdochlinožravosť je teda preferovaným potravným správaním v nehostinných a suchých oblastiach, kde je malá možnosť na využitie rastlinnej potravy a zjavne aj živočíšnej zložky potravy, tvorenej bezstavovcami. Distribúcia zdochlinožravcov (Príloha: F7) mala veľmi podobný charakter ako tých druhov, ktoré sa živili nižšími stavovcami. Na prvej RLQ ose boli obe tieto skupiny (Car, L_ver) orientované rovnakým smerom. I keď druhy živiace sa nižšími stavovcami dosahovali menších hodnôt skóre ako zdochlinožravé druhy, prejavili signifikantný vzťah takmer s tými istými environmentálnymi premennými (Obr. 17, Tabuľka 15). Jediný rozdiel sa preukázal s pôdnou vlhkosťou a minimálnymi teplotami, čo sa dá vyčítať z ich opačnej pozície na druhej RLQ ose (Obr. 17). Zdochlinožravci sa signifikantne nachádzali v oblastiach s typickým nedostatkom pôdnej vlhkosti, ale nekorelovali s hranicou minimálnych teplôt, na rozdiel od druhov živiacich sa na nižších

stavovcoch. Zástupcami týchto potravných preferencií (Car, L_ver) boli napríklad dudci (Upupiformes) a zoborožce (Bucerotiformes), ktoré preukázali na prvej RLQ ose pozíciu vo vyšších kladných hodnotách (Obr. 18). Omnivorné druhy (Omni) a druhy živiace sa všetkými živočíšnymi skupinami (Ani) nevykazovali žiaden geografický trend (Príloha: F8 a F10) a žiaden dôkazný vzťah s podmienkami prostredia. Pravdepodobne sú tieto skupiny potravného chovania už príliš umelé či heterogénne a u vtákov nezavážia vo vzťahu s prostredím, obzvlášť vtedy, ak jednotlivé stratégie celej skupiny idú proti sebe. Druhá vec, v podstate takmer všetci hmyzožraví vtáci nepohrnú ani semenami a flexibilita v upravovaní pomeru medzi živočíšnou a rastlinnou potravou v závislosti na možnostiach prostredia a sezóny, môže zamedziť očividným priestorovým trendom. Nektár kvetov, väčší či menší doplnok v potrave, určuje výskyt jeho požíračov v produktívnejšom prostredí, ale jav je veľmi slabý (Príloha: F9). Nektarivoria síce dosahovala vysokých záporných hodnôt na prvej RLQ ose a bola podobne ako potravná skupina hmyzožravcov asociovaná s produktívnymi oblasťami, ale so žiadnou z premenných prostredia nepreukázala signifikantný vzťah (Tabuľka 15). Vyššie hodnoty skóre zdochlinožravosti a nektarivorie vyplývali z menšieho počtu zastupiteľov týchto potravných stratégií a týmpádom ich jasnejšieho priestorového vymedzenia. Napriek tomu rozloženie nektarivorných druhov signifikantne nekorelovalo s gradientom environmentálnych premenných. Dôvodom môže byť neurčené pomerové zastúpenie nektáru v potrave u týchto druhov a tak medzi nimi nemohol byť podchytený dôkazný rozdiel. So zápornými hodnotami prvej RLQ osy boli teda signifikantne asociované len druhy živiace sa bezstavovcami, napriek tomu sa mnoho rádov v tejto pozícii na prvej RLQ ose neživilo len týmto typom potravy, ale často ju tvorili aj listy, semená a plody (napr. Turniciformes, Anseriformes, Musophagiformes, Psittaciformes, Coliiformes, Trogoniformes) (Obr. 18).



Obr. 17. Projekcia skórov environmentálnych premenných (ľavý graf) a zložiek potravy (pravý graf) na prvé dve RLQ osy. Pozícia koncových bodov šípok premenných naznačuje ich koreláciu s RLQ osami a podobná relatívna pozícia premenných voči RLQ osám v oboch grafoch určuje vzájomnú asociáciu environmentálnych a potravných premenných.



Obr. 18. Rády juhoafrickej avifauny rozložené pozdĺž prvej RLQ osy. Rozloženie prítomnosti jednotlivých rádov s určitými pozíciami na RLQ ose napovedá o ich potravných preferenciách. Minimá a maximá sú znázornené ako horizontálne línie, kvartily sú vymedzené obdĺžnikom, medián je znázornený ako vertikálna čiara a priemer ako bod. Vertikálne línie v spodnej časti obrázku označujú pozíciu druhov pozdĺž prvej RLQ osy a hrubšia čiara prechádzajúca cez celý graf reprezentuje nulovú hodnotu na ose. Pozícia v ľavej časti od nuly je asociovaná s prostredím bohatším na vegetáciu a druhmi živiácimi sa predovšetkým rastlinnou zložkou potravy a bezstavovcami. Hodnoty na pravo od nuly sú spojené so suchším prostredím s nepredikovateľnými podmienkami a druhmi živiácimi sa po väčšinou živočíšnou potravou a hlavne nižšími stavovcami.

Tabuľka 16: Skóry environmentálnych premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
MAXMO	0.041	-0.528
MINMO	-0.171	-0.338
Temp_seas	0.233	-0.121
Rain1	-0.323	-0.172
Rain7	0.025	0.455
Rain_seas	-0.257	-0.181
PPT	-0.322	0.037
PET	0.235	-0.362
Humidity	-0.265	-0.005
Soil_water	-0.090	0.306
Elev_MEAN	0.027	0.101
Elev_Range	-0.074	0.185
NPP	-0.341	-0.068
NDVII	-0.325	-0.026
NDVI7	-0.201	0.080
LAI	-0.341	-0.086
Veg_hgt	-0.276	-0.023
Veg_hgtF	-0.214	0.181

Tabuľka 17: Skóry potravných premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
Foli	-0.261	1.631
Garni	-0.012	1.235
Frugi	0.190	-0.505
Inver	-0.588	-0.489
L_ver	1.581	0.846
H_ver	0.594	1.319
Car	4.782	-4.221
Omni	-0.167	0.925
Nec	-2.123	-0.005
Ani	0.389	-2.300

3.3.3 Spojenie medzi reprodukčnými premennými a podmienkami prostredia

Prvé dve osy koinertnej RLQ analýzy vysvetľovali 65.3% a 22.7% z celkovej koinertie dát krížovej matice spájajúcej reprodukčné stratégie s environmentálnymi premennými (Tabuľka 18). RLQ analýza poukázala na veľmi silný vzťah medzi reprodukčnými vlastnosťami a podmienkami prostredia; ani po jednej z tisíc náhodných permutácií riadkov **R** a **Q** tabuľky nedala RLQ analýza výsledok s celkovou variabilitou (sumou eigenvalues) rovnakou alebo väčšou ako bola pozorovaná hodnota celkovej variability ($P < 0.001$). RLQ analýza predstavovala čiastočnú ordináciu súboru dát výskytu druhov a environmentálnych a reprodukčných premenných v zrovnaní so separátnymi analýzami týchto súborov, preto som porovnávala proporciu variability prislúchajúcej k jednotlivým tabuľkám s tou, ktorá bola podchytaná separátnymi analýzami. Prvé dve RLQ osy zahŕňali 86.8% a 94.7% z potenciálnej variability vysvetlenej prvou a prvými dvoma hlavnými osami zo separátnej PCA analýzy environmentálnych premenných ($7.666 / (0.491 \times 18)$; $(7.666 + 3.960) / (0.491 \times 18 + 0.191 \times 18)$). Obdobne, RLQ osy zahŕňali 59.5% a 56.9% z variability, ktorá bola obsiahnutá prvou a prvými dvoma hlavnými osami zo separátnej Hillsmith ordinačnej analýzy reprodukčných dát ($2.026 / 3.402$; $(2.026 + 1.368) / (3.402 + 2.564)$). Korelácia nových skórov pozdĺž prvej RLQ osy bola 0.086, čo predstavovalo 14.3% z maximálnej možnej korelácie medzi lokalitami a druhmi určenou ako druhá odmocnina prvej hodnoty eigenvalue separátnej CA analýzy ($\sqrt{0.359} = 0.599$). Na druhej ose bola korelácia taká istá (0.086). Prvou RLQ osou optimalizovaná kovariancia medzi novými skórami lokalít a novými skórami druhov bola 0.339 ($\sqrt{7.666} \times \sqrt{2.026} \times 0.086$). Hodnota kovariancie pre druhú osu bola síce menšia než pre prvú osu (0.200), ale v porovnaní s predchádzajúcimi analýzami nebola zanedbateľná, čo svedčilo o významnom podiele celkovej variability nesenej aj druhou RLQ osou. Hodnoty vzájomných kovariancií medzi environmentálnymi premennými a reprodukčnými charakteristikami predstavuje kovariančná matica zobrazená v Tabuľke 19. Signifikanciu vzťahov medzi reprodukčnými vlastnosťami a premennými prostredia som zhodnotila modelom 2 a 4 permutačného testu.

Tabuľka 18: Výsledky RLQ analýzy reprodukčných stratégií a environmentálnych premenných

Štatistika	RLQ osa 1	RLQ osa 2
Eigenvalue	0.115	0.040
Celková variancia	65.3%	22.7%
Kovariancia	0.339	0.200
Korelácia	0.086	0.086
Inertia		
Env. premenné	7.666	3.960
Vlastnosti	2.026	1.368

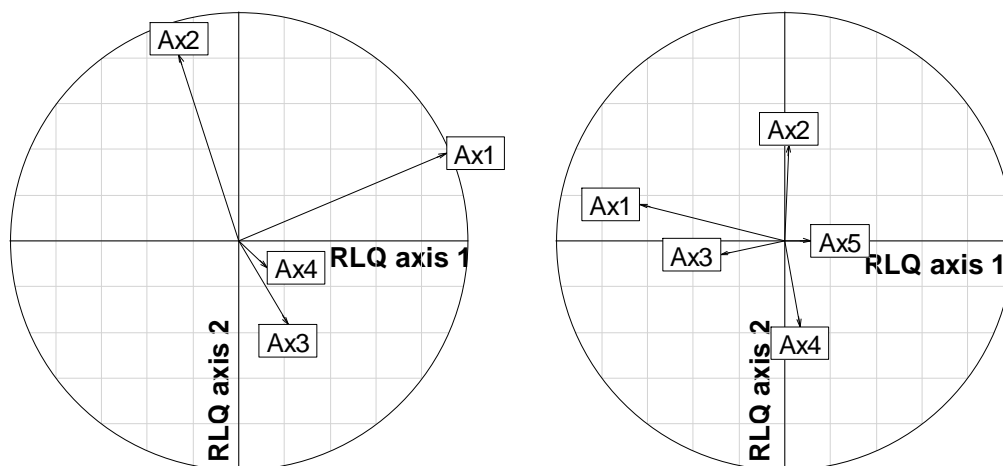
Hlavné osy získané zo separátnej analýzy PCA environmentálnych premenných a separátnej Hillsmith ordinačnej analýzy reprodukčných vlastností boli projektované na koinertné osy z RLQ analýzy (Obr. 19). Základný charakter v štruktúre súboru podmienok prostredia zachycovali prvé dve RLQ osy podobne ako tomu bolo v separátnej analýze, i keď prvé dve hlavné PCA osy z environmentálneho priestoru neboli tesne projektované na prvé dve RLQ osy. Druhá RLQ osa podchytila aj variabilitu v podmienkach nesenú treťou PCA osou. Pri priestorovom rozložení reprodukčných vlastností bude mať význam variabilita podchytená hlavne prvou a treťou hlavnou osou z Hillsmith analýzy reprodukčných charakteristík, keďže tieto osy boli najsilnejšie korelované s prvou RLQ osou. Smer variability nesený druhou a štvrtou hlavnou osou separátnej analýzy (Obr. 11), vypovedajúci o rozdieloch medzi druhmi koloniálnymi (CO) a polygynnými (PG) na jednej strane a druhmi polyandrnými (PA) na strane druhej, bol zachytený na druhej RLQ ose tým, ako boli tieto dve osy separátnej analýzy s ňou asociované. Variabilita nesená na piatej hlavnej ose separátnej analýzy nebude hrať rolu pri priestorovej štrukturalizácii reprodukčných vlastností, s touto osou asociovaných.

Tabuľka 19: Kovariančná matica reprodukčných stratégií a environmentálnych premenných

Signifikantný vzťah medzi premennými je zvýraznený, pozitívna korelácia je označená tučne, negatívna normálne.

	SO	SC	CO	GR	NG	OA	CA	HO	MO	PG
MAXMO	0.008	-0.054	-0.060	-0.010	-0.107	-0.003	0.090	0.035	0.002	-0.070
MINMO	0.013	-0.068	-0.075	-0.099	-0.151	0.034	0.068	0.055	0.000	-0.070
Temp_seas	-0.007	0.025	0.027	0.102	0.069	-0.041	0.009	-0.028	0.002	0.012
Rain1	-0.007	-0.037	0.060	-0.038	-0.056	-0.002	0.000	0.049	-0.004	0.028
Rain7	0.005	0.033	-0.023	-0.027	0.017	0.042	-0.059	-0.043	0.002	-0.018
Rain_seas	-0.003	-0.039	0.032	-0.048	-0.027	-0.011	0.013	0.050	-0.005	0.039
PPT	-0.005	-0.020	0.051	-0.046	-0.035	0.011	-0.032	0.028	-0.003	0.025
PET	0.001	0.000	-0.030	0.064	0.010	-0.031	0.060	-0.010	0.003	-0.030
Humidity	0.005	-0.034	-0.014	-0.078	-0.094	0.033	0.003	0.029	-0.002	-0.025
Soil_water	-0.001	-0.003	0.019	-0.033	0.011	0.013	-0.040	0.013	-0.002	0.027
Elev_MEAN	-0.011	0.031	0.070	0.050	0.113	-0.036	-0.040	-0.014	-0.002	0.079
Elev_Range	0.006	-0.005	-0.040	-0.116	0.000	0.046	-0.030	0.014	0.001	-0.013
NPP	-0.005	-0.032	0.054	-0.045	-0.062	0.006	-0.004	0.041	-0.003	0.019
NDVI1	-0.002	-0.028	0.034	-0.058	-0.058	0.013	-0.018	0.042	-0.004	0.026
NDVI7	0.004	-0.014	-0.012	-0.059	-0.061	0.033	-0.020	0.011	-0.001	-0.015
LAI	-0.005	-0.034	0.050	-0.048	-0.069	0.009	-0.008	0.043	-0.003	0.019
Veg_hgt	-0.008	-0.012	0.067	-0.013	-0.025	-0.001	-0.025	0.020	-0.003	0.031
Veg_hgtF	0.000	-0.001	0.017	-0.046	-0.018	0.022	-0.037	0.006	-0.002	0.016

	PA	PR	SP	AL	Ter	Coo	Host	S.dim	Clutch	EggL
MAXMO	-0.027	-0.028	0.018	0.005	-0.003	0.097	-0.012	0.004	-0.042	-0.002
MINMO	-0.040	-0.106	-0.066	0.019	0.029	-0.015	0.048	0.044	-0.060	0.000
Temp_seas	0.020	0.093	0.091	-0.018	-0.036	0.110	-0.066	-0.046	0.027	-0.001
Rain1	-0.169	-0.041	0.032	0.007	0.011	-0.047	0.084	0.025	0.020	-0.031
Rain7	0.095	-0.009	-0.041	0.002	0.016	-0.074	-0.018	-0.004	-0.010	0.028
Rain_seas	-0.126	-0.051	-0.016	0.009	0.013	-0.052	0.079	0.033	0.014	-0.031
PPT	-0.131	-0.040	0.046	0.006	0.021	-0.101	0.076	0.028	0.018	-0.014
PET	0.034	0.049	0.069	-0.010	-0.025	0.129	-0.057	-0.027	-0.006	0.004
Humidity	-0.068	-0.073	-0.025	0.013	0.032	-0.087	0.064	0.039	-0.022	0.000
Soil_water	0.002	-0.021	-0.130	0.006	0.009	-0.057	0.022	0.013	0.006	-0.008
Elev_MEAN	-0.031	0.055	0.014	-0.010	-0.018	0.005	-0.001	-0.018	0.055	-0.020
Elev_Range	0.035	-0.088	-0.289	0.020	0.029	-0.071	0.055	0.030	-0.006	-0.010
NPP	-0.152	-0.046	0.057	0.007	0.017	-0.077	0.085	0.027	0.015	-0.022
NDVI1	-0.115	-0.055	0.011	0.009	0.024	-0.098	0.080	0.041	0.006	-0.016
NDVI7	-0.038	-0.053	0.027	0.009	0.029	-0.092	0.042	0.029	-0.015	0.008
LAI	-0.148	-0.049	0.034	0.008	0.019	-0.071	0.084	0.031	0.012	-0.022
Veg_hgt	-0.137	-0.012	0.076	0.001	0.010	-0.061	0.067	0.014	0.033	-0.020
Veg_hgtF	-0.057	-0.040	0.035	0.006	0.023	-0.115	0.051	0.023	0.003	-0.002



Obr. 19. Projekcia prvých štyroch os zo separátnej analýzy PCA environmentálnych premenných na prvé dve RLQ osy (ľavý graf). Projekcia prvých piatich os zo separátnej Hill-Smith analýzy súboru reprodukčných premenných na prvé dve RLQ osy (pravý graf). Čísla v označení zodpovedajú číslam daných os.

Jednotlivé environmentálne premenné boli usporiadané pozdĺž prvých dvoch RLQ os v súlade s ich váhami v lineárnej kombinácii s novými skórami lokalít (Tabuľka 20). Hlavný gradient v podmienkach prostredia ležal v smere prvej RLQ osy a vypovedal o rozdielnosti v prostredí danej nárastom bohatosti vegetácie a vodných zdrojov (Obr. 20). S prvou osou najsilnejšie korelovala premenná priemerných teplôt najchladnejšieho mesiaca (MINMO) a vzdušná vlhkosť (Humidity) a v opačnom smere boli s ňou korelované premenné potenciálnej evapotranspirácie (PET) a teplotnej sezonality (Temp_seas). Na rozdiel od separátnej PCA analýzy environmentálneho súboru dát (Tabuľka 4), v RLQ analýze druhá osa niesla gradient premenných prostredia rozprestierajúci sa od oblastí vyššej nadmorskej výšky (Elev_MEAN) a zároveň s vyššou vegetáciou (Veg_hgt) až po oblasti s vyššími teplotami v najteplejšom i najchladnejšom mesiaci (MINMO, MAXMO) (Obr. 20). Prvá RLQ osa zachovávala síce smer najväčšej variability v environmentálnych podmienkach podobne ako prvá hlavná PCA osa (Tabuľka 4), ale zároveň vyzdvihovala význam limitných teplôt pre distribúciu reprodukčných charakteristík. Druhá RLQ osa zachycovala geografický trend v altitudinálnom smere, avšak variabilita v hladinách najnižších i najvyšších teplôt a nadmorskej výšky leží i v latitudinálnom smere.

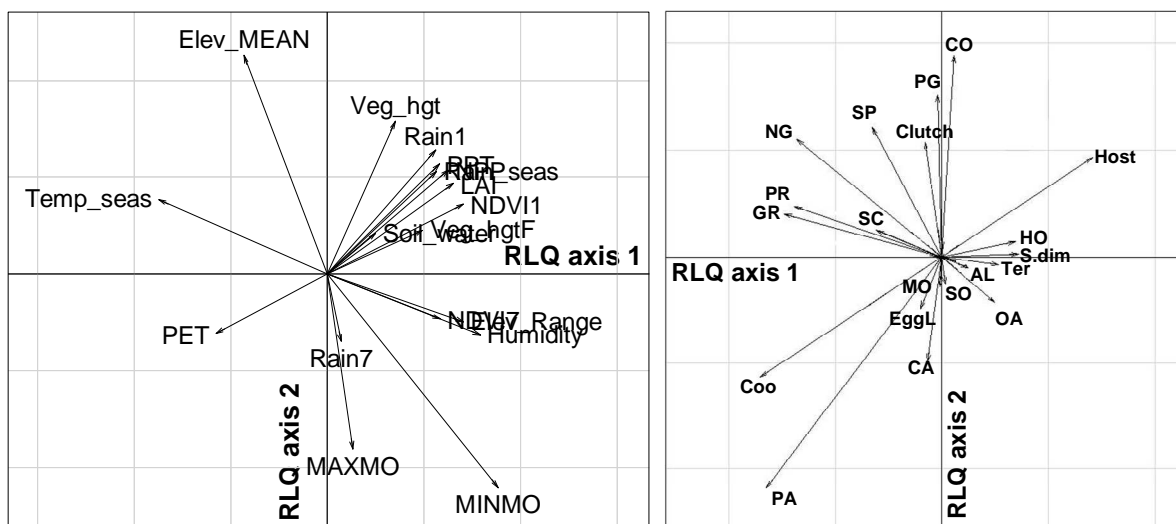
Reprodukčné charakteristiky svojím umiestnením pozdĺž prvých dvoch RLQ os zodpovedali ich korelácií s novými skórami druhov (Tabuľka 21). Najvyšších kladných skóre

na prvej ose dosiahli premenné hniezdneho parazitizmu (Host), sexuálneho dimorfizmu (S.dim), dutinového hniezdenia (HO), teritoriality (Ter) a otvoreného hniezda (OA). Zástupcami týchto stratégií boli skupiny druhov s podobnou pozíciou na prvej RLQ ose, kam by sme mohli zaradiť trogóny (Trogoniformes) a holuby (Columbiformes) (Obr. 21). Na druhom konci prvej RLQ osy ležali premenné, ktoré s touto osou korelovali záporne. Boli to predovšetkým premenné značiace kooperatívne hniezdenie (Coo), polyandrný sociálny systém (PA), hniezdenie na zemi (GR) a v jej blízkosti (NG), prekociálny (PR) a semiprekociálny (SP) typ mláďat a semikoloniálne hniezdenie (SC) (Obr. 20). V tomto smere prvej RLQ osy ležali väčšinou svojich zástupcov rády prepel'ovcov (Turniciformes), zúbkozobcov a hrabavých (Anseriformes, Galiiformes), bahniakov (Charadriiformes) a žeriavov (Gruiformes) (Obr. 21). Neznamenal to, že spomenuté skupinu druhov budú ovplyvňovať všetkými charakteristikami s podobnou pozíciou na RLQ ose, ale predsa len šlo o druhy nekrmivé, hniezdiace na zemi. S druhou RLQ osou boli najsilnejšie asociované premenné koloniálneho hniezdenia (CO), polygynie (PG), semiprekociality, hniezdenia v blízkosti zeme, veľkosti znášky (Clutch) a hniezdneho parazitizmu a so záporným skóre to boli najmä premenné uzatvorené hniezdo (CA), polyandria a kooperativita pri hniezdení (Obr. 20). Posledné dve spomenuté reprodukčné charakteristiky (PA, Coo) dosahovali najvyšších hodnôt skóre na oboch RLQ osách, hoci v separátnej analýze sa výrazne nepodielali na štrukturalizácii hyperpriestoru vlastností (Obr. 11). Vysoké hodnoty skóre, ktoré dosahovali niektoré reprodukčné vlastnosti na RLQ osách, samy o sebe neboli zodpovedné aj za výraznú asociáciu týchto premenných s určitými parametrami prostredia. O vzájomnej korelácii medzi reprodukčnými charakteristikami a environmentálnymi premennými vypovedala až ich podobná pozícia voči RLQ osám (Obr. 20) a kovariančné hodnoty v Tabuľke 19. Parameter prostredia, ktorý ovplyvňoval najväčší počet reprodukčných vlastností bola nadmorská výška, s ním súvisiaca premenná vypovedajúca o sklone terénu (Elev_Range) a v smere gradientu nadmorskej výšky varujúca teplota a to hlavne jej minimálne hodnoty. Naopak, pôdna vlhkosť (Soil_water) nepreukázala vplyv ani na jednu reprodukčnú charakteristiku. Solitérne druhy (SO) sa nachádzali v oblastiach lemujúcich juhovýchodné a východné okrajové oblasti južnej Afriky, ďalej v celej severnej časti, zahrňujúcej lesnaté savany i savany s riedkou vyššou vegetáciou, Kalahari a suchšiu severnú časť sukulentného Karoo a Nama Karoo (Príloha: B1). Rozloženie solitérných druhov cez rozmanité typy prostredia a výrazný latitudinálny gradient napovedá o jedinej premennej prostredia, ktorá ho determinuje; vyššia teplota (MAXMO, MINMO). Semikoloniálne druhy neboli ovplyvňované environmentálnymi parametrami a nevykazovali nerovnomerné

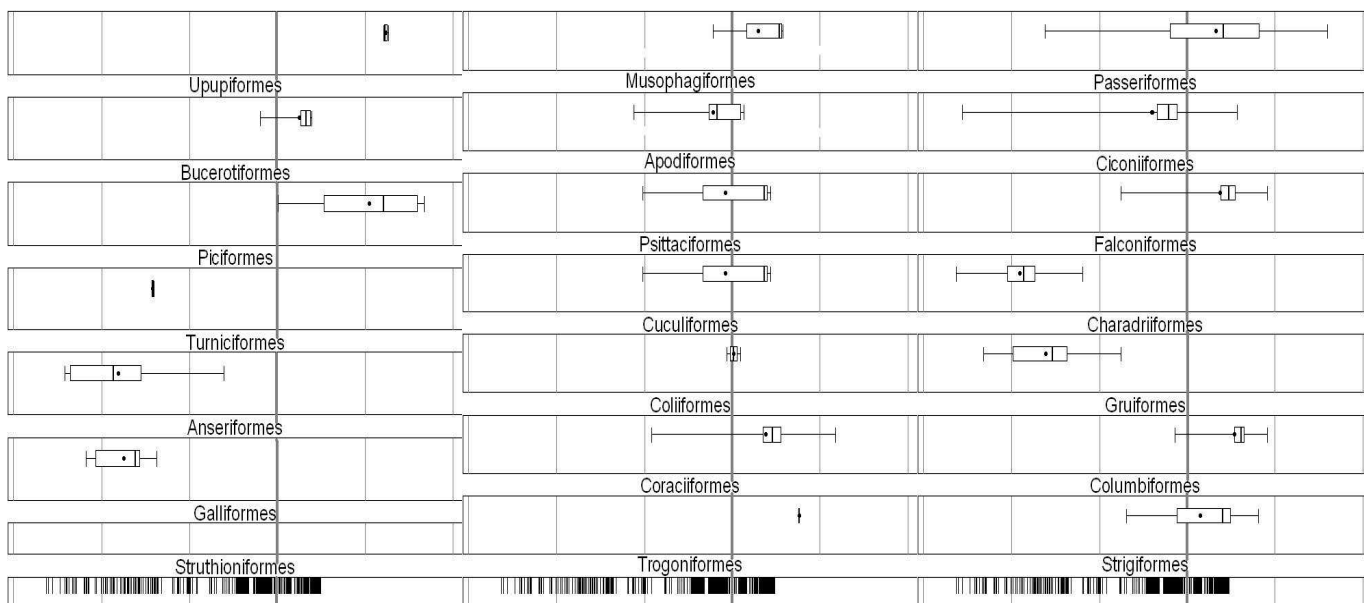
rozloženie v priestore (Príloha: B2), čo sa dalo očakávať, keďže vytvárali prechodnú a v definícií variabilnú skupinu druhov nachádzajúcu sa medzi dvoma odlišnými hniezdnymi stratégiami. V trávnatých oblastiach a čiastočne vo fynbose prevažujú druhy koloniálne (Príloha: B3). Ich výskyt koreluje jedine s nadmorskou výškou, ktorá značí prítomnosť travín na náhornej plošine. Podobný geografický gradient vykazovalo hniezdenie na zemi a v blízkosti zeme. Druhy so zemnými hniezdami sa výraznejšie nenachádzajú len v najvlhších oblastiach savany (Príloha: B4). V púštnych a polopúštnych habitatoch vykazujú mozaikovitú distribúciu, ale ich výskyt priemerne neklesol. Výskyt hniezd na zemi je v kladnom vzťahu s teplotnými výkyvmi a čiastočne s nadmorskou výškou a negatívne s výškovým prevýšením, obe posledné spomenuté parametre prostredia tiež vymedzujú oblasť severnejšie od hranice náhornej plošiny. Tomu zodpovedá aj tolerancia na nižšie teploty v najchladnejšom mesiaci. Výskyt hniezd umiestnených v malej výške nad zemou, často na rozvetvujúcej sa báze kríkov alebo v trsoch trávy, kulminuje v severnej časti sukulentného Karoo a v oblasti južnejšie od povodia rieky Orange (Príloha: B5). Rovnomernú distribúciu vykazujú aj v trávnatých plániach a na rozdiel od zemných hniezd výraznejšie abstinujú v severných oblastiach saván. S tým súvisí aj ich negatívna korelácia so vzdušnou vlhkosťou a teplotou. Stavba miskovitých hniezd je veľmi častá a nie je veľa oblastí, kde by sa výraznejšie nevyskytovali. Je ale zjavný trend ich prítomnosti pozdĺž celého južného okraju juhoafrickej oblasti a v lesnatejších savanách, ale už nie v Kalahari (Príloha: B6). Preukazujú teda pozitívny vzťah so zrážkami v zime (Rain7) a s výškovým prevýšením (Elev_Range). Distribúcia uzatvorených hniezd má ojedinelý priebeh s pozitívnou koreláciou s vyššou priemernou teplotou pre najteplejšie mesiace. Relatívne väčšie zastúpenie uzatvorených hniezd sa vyskytuje v savanách ale aj v celom Karoo, v podstate sú vynechané len oblasti travín a fynbosu (Príloha: B7). Druhy využívajúce k hniezdeniu dutiny sa budú nachádzať vo vlhkých oblastiach s bohatou vegetáciou, ich výskyt bude korelovať s vyššími minimálnymi teplotami a so zrážkami v januári (Rain1, Rain_seas). Tieto podmienky prostredia prirodzene ovplyvujú hustým stromovým porastom, ktorý umožňuje stavbu dutinového hniezda. Dutinový hniezdiči sa preto preukazujú longitudinálnym gradientom klesajúcim smerom na západ (Príloha: B8), tak ako kopírujú pokles výskytu stromov. Sociálne systémy boli v skúmanej oblasti rozložené pomerne rovnomerne a nepodliehali ani jednej environmentálnej premennej (Príloha: B9, B10, B11). Korelácia druhov polygynných s nadmorskou výškou je spôsobená len špecifikáciou hornatého Lesotha. Slabý gradient vydeľujúci suché Karoo od zvyšku juhoafrickej oblasti prebieha opačne pre druhy monogamné (MO) a pre druhy polygynné alebo polyandrné. Približne viac ako 90-95 percent druhov je sociálne

monogamných. Ich nepatrne menšie zastúpenie v najsuchších oblastiach poukazuje buď na nevýhodnosť vytvárania klasického zväzku a biparentálnej starostlivosti o potomstvo v tejto oblasti, alebo len na prítomnosť polygamných zástupcov určitej skupiny druhov, ktorá tu dominuje z iných dôvodov než je typ sociálneho vzťahu. Každopádne sa nepreukázal významný vzťah s premennými prostredia. Druhy prekociálne a semiprekociálne mali zhlukovité rozloženie v trávnatých oblastiach a vo fynbose (Príloha: B12, B13). Boli v negatívnom vzťahu s premennou výškového prevýšenia a teda vypovedajúcej o neprítomnosti týchto stratégií v južnom a juhovýchodnom okrajovom leme krajiny. Prekocialita ešte korelovala s nižšími teplotami a nadmorskou výškou, ale ani tieto premenné spolu nedokážu presne charakterizovať oblasť jej výskytu. Charakter vývinu mláďat bude zjavne súvisieť s ďalšími prvkami reprodukčného chovania. Altricialne mláďatá prevažujú v prostredí saván a v najsevernejšej časti sukulentného Karoo (Príloha: B14) a ich výskyt podmieňuje vyššia teplota a jej menšia sezonalita. Druhy obhajujúce svoje teritórium vykazovali preferencie na vegetáciu bohatý habitat saván (Príloha: B15). Teritorialita dobre kopírovala rozloženie prevažujúcej altriciality a korelovala aj s rovnakými premennými prostredia. Navyše sa ešte ukázal kladný vzťah s vlhkosťou a s väčšou hodnotou pre vegetáciu v zime (NDVI7) a s výškou vegetácie (Veg_hgtF). Aj keď rozloženie kooperatívneho hniezdenia a starostlivosti o mláďatá malo severojužný trend, bol neplynulý a zase naznačoval, že je podmienený hlavne habitatom (Príloha: B16). Environmentálne premenné ako vyššia teplota (MAXMO) a výpar (PET), s ktorými bolo toto chovanie pozitívne asociované, a premenné s negatívnou koreláciou (NDVI7, Veg_hgtF), nevymedzujú len oblasť severného Kalahari a malej časti severnej savany, takže kooperatívne hniezdenie je záležitosťou spojenou s určitou taxonomickou skupinou, ktorej areál spadá len do tejto oblasti. To samozrejme nevylučuje, že pod týmito podmienkami nie je vzájomná výpomoc pri hniezdení výhodná, alebo že by sa mohla vyskytovať aj v úplne inom prostredí. Obdobný princíp sa bude asi uplatňovať aj pri výskute hniezdneho parazitizmu, ktorého najväčšie zastúpenie je viazané na produktívne oblasti s dostatkom vlhky a vegetácie (Príloha: B17). Rozloženie gradientu v tejto charakteristike nie je až tak nápadné v zrovnaní napríklad s teritorialitou, ale je previazané s najviac environmentálnymi premennými oproti ostatným vlastnostiam spojených s reprodukciou. Pozitívne koreluje s produktivitou, s vlhkosťou (Humidity, PPT), s januárovými zrážkami a zrážkovou sezonalitou (Rain1, Rain_seas), s vyššou hranicou minimálnych teplôt a vegetačným pokryvom (NDVI1, LAI, Veg_hgt, Veg_hgtF) a negatívne s teplotnými výkyvmi a evapotranspiráciou (Tabuľka 19). Okrem nepatrného poklesu v trávnatých oblastiach má takmer longitudinálny gradient. Charakter

hniezd, vývinu a výchovy mláďat hostiteľov vo východnej časti krajiny a hlavne v savanách mohol dovoliť lepšie možnosti pre vznik väzby s hniezdnými parazitmi, alebo hniezdny parazitizmus spadal do tejto oblasti južnej Afriky len kvôli dávnej adaptácii na druhy, ktorých výskyt sa tu ustálil, ale už bez ohľadu na ich preferencie k prostrediu. Sexuálny dimorfizmus bude tiež charakteristika s prevažujúcim evolučným podtextom medzi druhmi, kde sa tento dôsledok pohlavného výberu uplatnil bez zjavnej spojitosti na environmentálne činitele. Jeho prítomnosť nepreukazuje výraznejší trend (Príloha: B18) a nie je asociovaná s podmienkami prostredia. Väčšie znášky dominujú v celej oblasti trávnatých plání, fynbose, v južnej a v severnej časti savany, ale už menej v jej najvlhšej a najlesnatejšej východnej časti a obzvlášť v suchom Kalahari a Karoo (Príloha: B19). Priestorový jav má teda nelineárnu závislosť na dostupnosti vodných zdrojov a hustote vegetácie. Negatívna korelácia sa prejavila s priemernými teplotami najteplejšieho a najchladnejšieho mesiaca a kladná korelácia prirodzene potom s vyššou nadmorskou výškou. Poslednou reprodukčnou charakteristikou bola dĺžka vajcia. Tá preukázala aj zaujímavý jav distribúcie väčších hodnôt v úzkej pobrežnej línii, pravdepodobne kvôli prítomnosti vodných a morských vtákov, ktoré majú zjavne relatívne väčšie vajcia. Ďalej väčšie vajcia kládli druhy v severnej časti trávín, fynbose a roztrúsene aj v polopúštnych oblastiach (Príloha: B20). Dĺžka vajcia pozitívne korelovala so zrážkami v júli a negatívne s nadmorskou výškou (Tabuľka 19).



Obr. 20. Projekcia skórov environmentálnych premenných (ľavý graf) a premenných charakterizujúcich reprodukčné stratégie (pravý graf) na prvé dve RLQ osy. Pozícia koncových bodov šípiek premenných naznačuje ich koreláciu s RLQ osami a podobná relatívna pozícia premenných voči RLQ osám v oboch grafoch určuje vzájomnú asociáciu environmentálnych a reprodukčných vlastností.



Obr. 21. Rády juhoafrických vtákov rozložené pozdĺž prvej RLQ osy. Rozloženie jednotlivých rádov vzhľadom k určitej pozícii na RLQ ose napovedá o ich reprodukčnom, hniezdnom a sociálnom správaní. Minimá a maximá sú znázornené ako horizontálne línie, kvartily sú vymedzené obdĺžnikom, medián je znázornený ako vertikálna čiara a priemer ako bod. Vertikálne línie v spodnej časti obrázku označujú pozíciu druhov pozdĺž prvej RLQ osy a hrubšia čiara prechádzajúca cez celý graf reprezentuje nulovú hodnotu na ose. Pozícia v ľavej časti od nuly je asociovaná s prostredím s vysokými teplotnými výkyvmi a druhmi hniezdiacimi na zemi s prekociálnymi mláďatami. Pozícia na pravo od nuly je spojená s vyššími teplotami, dostatkom vlhky a druhmi obyčajne teritoriálnymi, hniezdiacimi v dutinách s altriciálnymi mláďatami.

Tabuľka 20: Skóry environmentálnych premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
MAXMO	0.052	-0.361
MINMO	0.354	-0.441
Temp_seas	-0.350	0.154
Rain1	0.224	0.256
Rain7	0.028	-0.139
Rain_seas	0.225	0.212
PPT	0.232	0.227
PET	-0.232	-0.122
Humidity	0.316	-0.126
Soil_water	0.099	0.085
Elev_MEAN	-0.174	0.452
Elev_Range	0.281	-0.098
NPP	0.250	0.215
NDVI1	0.282	0.145
NDVI7	0.233	-0.093
LAI	0.261	0.188
Veg_hgt	0.140	0.315
Veg_hgtF	0.197	0.090

Tabuľka 21: Skóry reprodukčných premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
SO	0.017	-0.129
SC	-0.307	0.123
CO	0.058	0.943
GR	-0.740	0.199
NG	-0.682	0.551
OA	0.249	-0.217
CA	-0.065	-0.490
HO	0.346	0.071
MO	-0.025	-0.037
PG	-0.020	0.759
PA	-0.822	-1.089
PR	-0.691	0.237
SP	-0.328	0.606
AL	0.125	-0.052
Ter	0.266	-0.035
Coo	-0.851	-0.566
Host	0.706	0.467
S.dim	0.360	0.013
Clutch	-0.081	0.536
EggL	-0.101	-0.244

3.3.4 Spojenie medzi migračnými premennými a podmienkami prostredia

Prvé dve osy koinertnej RLQ analýzy vystihli 88.4% a 11.5% z celkovej variancie (koinertie) dát krížovej matice spájajúcej migračné stratégie s environmentálnymi premennými (Tabuľka 22). Singulárnym rozkladom matice $\mathbf{R}^T\mathbf{LQ}$ som získala hodnoty eigenvalues predstavujúce druhú mocninu hodnôt kovariancií. Silný vzťah medzi kategoriálnymi premennými migračného chovania a podmienkami prostredia dokladal Monte Carlo test, ktorý po 1000 náhodných permutáciách riadkov \mathbf{R} a \mathbf{Q} tabuľky nevyhodnotil ani jednu hodnotu celkovej koinertie za rovnakú alebo vyššiu než bola dosiahnutá pozorovaná hodnota ($P < 0.001$). Zrovnala som proporciu vysvetlenej variability prislúchajúcej k jednotlivým tabuľkám z RLQ analýzy, ktorá predstavuje len čiastočnú ordináciu súborov dát, s variabilitou vysvetlenou separátnymi analýzami. Prvé dve osy RLQ analýzy zachytili 96.0% a 92.7% z potenciálnej variability vysvetlenou prvou a prvými dvoma hlavnými osami zo separátnej PCA analýzy environmentálnych premenných ($8.438 / (0.488 \times 18)$; $(8.438 + 2.930) / (0.488 \times 18 + 0.193 \times 18)$). Obdobne, z variability obsiahnutej prvou a prvými dvoma hlavnými osami FCA analýzy migračných charakteristík zahŕňali RLQ osy 64.6% a 93.4% ($0.591 / 0.915$; $(0.591 + 0.871) / (0.915 + 0.650)$; Tabuľka 8, Tabuľka 22). Nové dva súbory skórov lokalít a druhov mali pozdĺž prvej RLQ osy koreláciu 0.096, ktorá v zrovnaní s optimálnou hodnotou 0.591, ktorú som získala ako druhú odmocninu prvej hodnoty eigenvalue zo separátnej CA analýzy tabuľky druhovej skladby ($\sqrt{0.349} = 0.591$), predstavovala 16.3%. Na druhej ose bola táto korelácia polovičná (0.049). Kovariancia medzi novým súborom skórov pre lokality (vypočítaných z environmentálneho hyperpriestoru) a novým súborom skórov pre druhy (vypočítaných z hyperpriestoru migračných vlastností) bola 0.215 ($\sqrt{8.438} \times \sqrt{0.591} \times 0.096$). Hodnota kovariancie pre druhú RLQ osu bola už veľmi malá (0.078). Obe osy zachycovali celú varianciu dát krížovej matice s tým, že prvá RLQ osa niesla jej maximum, avšak ani proporcia variancie nesená druhou RLQ osou nebola celkom zanedbateľná. Kovariančná matica (Tabuľka 23) zobrazuje hodnoty vzájomných kovariancií medzi environmentálnymi premennými a migračnými charakteristikami. Permutačnú metódu fourth-corner analýzy som použila na zhodnotenie signifikancie vzájomných vzťahov medzi testovanými premennými.

Tabuľka 22: Výsledky RLQ analýzy migračných stratégií a environmentálnych premenných

Štatistika	RLQ osa 1	RLQ osa 2
Eigenvalue	0.0462	0.0060
Celková variancia	88.4%	11.5%
Kovariancia	0.215	0.078
Korelácia	0.096	0.049
Inertia		
Env. premenné	8.438	2.930
Vlastnosti	0.591	0.871

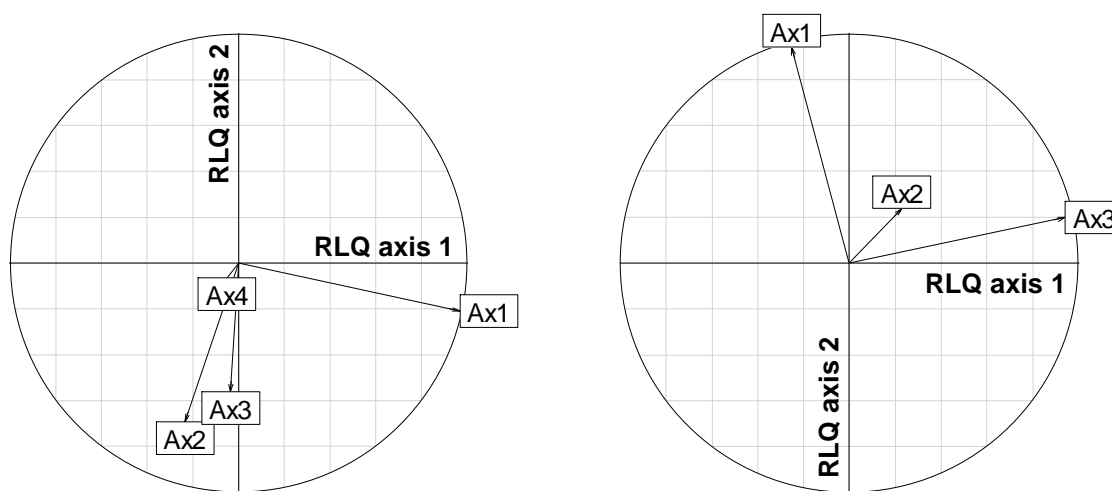
Tabuľka 23: Kovariančná matica migračných stratégií a environmentálnych premenných

Signifikantný vzťah medzi premennými je zvýraznený, pozitívna korelácia je označená tučne, negatívna normálne.

	Sed	Vag	IAm	TZm	NoB
MAXMO	-0.014	0.059	-0.019	-0.009	0.012
MINMO	0.017	-0.087	0.030	0.018	0.032
Temp_seas	-0.032	0.155	-0.052	-0.029	-0.025
Rain1	0.000	-0.076	0.036	0.102	0.142
Rain7	0.026	-0.071	0.016	-0.045	-0.100
Rain_seas	0.005	-0.071	0.030	0.060	0.105
PPT	0.014	-0.121	0.049	0.086	0.107
PET	-0.027	0.143	-0.054	-0.034	-0.025
Humidity	0.023	-0.141	0.048	0.062	0.071
Soil_water	0.013	-0.067	0.029	0.003	-0.003
Elev_MEAN	-0.012	0.047	-0.017	0.005	0.016
Elev_Range	0.045	-0.123	0.027	-0.088	-0.142
NPP	0.007	-0.104	0.045	0.096	0.131
NDVI1	0.015	-0.127	0.050	0.083	0.109
NDVI7	0.025	-0.123	0.039	0.033	0.022
LAI	0.009	-0.109	0.046	0.096	0.129
Veg_hgt	0.004	-0.074	0.031	0.083	0.108
Veg_hgtF	0.022	-0.110	0.034	0.030	0.031

Hlavné osy získané zo separátnej analýzy PCA environmentálnych premenných a zo separátnej FCA analýzy migračných vlastností druhov som graficky projektovala na koinertné osy získané z RLQ analýzy (Obr. 22). Hlavný smer variability štrukturujúci environmentálny priestor zachycovala aj prvá RLQ osa, druhá RLQ osa niesla ostatnú časť variability tohto priestoru, preto s ňou bola tesne asociovaná druhá aj tretia PCA osa. Variabilita nesená

štvrtou PCA osou separátnej analýzy súboru podmienok prostredia nekorelovala s ani jednou RLQ osou a nemala teda významnejší vplyv. Takmer zhodná korelácia druhej a tretej PCA osy separátnej analýzy s druhou RLQ osou znemožňovala separovať od seba vplyv variability nesenej týmito dvoma PCA osami. V smere druhej RLQ osy ležala teda variabilita, ktorá postihuje gradient ako v latitudinálnom tak aj v altitudinálnom smere. V geografickom rozložení migračného chovania bude hrať rolu variabilita zachytená treťou FCA osou separátnej analýzy migračných charakteristík. Jednalo sa o variabilitu medzi migrantmi Afriky a vagrantmi (Obr. 12). Naopak, smer najväčšej variability samotného súboru migračných charakteristík zachytený prvou hlavnou FCA osou ležal v smere druhej RLQ osy a vypovedal o rozdieloch medzi migrujúcimi a nemigrujúcimi druhmi. Napriek podobne silnej korelácii prvej a tretej FCA osy s RLQ osami, bude vplyv variability tretej FCA osy významnejší, lebo pomer variancie neseny prvou RLQ osou, s ktorou je tretia FCA osa asociovaná, je tu najväčší. Druhá hlavná FCA osa separátnej analýzy migračných charakteristík korelovala s prvou aj druhou osou podobne slabo a variabilita, ktorú niesla mala na rozloženie migračných vlastností menší vplyv.

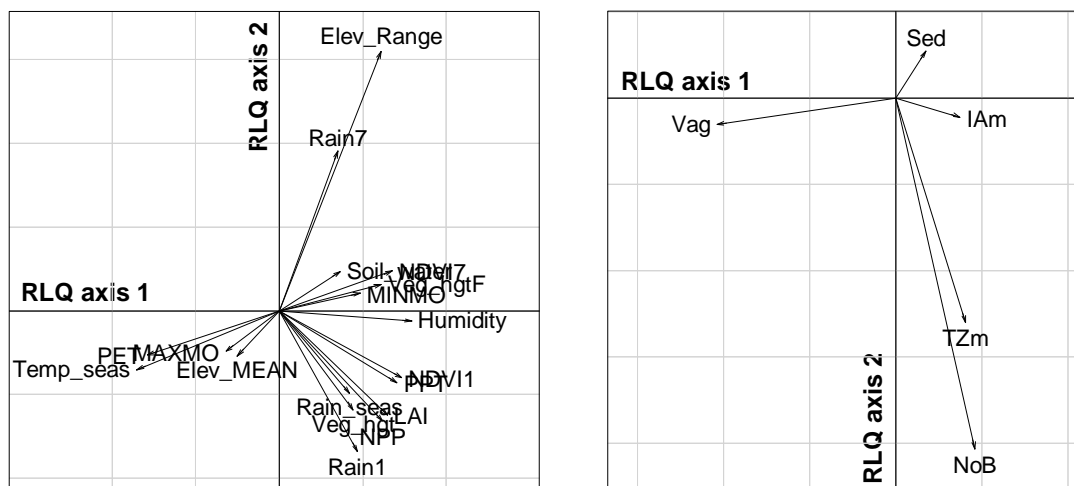


Obr. 22. Projekcia prvých štyroch os zo separátnej analýzy PCA environmentálnych premenných na prvé dve RLQ osy (ľavý graf). Projekcia prvých troch os zo separátnej analýzy FCA súboru migračných premenných (pravý graf). Čísla v označení zodpovedajú číslam daných os.

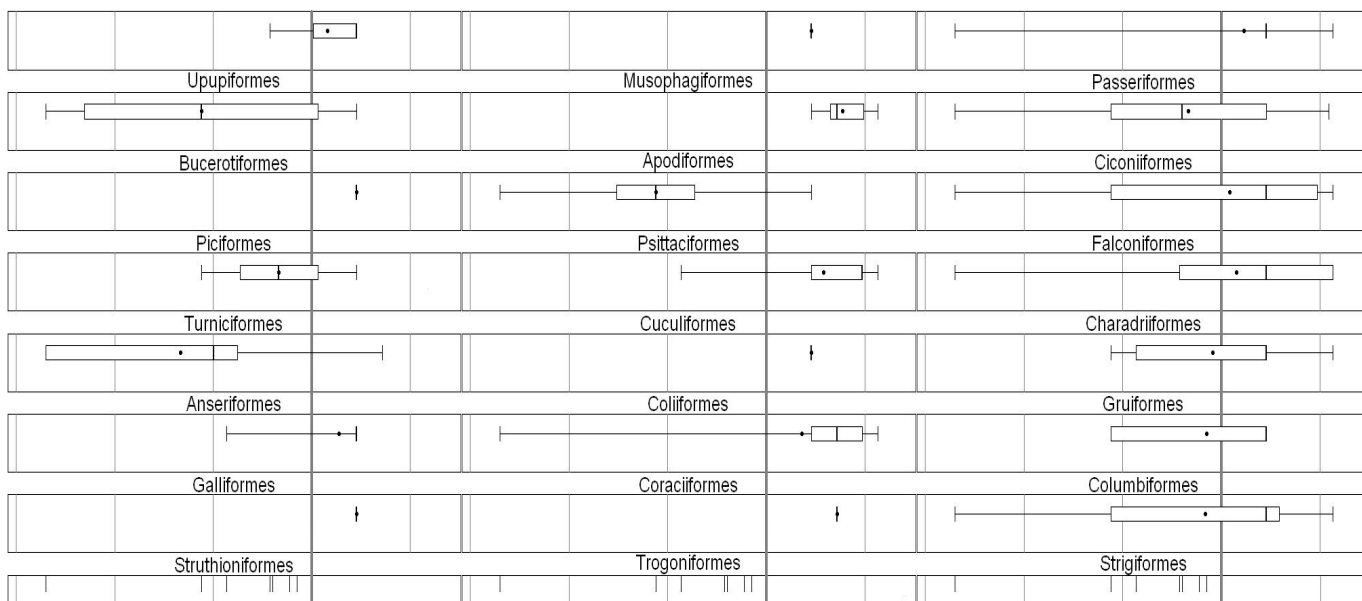
Váhy jednotlivých environmentálnych premenných v lineárnej kombinácii s novými skórami lokalít určovali pozíciu týchto premenných voči RLQ osám (Tabuľka 24). Projekcia premenných na prvej RLQ ose poukazovala na takmer zhodný gradient v podmienkach prostredia s gradientom na prvej hlavnej ose v separátnej PCA analýze (Obr. 23). S prvou RLQ osou bola najsilnejšie korelovaná vlhkosť (Humidity), vegetačný index v januári (NDVI1) i v júli (NDVI7) a primárna precipitácia (PPT). V opačnom smere ležali štyri premenné charakterizujúce teplotné výkyvy (Temp_seas), výpar (PET), priemernú teplotu najteplejšieho mesiaca (MAXMO) a nadmorskú výšku (Elev_MEAN) (Obr. 23). Relatívna pozícia premenných prostredia na druhej RLQ ose sa líšila v porovnaní s pozíciou premenných na druhej PCA ose (Tabuľka 24, Tabuľka 4). Rozdiel sa týkal predovšetkým premennej charakterizujúcej výškové prevýšenie (Elev_Range), ktorá dosahovala najvyšších absolútnych hodnôt skóre na druhej RLQ ose, avšak už nie druhej PCA ose, kde to bola práve naopak nadmorská výška. Taktiež ani priemerná teplota najchladnejšieho mesiaca (MINMO) a júlový vegetačný index nedosahovali na druhej RLQ ose výrazných hodnôt skóre v zrovnaní so separátnou analýzou. Zrážky v júli (Rain7) v koinertnej aj separátnej analýze dosahovali silnej korelácie s druhou osou. Hladina nadmorskej výšky nedosahovala vysokých skóre na druhej RLQ ose, v tomto smere variability sa ako dôležitejšie preukázali januárové zrážky (Rain1) a primárna produktivita (NPP) (Obr. 23). Obe RLQ osy postihovali dôležité geografické trendy, prvá RLQ osa, tak ako v predchádzajúcich analýzach, zachycovala západovo-východný trend v podmienkach prostredia, od oblastí predovšetkým bohatých na zrážky a vzdušnú vlhkosť s hustou vegetáciou až po oblasti suché s vysokými teplotami a teplotnými výkyvmi. Druhá RLQ osa vydeľovala oblasti, v rámci ktorých bolo väčšie výškové prevýšenie či sklon terénu a bohaté zrážky v zime, od oblastí, kde zase prevažujú zrážky v lete. Zjavne ide o latitudinálny trend.

Migračné stratégie korelované s novými skórami druhov boli usporiadané pozdĺž prvých dvoch RLQ os (Tabuľka 25). Najvyšších absolútnych hodnôt skóre na prvej RLQ ose dosahovala premenná vagrantného pohybu (Vag), v opačnom smere ležali všetky ostatné premenné, ktoré sa už medzi sebou výraznejšie nelíšili silou korelácie s prvou RLQ osou (Obr. 23). S druhou RLQ osou najsilnejšie korelovali premenné nehniedzdiacich druhov (NoB) a druhov migrujúcich do temperátnej oblasti (TZm). Druhy vagrantné a vnútroafrický migranti (IAm) boli asociované s druhou RLQ osou veľmi slabo. Druhy sedentárne (Sed) prirodzene ležali v opačnom smere než migranti, avšak už nedosahovali tak vysokých hodnôt skóre (Obr. 23). Vzájomné zrovnanie relatívnej pozície premenných prostredia a migračných charakteristík voči RLQ osám prezradzovalo vzájomnú asociáciu týchto premenných, tak ako

aj hodnoty kovariancií v Tabuľke 23. Druhy sedentárne sa nachádzali v oblastiach s vyšším podielom krovitej alebo stromovitej vegetácie a zároveň aj v sukulentnom Karoo (Príloha: Mi1). Možnosť ostávať na rovnakom mieste kladne koreluje s oblasťami bohatými na júlové zrážky a júlovú vegetáciu, s vyšším sklonom terénu, ďalej s oblasťami vyznačujúcimi sa vyššou pôdnou (Soil_water) i vzdušnou vlhkosťou. Dôležitú rolu zohral aj faktor vypovedajúci o výške vegetácie a jej odolnosti voči prípadným požiarom (Veg_hgtF). Sedentárne druhy sa teda nachádzajú v oblastiach so stálymi podmienkami a s dostatočnou vegetáciou. Vyhýbajú sa suchším miestam s teplotnými výkyvmi a je zjavné ich menšie zastúpenie v rozsiahlych trávnatých oblastiach. Naopak druhy, ktoré sú nútené činiť nepravidelné presuny budú dominovať takmer cez celú rozlohu náhornej plošiny, v trávnatých oblastiach a v Nama Karoo (Príloha: Mi2). Ich prítomnosť vykazuje vzájomnú kombináciu severojužného a západovýchodného trendu. Vagrancia bola signifikantne asociovaná so všetkými sledovanými premennými prostredia a jasne kladne korelovala s tými premennými, ktoré ležali v tom istom smere RLQ osy ako táto stratégia a teda tými, ktoré určovali nepriaznivé, suché, teplé a zároveň teplotne varujúce oblasti. S ostatnými premennými prostredia bola v negatívnej korelácii. Druhy s vagrantným spôsobom života, napríklad z rádu zúbkozobcov (Anseriformes) a papagájov (Psittaciformes), v takýchto podmienkach prostredia žili (Obr. 24). Vnútroafrických migrantov neovplyvňovali podmienky prostredia a ich rovnomerná distribúcia pokrývala celú oblasť južnej Afriky (Príloha: Mi3). Druhy migrujúce do mierneho pásma a v podstate všetky nehniedzdiace druhy vykazovali nerovnomerné rozloženie s dominantným výskytom v severnejšej časti trávnatých oblastí a vo fynbose (Príloha: M4, M5). Tieto prostredia sú ešte dostatočne produktívne a zároveň tu pravdepodobne nepanuje až taká vysoká miera medzidruhovej kompetície ako v savanách. Prítomnosť temperátnych návštevníkov je teda pravdepodobne vymedzená určitým typom habitatu a jej potravnou ponukou, keďže zjavný priestorový trend bol podporený pozitívnym vzťahom len s jednou premennou, výškovým prevýšením. (Nehniedzdiace druhy južnej Afriky boli ešte signifikantne korelované s oblasťami bohatými na vegetáciu v júli). Preukázala sa aj vyššia miera migrantov v pobrežných oblastiach, kde je dostatočná zásoba potravných zdrojov a morské vtáky sú obyčajne viac mobilné než ostatné druhy.



Obr. 23. Projekcia skórov environmentálnych premenných (ľavý graf) a premenných charakterizujúcich migračné stratégie (pravý graf) na prvé dve RLQ osy. Pozícia koncových bodov šípiek premenných voči RLQ osám značí ich koreláciu s nimi a podobná relatívna pozícia premenných v oboch grafoch určuje vzájomnú asociáciu environmentálnych a migračných vlastností.



Obr. 24. Rády juhoafrických vtákov rozložené pozdĺž prvej RLQ osy. Pozícia jednotlivých rádov pozdĺž RLQ osy je určená ich migračným správaním. Minimá a maximá sú znázornené ako horizontálne línie, kvartily sú vymedzené obdĺžnikom, medián je znázornený ako vertikálna čiara a priemer ako bod. Vertikálne línie v spodnej časti obrázku označujú pozíciu druhov pozdĺž prvej RLQ osy a hrubšia čiara prechádzajúca cez celý graf reprezentuje nulovú hodnotu na ose. Rozloženie vľavo od nuly je spojené so suchým prostredím s teplotnou sezonalitou a druhmi nomadickými, pozícia vpravo od nuly značí prostredie bohaté na zrážky a vegetáciu a hostí druhy sedentárne ale zároveň aj migrantov na dlhé vzdialenosti a druhy nehnездiace v juhoafrickej oblasti.

Tabuľka 24: Skóry environmentálnych premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
MAXMO	-0.128	-0.097
MINMO	0.193	0.042
Temp_seas	-0.341	-0.141
Rain1	0.187	-0.336
Rain7	0.140	0.381
Rain_seas	0.169	-0.198
PPT	0.281	-0.172
PET	-0.315	-0.106
Humidity	0.317	-0.024
Soil_water	0.146	0.093
Elev_MEAN	-0.100	-0.108
Elev_Range	0.243	0.619
NPP	0.247	-0.264
NDVI1	0.293	-0.160
NDVI7	0.270	0.095
LAI	0.259	-0.250
Veg_hgt	0.177	-0.237
Veg_hgtF	0.243	0.062

Tabuľka 25: Skóry migračných premenných na prvých dvoch RLQ osách
Najvyššie kladné a záporné hodnoty skórov sú označené tučne.

Premenná	RLQ osa 1	RLQ osa 2
Sed	0.350	0.542
Vag	-2.075	-0.305
IAm	0.748	-0.221
TZm	0.814	-2.603
NoB	0.920	-4.068

4. Diskusia

Druhová skladba vtáčích spoločenstiev

Vtácie spoločenstvá južnej Afriky boli silne asociované s geografickými trendmi v premenných prostredia, čím napovedali, že deterministické ekologické procesy budú hrať rolu v priestorovej štruktúre druhovej skladby. Všetky environmentálne premenné vykazovali veľmi silné priestorové trendy, obzvlášť v hlavných smeroch geografických súradníc, čím však podmieňovali svoj (ale i samotného priestoru) veľmi slabý marginálny vplyv na druhovú skladbu. Väčšinový prekryv pôsobenia environmentálnych charakteristík a priestoru znemožnil separáciu oboch typov determinantov vo vzťahu s druhovou kompozíciou. Z tohto dôvodu ani malá proporcia čistého vplyvu priestoru nemohla slúžiť ako dôkaz slabých disperzných obmedzení, i keď tie som pre charakter skúmanej skupiny druhov nebrala v úvahu. Každopádne podmienená variancia vysvetlená podmienkami prostredia tvorila takmer polovicu z celkovej variability v druhovej skladbe. Najväčší rozsah variability sa ukázal ako dôsledok vplyvu environmentálnych premenných spojených s dostupnosťou vody (vo forme zrážok a celkovej precipitácie) a s mierou bohatosti vegetácie (zastúpenou vegetačným indexom, indexom listovej plochy a produktivitou), ktoré sa stali svojim plynulým vzostupným gradientom západových-východných smerom najsilnejším určovateľom zmien v štruktúre druhových spoločenstiev. Približne polovičnou mierou než predchádzajúce sa na druhovej skladbe podieľali premenné, ktorých priestorová variabilita ležala v severo-južnom smere. Jednalo sa o zimné zrážky, ktoré prevažujú pozdĺž južnej časti sledovanej oblasti a o maximálne hodnoty teplôt a výpar vody, ktoré zase prevažujú v severnej časti náhornej plošiny. Druhovou variabilitu v neposlednej rade ovplyvňoval aj altitudinálny gradient v podmienkach prostredia. V tomto smere najviac kolísala hladina najnižších dosiahnutých teplôt. Pomer vysvetlenej variancie bol daný aj diverzitou rôznych vtáčích spoločenstiev a vzácnymi druhmi, ktorých prezenciu v spoločenstve nie je vždy možné spájať s environmentálnymi podmienkami. Nevysvetlená časť variability mohla spadať aj na vrub takých premenných, ktoré do analýzy neboli zahrnuté. Prikláňala by som sa k vertikálnemu členeniu vegetácie, ktoré ťažko možno zastúpiť inou vegetačnou charakteristikou ako napríklad indexom listovej plochy alebo vegetačným indexom, i keď budú s nimi jednoznačne nejakým spôsobom korelovať. Index listovej plochy vypovedá o denzite vegetácie, ale nie už

o fyzickej štruktúre habitatu. Zatiaľ čo husté kroviská môžu nepriaznivo ovplyvňovať výskyt určitých druhov (hniezdiacich či kfmiacich sa na zemi), prezencia vysokých stromov podobnej listovej hustoty, presahujúcich pomerne nízku úroveň krovísk, umožňuje existenciu ďalších druhov, pre ktoré nie je prízemný habitat podstatný (Seymour & Dean 2010). Takto sa určité druhy vtákov budú spolu vyskytovať v jednej oblasti, zatiaľ čo druhá môže hostiť celkom odlišnú skladbu druhov, i keď budú obe oblasti podobnej produktivity či vegetačného indexu. Ďalším nezahrnutým prediktorom druhovej štruktúry bola rola biotických faktorov. Medzidruhová kompetícia či predácia môže byť dodatočným obmedzením v existencii určitých druhov v inak vhodných habitatoch. Pochopenie a identifikácia faktorov, ktoré determinujú javy priestorovej diverzity vtáčích spoločenstiev, umožňuje odhaliť mechanizmy podieľajúce sa na druhovej či funkčnej biodiverzite.

Geografické trendy vo vlastnostiach a životných stratégiach juhoafrických vtákov

Zamerala som sa na priame prepojenie rozmanitých životných stratégií juhoafrických vtákov so súborom environmentálnych činiteľov. Mojm cieľom bolo určiť ktoré podmienky prostredia determinujú ktoré druhové vlastnosti. Našla som vysoko signifikantný vzťah medzi geografickým rozložením mnohých vlastností druhov a distribúciou environmentálnych premenných. Samotným cieľom nebolo len identifikovať jednotlivé korelácie medzi vlastnosťami a environmentálnymi premennými, ale aj definovať funkčné skupiny druhov ako rôzne kombinácie vlastností, utvárajúce sa v odozve na určité podmienky prostredia, bez ohľadu na ich taxonomickú príslušnosť.

o Morfológia a stratégie s ňou spojené

Vtáky sú po svojej fyzickej stránke naozaj rozmanitou skupinou druhov, avšak v porovnaní s inými veľkými taxonomickými skupinami živočíchov, sú pomerne morfológicky jednotné. Vďaka uniformnému stavebnému plánu ich tela, je vtáky ale možné zrovnávať a to i v jednotlivých telesných štruktúrach. Za predpokladu, že u všetkých druhov majú telesné externity podobnú funkciu, v zmysle podieľania sa na podobných životných aktivitách a mechanizmoch, môžeme sa dopátrať po príčinách ich varíovania v krajine. Zistila som, že morfológické parametre vtáčích druhov sú nerovnomerne rozložené skrz

oblasť južnej Afriky (Príloha: M1 – M5). Ani jeden z telesných rozmerov nevykazoval výraznejší latitudinálny trend v rozložení. Longitudinálny trend distribúcie som zaznamenala u dĺžky tarzu a zobáku, pričom mali opačný priebeh. Geografická distribúcia dĺžky chvostu ukazovala na zoskupené oblasti s podobnými rozmermi tohto parametru, podobne tomu bolo aj u telesnej hmotnosti. Dĺžka krídla ako jediný morfológický parameter nevykazoval žiaden priestorový jav.

RLQ analýza odhalila silnú spojitosť medzi environmentálnymi premennými a morfológiou vtáčích druhov. Všetky sledované telesné rozmery majú určitý význam, ten sa ale líši v zmysle ich funkčného uplatnenia v kontexte s vonkajšími podmienkami prostredia. Ako najdôležitejším morfológickým parametrom sa ukázala dĺžka zobáku a dĺžka tarzu. Geografické rozloženie oboch telesných rozmerov dobre kopíruje hlavné environmentálne trendy juhoafrickej oblasti. Je zjavné, že priestorové zmeny podmienok prostredia budú značne vplývať na distribúciu druhov prostredníctvom týchto ich dvoch vlastností. Zobák je nepochybne veľmi dôležitou štruktúrou uplatňujúcou sa v činnostiach spojených so získavaním potravy. Široké spektrum potravných ponuky determinuje aj mieru akou sa môžu druhy citlivo prispôbovať svojim zobákom na rôzne typy potravy. Druhy s väčším zobákom sa nachádzajú v produktívnom prostredí bohatého na vegetáciu a vodné zdroje, pravdepodobne je to dané väčším podielom nektarivoru a plodov v týchto oblastiach, ktoré môžu predstavovať významné zložky potravy. Dôležitou vlastnosťou je aj samotná mobilita vtákov a tomu zodpovedajúca dĺžka ich nôh a krídel. V suchých nehostinných oblastiach dominujú druhy s dlhším tarzom a v oblastiach s redšie rastúcou vyššou vegetáciou druhy s dlhšími krídlami. V oboch prípadoch to napovedá o zjavnej potrebe premiestňovať sa na dlhšie vzdialenosti či už v letku alebo po zemi, za účelom vyhľadávania riedko vyskytujúcich sa potravných alebo iných zdrojov. Dlhonohé vtáctvo preskúmava okolie v suchom prostredí s chudobnou vegetáciou premiestňujúc sa kráčaním a u menších druhov vzhľadom na malé možnosti schovať sa v riedkej vegetácii je už výhodnejšie mať dlhšie nohy a niest' telo vyššie nad horúcou zemou. Väčšie druhy obývajú oblasti so sezónne kulminujúcou vegetáciou obyčajne akáciových krovísk a stromov rastúcich na vlhkých hlinitých pôdach. Rolu v zhlukovitej distribúcií danej vlastnosti zohrávajú určité topografické faktory (pôdna vlhkosť a štruktúra vegetácie), ktoré rozbíjajú kontinuálne latitudinálne a longitudinálne klimatické gradienty, s príspevom priestorovej autokorelácie. V južnej časti náhornej plošiny s hlinitými pôdami schopnými zadržiavať pôdnu vlhkosť je dosiahnutý vysoký vegetačný pokryv, ale zároveň aj jej veľké sezónne zmeny v dôsledku striedajúcich sa období sucha a dažďov. V súvislosti s týmto zistením u juhoafrickej avifauny Greve *et al.* (2008) spomína hypotézu

odolnosti, keď väčšie druhy sú schopné lepšie prežiť v oblastiach s periodickou dostupnosťou potravy. Zároveň sa ale väčšie druhy nenachádzajú v oblastiach hustejšej vegetácie krovísk a lesov južnejšie za hranicou náhornej plošiny ako by sa dalo očakávať na základe rozloženia pôdnej vlhkosti, s ktorou väčšie druhy pozitívne korelujú. Tu dostupnosť pôdnej vody vplýva na dobrú vegetačnú pokrývnosť krajiny, ktorá ale neovplyvuje sezónnymi zmenami a dosahuje vysokých hustôt. Pre pohyb v hustej vegetácii sú lepšie uspôsobené vtáky s menším telom. Pokles telesnej veľkosti v štruktúrne komplexnom habitate doložili už aj iní autori (napr. Tellería & Carrascal 1994, Polo & Carrascal 1999, Seymour & Dean 2010). Relatívne dlhší chvost budú mať zástupcovia tých rádov, kde v tomto znaku môže zohrávať úlohu napríklad pohlavný výber, ale jeho rozmery nebudú kritické v súvislosti s podmienkami prostredia. Prvá RLQ osa zachycovala smer najväčšej variability z environmentálneho priestoru, kde určujúcimi premennými bola na jednej strane produktivita, vlhkosť a bohatosť vegetácie, na strane druhej teplotná sezonalita a výpar. Druhá osa zachycovala takmer celú zbytkovú časť variability a tá sa líšila v závislosti na taxonomickom vymedzení. Pre všetky druhy na tejto druhej RLQ ose bol dôležitý altitudinálny gradient podmienok prostredia, ale v rámci jednotlivých rádov už nemala vplyv teplota a nadmorská výška ale premenné vymedzujúce južné nížinné okrajové oblasti (zrážky v júli a sklon terénu) a zároveň produktivita. Variabilita v environmentálnych premenných zachytená prvou a druhou RLQ osou najviac ovplyvňovala geografické trendy v rozložení druhov na základe ich morfológie. Zaujímavým zistením bol ale nesúlad medzi maximálnou variabilitou v štruktúre dát morfológických vlastností a variabilitou, ktorú podchytila prvá RLQ osa. Hlavná osa zo separátnej PCA analýzy zachycovala najväčšiu variabilitu v morfológických premenných v rámci súboru druhov, ale už bez ohľadu na pozíciu druhov v skutočnom priestore. A keďže prvá RLQ osa zachytila len o niečo málo menej než polovicu z tejto celkovej variability morfológického priestoru, je zjavné, že pre distribúciu druhov v priestore bude kritická variabilita medzi inými morfológickými znakmi, než tými ktoré určujú jej maximum. Morfológickou vlastnosťou významne sa podieľajúcou na priestorovom usporiadaní juhoafrických druhov je spomínaná dĺžka zobáku a tarzu a v rámci jednotlivých druhov aj dĺžka krídla, pričom západovýchodný gradient environmentálnych podmienok oddeľuje od seba druhy s relatívne dlhším zobákom od druhov s relatívne dlhším tarzom (Príloha: M4a) a M5a)).

- *Potravné stratégie*

V dnešnej dobe môžeme u vtákov pozorovať najširšie spektrum potravného správania, ktoré zasahuje cez mnohé trofické úrovne. Potravné zvyklosti odrážajú jednak vnútorné aspekty druhov ako je ich telesná hmotnosť, anatomické prispôsobenia, či bazálny metabolizmus (McNab 1988), tak aj vypovedajú o hniezdných stratégiách a pohybe druhov v priestore vzhľadom na potravnú ponuku. Prostredníctvom potravných preferencií sa utvárajú aj komplexné ekologické vzťahy s ostatnými skupinami druhov. Predácia podporuje nenápadnosť koristi, v odozve na ktorú si vtáky vytvorili rôzne techniky vyhľadávania. Dôležitosť vtákov ako disperzorov semien zase dokladá vzájomná kompetícia rastlín o ich pozornosť, čím je vyvinutý tlak napríklad na nápaditosť a chuťnosť plodov alebo na ich abundanciu (Morton 1973). Jednotlivé zložky a typy potravy netvoria rovnaké podiely v potravnnej skladbe, obyčajne je minoritná folivoria a frugivoria voči prevažujúcej insektivorií. Nie je ani veľa tých, čo majú ako hlavný zdroj obživy vyššie stavovce alebo nektár kvetov. Je zjavné, že potravné preferencie budú okrem už spomínaných prispôsobení v iných vlastnostiach nejakým spôsobom zodpovedné aj za samotnú distribúciu druhov v krajine s rôzne varírujúcimi potravnými možnosťami. Geografické trendy v rozložení potravného chovania to dokladajú gradientmi v odlišných typoch prostredia (Príloha: F1 – F10). Veľmi podobný nekontinuálny trend vykazujú druhy folivorné a granivorné. Druhy, u ktorých prevažuje jedna z živočíšnych zložiek potravy, vykazujú longitudinálny gradient, pričom insektivoria má opačný charakter než ostatné. Žiaden trend už ale nebol zjavný, ak sa pozeráme na skupinu druhov, ktorej potrava pozostáva so všetkých živočíšnych zložiek alebo z rastlinnej a zároveň aj zo živočíšnej zložky. Nápadná sa dokonca nepreukázala ani nektarivoria.

V súbore dát potravných charakteristík RLQ analýza poukázala na význam len určitých potravných stratégií v zmysle ich nerovnomerného rozloženia v juhoafrickej oblasti. Signifikantný gradient v distribúcií v závislosti na vonkajších podmienkach preukázali len druhy hmyzožravé, druhy živiace sa predovšetkým rybami a plazmi a druhy zdochlinožravé. Určovateľom v štruktúre druhovej skladby na základe ich potravného chovania sa stal celý súbor environmentálnych premenných, ktoré svojou vzájomnou kombináciou vytvárali longitudinálny gradient, oddeľujúci od seba dva distinktné typy prostredia. Proti sebe prebiehal priestorový trend zvyšujúceho sa pomeru insektivorie, folivorie, granivorie a druhov živiacich sa nižšími stavovcami so zdochlinožravosťou. Zástupcami prvej skupiny sú napríklad zúbkozobce (Anseriformes), trogoni (Trogoniformes), myšovce (Coliiformes),

papagáje (Psittaciformes), turakovce (Musophagiformes) a druhú potravnú skupinu zastupujú napríklad zoborožce (Bucerotiformes) a dudky (Upupiformes). Hmyz a vôbec bezstavovce tvoria nutrične bohatú a pomerne ľahko dostupnú potravu. Rôzne štruktúrne úrovne vegetácie produktívneho prostredia poskytujú na relatívne malej ploche dostatok mikrohabitátov pre väčšie množstvo hmyzu a iných drobných bezstavovcov a vtáky bez nutnosti väčších presunov môžu na nich často a pravidelne predovať (zároveň bol však hmyz najvhodnejšou potravou aj pre migrujúce druhy). Naopak, v nehostinnom prostredí s riedkou vegetáciou je dostupnosť potravy nepredvídateľná a druhy tu žijúce budú kompenzovať dlhšie časové úseky medzi prísunom potravy väčšou korisťou rôznych stavovcov. Pri vyhľadávaní potravy tu zohraje rolu aj vzdialenosť, ktorú treba preskúmať, na úkor menších veľkostí koristi. Nepochybne je veľa druhov konzumujúcich živú menšiu korisť, ktoré zároveň v prípade nutnosti využívajú možnosti prostredia, ktoré im často poskytuje aj dobre vyhľadateľné telá mŕtvych zvierat. Zároveň druhy, ktoré sa na potravnú stratégiu zdochlinožravosti aj viac špecializovali, sú odolnejšie voči extrémne suchým podmienkam a zároveň lepšie znášajú aj chladné teploty, čím sa stávajú striktnejšími púštnymi obyvateľmi než predchádzajúca skupina druhov. To, že sa nepreukázal významný vzťah frugivorie s environmentálnymi premennými, ale napriek tomu je tu určitý priestorový trend, môže predsa len svedčiť o špecifickom habitate, ktorý nepodchytila ani kombinácia vysvetľujúcich premenných ani určitá skupina druhov s areálom výskytu len v tejto oblasti. Takýmto habitatom je pravdepodobne oblasť s vysokými stromami, rastúcimi v Kalahari, pod ktorými sa darí určitým rastlinám s bohatými dužinatými plodmi (Dean *et al.* 1999, Seymour & Dean 2010). Obdobne aj semenožravé druhy, najčastejšie zbierajúce túto zložku potravy zo zeme, sú viazané na habitat trávín bez hustejšieho kríkového porastu (Dean 1997), ktorý nie je definovaný zahrnutými environmentálnymi premennými. Prvá RLQ osa podchytila variabilitu prostredia danú v jednom smere produktivitou, hustotou vegetačného pokryvu a zrážkami a v druhom smere hlavne teplotnou sezonalitou a evapotranspiráciou. Ale už nezachycovala štruktúru v potravných stratégiách v podobe nezávislej na týchto environmentálnych podmienkach. Najväčšia variabilita separátneho súboru potravných stratégií vydeľovala všetky druhy mäsožravé okrem hmyzožravcov od všetkých druhov živiacich sa rastlinnou potravou. Tento smer variability ako samotný nebol najpodstatnejší vo vzťahu s podmienkami prostredia. Dôležité boli aj rozdiely medzi hmyzožravosťou a ostatnými potravnými preferenciami, taktiež medzi druhmi, ktorej dominantnú zložkou potravy tvorili nižšie stavovce a zdochliny a tými druhmi, ktoré sa živili predovšetkým vyššími stavovcami. Zdá sa, že variabilita, v smere ktorej rastú rozdiely v zastúpení druhov živiacich sa nižšími a vyššími

stavovcami, sa odrazí aj v rozdielnych prostrediach, kde sa uplatňujú obe stratégie i keď sa môže javiť, že oblasti ich výskytu sa značne prekrývajú. Vysvetlením môže byť nesúlad v rámci skupiny druhov živiacich sa vyššími stavovcami, kde zložkou potravy boli vtáky a cicavce a z toho vyplývajúcich rozdielov v preferenciách na iný typ prostredia. Rozdiely nebudú ležať medzi typom lovenej koristi, ale v spôsobe lovu. Dravé vtáky otvorených a uzatvorených habitatov budú totižto uprednostňovať celkom rozdielne podmienky prostredia. Heterogenita vplývajúcich premenných v jednej potravnnej skupine mohla spôsobiť, že sa nepreukázal vzťah predátorov vyšších stavovcov s prostredím. Druhá RLQ osa nezachycuje už takmer žiadnu spoločnú varianciu súborov environmentálnych a potravných premenných. Pozdĺž nej ležala variabilita medzi zdochlinožravosťou a mäsožravosťou, čo napovedalo o nepatrnom význame rozdielu medzi týmito potravnými zvyklosťami v zmysle ich rozloženia v priestore. Podobne sa málo podstatné v druhovej skladbe ukázali aj rozdiely medzi druhmi požírajúcimi suché semená a druhmi plodožravými a nektarivornými.

- *Reprodukčné stratégie*

Obrovská variabilita v životných stratégiách spojených s reprodukciou, hniezdením a sociálnym správaním u vtákov je už dlho v poprednom záujme ekológov. Príčiny variovania mnohých vlastností spojených s reprodukciou súvisia so širokou škálou environmentálnych podmienok s ohľadom na ich priestorové trendy, gradient v dostupnosti vhodných potravných a hniezdnych zdrojov a na sezonalitu. Niektoré reprodukčné a hniezdne charakteristiky môžu navzájom korelovať, čím poukazujú na podobné environmentálne determinanty alebo ich vzájomný konzervativizmus v rámci určitej línie druhov. Naopak, ich vzájomná negatívna korelácia môže poukazovať na určité trade-off. Hniezdne obdobie vtáci časujú i v oblastiach trópov. Periodicitu určuje najčastejšie svetlo, zrážky a dostupnosť vhodnej potravy pre mláďatá. Juhoafrická oblasť nie je ochudobnená ani o jeden zo základných typov hniezd. Rozmanitosť počína druhmi, ktoré žiadne hniezda nestavajú (napr. *Scleroptila africanus*) až po také druhy, ktoré do stavby hniezda investujú nemalé časové obdobie a úsilie a vytvárajú kompaktné, zložité hniezdne štruktúry (napr. Ploceidae). Otvorená krajina trávnatých pláni a saván poskytuje možnosť pre viacero stratégií umiestnenia hniezd, ktoré môžu byť buď nenápadné alebo nedostupné. Vajcia vtákov sú pomerne jednotné vo svojej veľkosti a tvare v porovnaní s variabilitou, ktorú nesie veľkosť znášky. Jediné v tomto súbore životných stratégií spojených s rozmnožovaním a sociálnymi

vzťahmi sa preukázali rozdiely medzi samcami a samicami, na rozdiel od morfológických, potravných a migračných stratégií, kde obe pohlavia figurovali v rovnakých úlohách. Samotný sociálny systém môže napovedať o rozdielnych rolách pohlaví v ďalších reprodukčných atribútoch spojených so stavbou hniezda a starostlivosťou o mláďatá. Vývin mláďat v rámci jednotlivých čeladi a veľakrát aj v rámci celých rádov je fylogeneticky zakonzervovaný a bude určovať možnosti a mieru v akej môžu variovať ostatné vlastnosti s vývinom úzko spojené. Mnohé reprodukčné charakteristiky citlivo reagujú na environmentálne gradienty skrz oblasť južnej Afriky svojim značne nerovnomerným rozložením (Príloha: B1 – B20). Na rozdiel od ostatných súborov vlastností druhov sa tu nepreukázal longitudinálny gradient. Oveľa nápadnejším bol severojužný gradient so skokovitým prechodom. Tým sa vyznačovala distribúcia druhov solitérnych (Príloha: B1), druhov stavajúcich uzatvorené hniezda (Príloha: B7) alebo hniezda dutinové (Príloha: B8), druhov altriciálnych (Príloha: B14) a druhov, ktorých hniezdenie je sprevádzané kooperatívnou starostlivosťou o mláďatá (Príloha: B16). Najnápadnejším a najčastejším bol však geografický trend kopírujúci priestorové vymedzenie habitatu saván a vymedzenie oblasti trávnatých pláni spolu s habitatom polopúští. Priestorovému javu rozloženia saván podliehali charakteristiky, ktoré určovali otvorenú stavbu hniezda (Príloha: B6), teritorialitu (Príloha: B15), hniezdnu parazitáciu hostiteľom (Príloha: B17) a sexuálny dimorfizmus (Príloha: B18). Druhy solitérne (Príloha: B1) a altriciálne (Príloha: B14) dominovali v celej oblasti saván a Kalahari a zároveň aj v severnej časti Karoo. Oblasti trávín a púští Karoo sa vyznačovali vyšším pomerom druhov koloniálnych (Príloha: B3), druhov hniezdiacich na zemi (Príloha: B4) alebo v blízkosti zeme (Príloha: B5), druhov prekociálnych (Príloha: B12) a semiprekociálnych (Príloha: B13) a v týchto oblastiach mali druhy väčšie znášky (Príloha: B19) a zároveň aj väčšie vajcia (Príloha: B20). Vytváranie a distribúciu sociálnych systémov neovplyňovali environmentálne činitele a príslušnosť k monogamii (Príloha: B9), polygynii (Príloha: B10) alebo k polyandrii (Príloha: B11) nevykazovala žiaden výraznejší priestorový trend.

Široká škála rôznych reprodukčných stratégií preukázala viac menej jeden spoločný geografický trend rozdeľujúci oblasť južnej Afriky na dve nekontinuálne prepojené prostredia; najčastejšie na tráviny s Karoo a na savany s fynbosom. V oboch prostrediach sa ustálili dve skupiny rozličných, často protichodných stratégií. Prvá skupina môže byť tvorená druhmi koloniálnymi a druhmi, ktoré budú hniezdiť obvykle na zemi a budú mať prekociálne alebo semiprekociálne mláďatá a väčšie znášky. Prekociálne druhy sa vyvíjajú rýchlejšie, sebestačnejšie a sú skôr mobilnejšie než druhy altriciálne. Kratšia a menej intenzívna

starostlivosť, ktorú vyžadujú, dovoľí rodičom investovať reprodukčné úsilie do veľkosti znášky (Ricklefs 1984, Jetz *et al.* 2008). Zároveň sa môže v niektorých oblastiach alebo pre niektoré druhy preukázať aj korelácia s veľkosťou vajcia, pretože to musí nie byť pre vývin prekociálnych mláďat väčšie nutričné zásoby. Vyskytujú sa ale aj prípady, keď väčšie vajcia sú kladené v menších znáškach a to predovšetkým v suchom a teplotne sezónnom prostredí. Dôvodom môže byť väčší pomer objemu k ploche vajcia a jeho väčšia odolnosť voči stratám vody. Pri celosvetovom zrovnaní, druhy hniezdiace v prostredí so značnou periodicitou v podmienkach prostredia, budú mať väčšie znášky, pretože svoj celý reprodukčný vklad uplatňujú naraz, obvyčajne jednorodne vo vhodnom období (Jetz *et al.* 2008). V rámci južnej Afriky naopak, najmenšie znášky sú práve v oblastiach s najväčšími teplotnými výkyvmi. Relatívne teplé podnebie v celej juhoafrickej oblasti dovoľuje pokusy o znášku v priebehu roku opakovať a v nehostinnejšom prostredí Karoo by sa neoplatilo riskovať veľké úsilie do každej znášky. Dôvodom, že veľkosť znášky nedominuje v úplne najproduktívnejších oblastiach môže byť zase vysoká miera medzidruhovej alebo aj vnútroruhovej kompetície o potravné alebo hniezdne zdroje. Umiestnenie hniezd na zem alebo v blízkosti zeme vyplýva z charakteru vegetácie, v prvom prípade trávnatých oblastí a v druhom prípade nižšieho sukulentného porastu v Karoo. V otvorených habitatoch sa koloniálne hniezdenie stáva účinnou obranou proti predáciám. Kolonialita sa prirodzene vylučuje s teritorialitou, v zmysle obhajoby väčšieho územia a zdrojov k nemu prináležiacich, nie len samotného hniezda. Druhú skupinu s antagonistickými stratégiami budú teda tvoriť druhy často teritoriálne, solitérne, s miskovitým či uzatvoreným stromovým alebo dutinovým hniezdom a s altriciálnymi mláďatami. Druhy obhajujúce svoje teritória tak činia napríklad v oblastiach s väčšou hustotou stromového porastu, kde štruktúra vegetácie podmieňuje väčšie populačné density a vzniká potreba intenzívne kompetovať o zdroje. Dlhší vývoj a opatera o sprvu slepé, holé a poikilotermné mláďatá vyžaduje dlhšie časové obdobie v nerušenom prostredí stabilných hniezd. Tomu zodpovedajú aj značne sa prekrývajúce areály rozšírenia skupín druhov s altriciálnymi mláďatami a skupiny druhov hniezdiacich v dutinách. Miskovité otvorené hniezda sú pomerne časté hniezdne štruktúry a ich výskyt alternuje k rozšíreniu zemných hniezd. Uzatvorené hniezda spadajú buď do kategórie hniezd v blízkosti zeme a predstavujú kompaktné štruktúry v trsoch trávy sukulentného Karoo alebo patria do kategórie stromových hniezd a distribúciou zahŕňajú oblasti severnej savany. Prvá RLQ osa nebola poznačená len majoritným gradientom v environmentálnej štruktúre, na rozdiel od predchádzajúcich analýz zachycovala zložitejšiu kombináciu rôznou mierou podchytenej variability v rôznych smeroch, čím členila priestor skôr na základe habitatového vymedzenia

a rolu zohrala aj teplota. Aj pomer medzi vysvetlenou variabilitou prvou a druhou RLQ osou nebol tak markantný ako v predchádzajúcich analýzach, svedčiaci o nekontinuálnom geografickom trende v hlavných environmentálnych determinantoch. Latitudinálny gradient zachytený druhou osou predstavoval nápadnejší jav s ohľadom na reprodukčné stratégie, než gradient vytvorený v smere najväčšej variability v environmentálnom priestore. Prvá RLQ osa vydeľovala druhy na slow-fast kontinuu a zachycovala najväčšiu variabilitu v separátnej štruktúre reprodukčných stratégií. Prekociálne druhy s rýchlym vývojom a s väčším množstvom mláďat, s malou hniezdnou investíciou ležali na jednej strane zachytenej variability (napr. Anseriformes, Galliformes, Gruiformes, Charadriiformes) a druhá strana variability prináležala druhom altriciálnym s menším počtom mláďat, veľkej investície do nich a pomalým dospievaním (napr. Piciformes, Upupiformes, Columbiformes, Falconiformes, Coraciiformes). Zároveň sa preukázalo funkčné vylúčenie medzi druhmi, u ktorých sa uplatňuje kooperatívne hniezdenie a druhmi, ktoré často podliehajú hniezdnemu parazitizmu. Prípadne súlad medzi druhmi polyandrnými, či tými, kde sa o potomstvo starajú samci a druhmi s kooperatívnou starostlivosťou.

○ *Migračné stratégie*

Mnoho populácií vtákov vykazuje migráciu na kratšie či dlhšie vzdialenosti. K takýmto pravidelným presunom sú nútené pod vplyvom zmien v charaktere habitatu, v potravnjej ponuke a v klimatických podmienkach. Druhy migrujúce do južnej Afriky z temperátnych oblastí sú migranti dlhších vzdialeností. Posledné štúdie dokladajú, že mnoho migrujúcich spevavcov má evolučný počiatok práve v južnej Afrike a temperátne oblasti navštevujú kvôli hniezdeniu a nie že by cieľom ich dočasnej návštevy boli trópy. Niektoré vtáky nie sú schopné prekonať oblasť Sahary a migrujú len v rámci Afriky. Nepraví migranti sa presúvajú len v počiatkovej fáze ich života, keď opúšťajú hniezdište svojich rodičov. Mnoho druhov samozrejme nevykazuje pravidelné presuny, ich pohyb krajinou je neustály a náhodný, hranice ich areálu rozšírenia môžu variovať. A mnoho druhov je usadlých. Migračné stratégie tiež preukázali priestorové javy v nerovnomernom rozložení (Príloha: Mi1 – Mi5). Priestorové trendy v rozložení druhov usadlých a druhov vandrujúcich vykazovali opačný priebeh. Druhy pravidelne sa presúvajúce v rámci Afriky nepreukázali gradient v rozložení. Distribúcia migrantov dlhších vzdialeností a skupiny druhov zahŕňajúcej všetky nehniezdiace vtáky juhoafrickej oblasti, bola takmer totožná, čo znamenalo, že väčšina

nehniezdiacich vtákov boli práve migranti temperátnej zóny. Ani v jednej stratégii sa nepreukázal výrazný latitudinálny alebo longitudinálny gradient.

Aj v prípade tohto posledného súboru životných stratégií sa preukázala spojitosť medzi podmienkami prostredia a migračným správaním. Najsilnejší vzťah sa vyskytol u nepravidelného nomadického chovania druhov (napr. Anseriformes, Psittaciformes, Bucerotiformes) a o niečo menej u stratégie sedentárnosti. Druhom obývajúcim otvorené habitaty s redšou potravnou ponukou neostáva nič iné, ako sa neustále presúvať na lokality s momentálne vhodnejšími podmienkami. Výrazný gradient v distribúcií temperátnych migrantov (napr. Upupiformes, Hirundinidae, Meropidae, Camprimulgidae) a malé množstvo ich ovplyvňujúcich environmentálnych činiteľov napovedá o role biologických faktorov. Takže zatiaľ, čo je vagrancia striktné podmienená celým súborom premenných prostredia, migranti budú pravdepodobne ovplyvnený aj aspektmi medzidruhových vzťahov. Čo je celkom možné, keďže návštevníci z mierneho pásma vstupujú do nového prostredia a sú v značnej kompetičnej nevýhode oproti ostatným vtákom, ktoré fungujú v prostredí neustále a vytvárajú si rôzne ekologické vzťahy bez toho, aby ich museli prerušovať. Tými sú druhy usadlé, ktoré môžu obývať pomerne malé územia aj pod značnými populačnými hustotami. Napriek tomu sa migranti neutiahli do nehostinných oblastí, je to dané potrebou väčšieho podielu insektivornej zložky potravy a faktom, že veľa z nich má evolučný počiatok práve v južnej Afrike. Prvá RLQ osa zachytila maximum variability súboru environmentálnych premenných ale už nie súboru migračných stratégií. Hlavné smery štruktúry súboru podmienok prostredia budú aj hlavnými determinantmi v rozložení celého súboru vlastností spojených s migráciou. Prvá hlavná osa environmentálneho súboru dát zahrnula gradient v produktivite a druhá hlavná osa vyzdvihla dôležitosť zrážok. Naopak, najväčšia variabilita v migračnom chovaní, ktorá ležala medzi migrantmi na dlhšie vzdialenosti a ostatnými druhmi, nebude najdôležitejšia v spojitosti s rozložením environmentálnych podmienok skrz juhoafrickú oblasť. Táto variabilita bude ležať až na druhej RLQ ose a s prvou bude asociovaná variabilita medzi vagrantmi a vnútroafrickými migrantmi (napr. Halcyon, Phoenicopteridae, Cuculidae), práve asi kvôli miere akou premenné prostredia dokázali ovplyvňovať určité migračné správanie.

Našla som silnú signifikantnú koreláciu medzi funkčnými vlastnosťami druhov, morfológiou a životnými stratégiami, a hlavnými environmentálnymi gradientami v oblasti ich výskytu. Skrz vplyv environmentálnych podmienok na fitness jednotlivých druhov

v určitom ekologickom čase vznikajú kombinácie adaptácií pre prežitie a rozmnožovanie. Kombinácie vychádzajú z trade-off medzi rozdielnymi taktikami v závislosti na podmienkach habitatu, ktoré obmedzujú rozsah týchto prijateľných životných stratégií, ale zase nevyvolávajú uniformitu. Spoločná reakcia rôznych stratégií na rovnaké premenné prostredia môže slúžiť na definovanie funkčných skupín, tak ako aj funkčnej diverzity u juhoafrickej avifauny. Použitie RLQ analýzy mi umožnilo zachytenú variabilitu v environmentálnych činiteľoch priamo spájať s funkčnou diverzitou a s funkčnou variabilitou. Geografické trendy v environmentálnych podmienkach môžem deliť na skupiny na základe charakteru akým determinujú rozloženie životných stratégií. Najhlavnejším gradientom sa ukázal západovýchodný trend v zmenách klimatických a vegetačných podmienok. Smer rastúcej produktivity, dostupnosti vodných zdrojov, denzity a členitosti vegetácie a vyššiu stabilitu prostredia sledovali druhy, ktoré sa vyznačovali dlhším zobákom, predovšetkým boli insektivorné, alebo u niektorých z nich prevážila nektarivorie a hniezdili v dutinách. Opačný koniec environmentálneho gradientu obývali druhy favorizujúce suché, sezónne a neproduktívne prostredie a vyznačovali sa predovšetkým dlhším tarzom, vagrantným spôsobom života, ich obživu tvorila predovšetkým živočíšna zložka potravy a často hniezdili v blízkosti zeme. Tento priamy longitudinálny gradient rozbíjala biómová štruktúra krajiny a topografické faktory. Druhý gradient, ktorý sa teda prejavil bol severojužný a zároveň ten, ktorý ležal v altitudinálnom smere. Keďže oba spolu korelovali, ich parciálne vplyvy bolo niekedy ťažko jednoznačne oddeliť. Juhozápadná časť južnej Afriky hostí fynbos, ktorý vďaka výdatným júlovým zrážkam a heterogénnej bohatej vegetácií umožňuje prítomnosť aj inej funkčnej skupiny, než tej, čo majoritne obýva zbytok nehostinného západu. Vo východnej časti zeme vlhká savana zase plynulo neprechádza v iný charakter prostredia, ale jej rozloženie limituje hranica vystupujúcej náhornej plošiny a s ňou súvisiace zmeny v teplotných minimách a type vegetácie. Tento gradient v prostredí vymedzuje oblasť fynbosu s trávami náhornej plošiny, kde je o niečo menšia produktivita s dominantnou nízkou vegetáciou, od oblasti produktívnejších saván. S oblasťami trávnatých plání a fynbosu majú viac menej totožnú distribúciu druhy, u ktorých je charakteristická väčšia veľkosť tela, folivoria a granivoria, hniezdenie v kolóniách, často na zemi v neuzavretých hniezdach a s väčšími znáškami, produkcia prekociálnych mláďat a obyčajne vagrantné alebo migrantné presuny a tomu odpovedajúca väčšia dĺžka krídla. Naopak, v oblastiach saván a to takmer v celom ich rozsahu prevažujú druhy usadlé, solitérne, obhajujúce teritória miskovitých alebo dutinových hniezd, s altriciálnymi mláďatami, často kooperatívne hniezdiace a hniezdne parazitované. Zároveň bola severovýchodná oblasť saván druhovo najviac diverzifikovaná.

Netreba zabúdať, že spomenuté environmentálne podmienky rastúce západovýchodným smerom prekrývajú ako oblasť produktívnejších travín tak aj oblasť savany a k týmto premenným prisluchajúce vlastnosti sa budú vyskytovať v rôznych habitatoch (napr. insektivorné druhy môžu byť druhy usadlé (v savanách), aj migrujúce (sevorovýchodné traviny)).

Analýzy všetkých štyroch súborov životných stratégií dokázali podchytiť takmer totožný podiel z maximálnej nožnej korelácie medzi lokalitami a druhmi (v rozmedzí od 14.4% do 16.8%). To som mohla považovať za dobrú kontrolu výberu vhodných vlastností a ich prerozdelenia do jednotlivých celkov, morfológického, potravného, reprodukčného a migračného tak, že si boli tieto súbory navzájom rovnocenné v zmysle miery akou určovali distribúciu druhov v priestore. Inak povedané, sily spojitosti medzi environmentálnymi premennými a druhovým rozložením na základe ich morfológických, potravných, reprodukčných alebo migračných stratégií, boli navzájom podobné a ani jedna skupina stratégií nebola dôležitejšia. V rámci jednotlivých súborov už samozrejme niektoré vlastnosti a stratégie mali rozdielny význam pre druhovú skladbu. Prvé dve RLQ osy v každej analýze podchytili takmer všetku variabilitu z environmentálneho hyperpriestoru (nad 90% pre obe osy, okrem analýzy s reprodukčnými stratégiami, tam prvá osa zachytila 86.8% variability environmentálneho priestoru). Vo všetkých štyroch analýzach spoločne zachytená variancia vysvetľujúcich premenných prostredia a zároveň vlastností nebola tá, v ktorej smere by ležalo maximum variability súboru vlastností, ale pre rozloženie druhov v priestore sa ukázali kritické spoločné kombinácie viacerých smerov variability a v niektorých prípadoch nemuseli zahrňovať tú najväčšiu. Prvá RLQ osa vo všetkých analýzach dokázala zachytiť takmer celú spoločnú varianciu a pomer vysvetlenej variancie medzi prvou a druhou RLQ osou bol vo všetkých analýzach veľmi veľký, okrem analýzy s reprodukčnými premennými, tam prvá osa zachytila len 65, 3% a druhá naopak až 22.7% spoločnej variancie.

Oba, ekologické aj evolučné procesy, sa podieľajú na formovaní druhej skladby v skúmanej oblasti (Ribera *et al.* 2001). Celková druhová bohatosť tejto oblasti z majoritnej časti závisí od dlhotrvajúcich procesov adaptácií druhov na ich prostredie skrz evolučné mechanizmy (Southwood 1988). Avšak prirodzené ekosystémy prechádzajú neustálymi zmenami a prostredie tak vytvára filter, v rámci ktorého je na určitých lokalitách umožnené perzistovať len určitým druhom, ktorých vlastnosti sú optimalizované prostredníctvom prirodzeného výberu. Výsledná podoba skladby spoločenstva bude závisieť od toho aké

rozloženie zaujmú vlastnosti pod vplyvom environmentálnych determinantov. Niektoré vlastnosti môžu byť veľmi robustné voči rôzne veľkým rozsahom environmentálnych premenných, niektoré zase môžu byť viazané len na veľmi konkrétne podoby faktorov prostredia a svojím usporiadaním v priestore citlivo reagujú na zmeny. To všetko sa odráža do druhej skladby, tým ako sú druhy nositelia určitých vlastností. Nevylučuje sa ani fakt, že môže vzniknúť viac ako jedna evolučná odpoveď na jednu konkrétnu kombináciu environmentálnych podmienok a tak aj celkom rozdielne stratégie sa môžu nachádzať za podobných alebo rovnakých podmienok prostredia. (Southwood 1988). Príkladom môže byť z rôznych pohľadov strategické umiestnenie hniezd. Niektoré druhy spoliehajú na koloniálne hniezdenie a spoločnú obranu (napr. Ploceidae), iný na neprístupnosť k znáške (napr. Upupiformes), alebo niektoré druhy rýchlym vyvedením mláďat skrátia hroziace riziko straty potomstva (napr. Galliformes). Všetky stratégie sa môžu vyskytovať v rovnakom prostredí. Iným príkladom môže byť využívanie rôznych potravných zdrojov. Menšie vagrantné druhy v Karoo sú granivorné a väčšie väčšinou vyhľadávajú živočíšnu potravu.

Stále tu existuje vplyv komplexného spektra ďalších faktorov zodpovedných za mieru variability v rozložení druhových charakteristík, ktorú samotné environmentálne premenné nevysvetlili. Budú to faktory historickej povahy, keď úlohu zohráva priebeh evolučných udalostí, ďalej faktory priestorové a disperzné aspekty druhov. Organizáciu spoločenstiev v priestore určujú environmentálne determinanty svojim vplyvom na priestorovú distribúciu druhov, tým ako sú funkčné stratégie druhov korelované s priestorom skrz ich vzťah s podmienkami prostredia. Skrytým predpokladom mnohých prístupov a analýz je vzájomná nezávislosť medzi jednotlivými spojeniami vlastností s premennými prostredia. Ak však existuje evolučný konzervativizmus medzi určitými funkčnými vlastnosťami, môžeme očakávať, že fylogenetická kompozícia druhov nám zníži prediktabilitu takýchto analýz. Priestorové trendy v rozložení druhových stratégií budú teda vypovedať ako o evolučnej konvergencii, v prípade rovnakej odozvy na environmentálne vplyvy u nepríbuzných skupín druhov, tak aj o evolučnom konzervativizme a neschopnosti preniknúť do všetkých habitatov (Pavoine *et al.* 2011). Na jednej strane môžu určité vlastnosti druhu alebo celej taxonomickej skupiny vykazovať proces postupnej adaptácie na nové podmienky prostredia, na strane druhej, ak sú tieto vlastnosti prepojené s evolučne zakonzervovanými charakteristikami, druhy sa nebudú prispôsobovať novým podmienkam, i keď niektoré ich vlastnosti na to potenciál majú. Preto aj sledovaná neprítomnosť určitej vlastnosti alebo stratégie pod vplyvom určitých premenných prostredia nemusí značiť, že spojenie medzi danou vlastnosťou a environmentálnymi podmienkami by prinieslo zníženie fitness ich nositeľom, ale to, že táto

vlastnosť je evolučne vo vzťahu s inou, ktorá sa už pod týmito podmienkami prostredia nemôže nachádzať. Dokladom môže byť napríklad previazanosť typu sociálneho systému, so slabým priestorovým trendom, ale signifikantne nekorelujúceho s vonkajšími premennými, s inou reprodukčnou charakteristikou, ktorej stav je priamo závislý na určitých podmienkach prostredia. Evolučná história môže spájať polygamiu s hniezdením v blízkosti zeme, či s menšou znáškou alebo s nomadizmom do spoločných nositeľov. Prečo môže byť polyandria alebo polygynia výhodnejšia v polopúštnom prostredí je sporné, ale skrz vzťah so znakmi, ktorých prítomnosť tu už má zjavný význam, môžeme dostať vysvetlenie. Podobne sa môže vysvetliť nápadná zhoda v priestorovej distribúcií medzi folivoriou a väčšími telesnými rozmermi. Gradient hustoty vegetácie sa neprekrýva s rozložením folivorie a je otázne, prečo táto potravná stratégia nedominuje v oblastiach kde je potravná ponuka pre listožravosť najvhodnejšia. Druhy listožravé pravdepodobne musia dosahovať väčšej telesnej veľkosti, pretože zisk z málo energeticky výživnej potravy bude musieť byť kompenzovaný nižším bazálnym metabolizmom na jednotku hmotnosti (Downs *et al.* 2000). Hmotnosť ale nebude korelovať s hustotou vegetačného pokryvu, ale s určitým charakterom vegetácie. Folivoria sa teda zvezie do prostredia, ktoré podmieňuje väčšiu hmotnosť, lebo jej výskyt by sme samotnými podmienkami tohto prostredia nevysvetlili. Príkladom spoločných nositeľov týchto dvoch znakov, folivorie a väčšej telesnej veľkosti, môžu byť turakovia (Musophagiformes).

Taxonomická či fylogenetická závislosť môže priniesť ďalšie nezrovnalosti týkajúce sa trendov v diverzite. Ak v dvoch oblastiach pôsobia rovnaké environmentálne faktory, nemusí to nutne znamenať, že aj funkčná či druhová diverzita bude rovnaká. Pôvodne mohli byť funkčné niky týchto dvoch oblastí rovnako široké, len sa líšili skladbou prítomných taxónov a tie zase v tom, akú kombináciu jednotlivých funkčných stavov a vlastností niesli. Ak aj na obe oblasti následne začal pôsobiť rovnaký environmentálny filter, tak v tej, kde boli z pohľadu nových selekčných tlakov nevhodné vlastnosti rozložené zvlášť cez viacej taxónov, sa mohla stať po ich vyselektovaní funkčne menej bohatá. Vyselektovaním totižto z oblasti zmizli nie len nevhodné vlastnosti a všetci ich nositelia, ale zviezli sa s nimi aj ostatné charakteristiky, ktoré s nimi boli v kombinácií prostredníctvom spoločných nositeľov, i keď primárne na ne nové environmentálne podmienky nepôsobili. Prípadne v druhej oblasti boli nevhodné stavy vlastností navzájom skombinované a nieslo ich len pár druhov či skupín druhov. Následným filtrom sa takto mohlo stratiť len pár taxonomických jednotiek a len malá proporcia z ostatných vlastností. A tak i pod rovnakými environmentálnymi selekčnými silami sa na základe rôznych špecifických kombinácií vlastností môžu vytvoriť oblasti

s rôznou funkčnou či druhovou diverzitou. (Poff *et al.* 2006). Mnohé vlastnosti sa teda nemusia preukazovať ako nezávislé entity, ak sú nejakým spôsobom evolučne prepojené. Síce multivariálny prístup k spracovaniu vzťahu medzi súbormi údajov o vlastnostiach a podmienkach prostredia nemá implicitne priamo zahrnuté fylogenetické vzťahy, ale výsledok z takýchto analýz ani nezamedzí, aby sa nepreukázal fakt, že mnohé vlastnosti sú medzi sebou prepojené evolučnou históriou (Poff *et al.* 2006).

Existencia vhodných habitatov pre výskyt jednotlivých vlastností nie je jediný faktor, ktorý určuje distribúciu vlastností a stratégií druhov. Okrem už vyššie uvedených faktorov, určitú rolu bude zohrávať aj schopnosť disperzie i u tak mobilnej skupiny druhov ako sú vtáky. Vo svojich analýzach som síce neuvažovala o možnosti, že v rámci južnej Afriky by pre vtáčie druhy zavážili disperzné obmedzenia, každopádne budú tiež patriť medzi príčiny variability v priestorových trendoch vlastností. Nie všetky druhy sú schopné sa rozšíriť do všetkých pre nich vhodných habitatov. Buď nedokážu prekročiť oblasti neprijateľných podmienok prostredia vytvárajúcich bariéru medzi vhodnými habitatmi, alebo lokálne vymrú, prinajmenej v dôsledku nedostatočného množstva prichádzajúcich imigrantov. Z lokálneho hľadiska môžu byť príkladom endemické druhy fynbosu, striktne obmedzené na pohoria tejto oblasti. Iba tri druhy sa nachádzajú aj na Kapskom polostrove, ostatné tri sa tam neboli schopné rozšíriť napriek neobmedzujúcej vzdialenosti medzi jednotlivými pohoriami. Vo väčšej priestorovej mierke sú príkladom afromontánne lesy, vytvárajúce pomerne malé fragmentované plôšky špecifického habitatu, výrazne sa líšiaceho od okolitej krajiny. Ako reťaz sa tiahnu od Západného Kapska pozdĺž južnej a východnej časti južnej Afriky až do provincie Limpopo a pokračujú až k pohoriam Etiópie. Mnoho druhov vtákov je špecializovaných na tieto lesné oblasti, ale len pár z nich svojim rozsahom areálu rozšírenia obsiahne celú sieť afromontánných lesov. Väčšina lesných druhov nie je ochotná prejsť cez oblasti otvorenejších habitatov, dôsledkom čoho obýva izolované plochy lesov len časť z potenciálneho súboru lesných druhov. Dôkazom toho je aj pokles druhovej bohatosti v smere menších a izolovanejších plôch lesa. Vzájomná izolácia lesných druhov môže viesť k vzniku diskontinálnych foriem druhov a dokonca k vyššej špeciálnej rýchlosti. Hory fynbosu a afromontánne lesy sú značne malé a špecifické typy habitatov, ale väčšina druhov obývajúcich ostatné habitaty sú flexibilnejšie a dostávajú sa cez mnoho rozsiahlejších bariéry.

5. Záver

Konzistentné javy vo variabilite vlastností pozdĺž environmentálnych gradientov sú nepriamym dôkazom toho, že ekologický filter habitatu je dôležitým mechanizmom v utváraní súčasných druhových spoločenstiev. Signifikantný vzťah medzi druhovými atribútmi a podmienkami prostredia dokladá existenciu procesov odohrávajúcich sa v ekologickom merítke pri utváraní spoločenstiev druhov. Spojenie výskytu druhov s premennými prostredia dopomáha k pochopeniu environmentálnych obmedzení, v rámci ktorých existujú druhy a k určeniu ako biologické vlastnosti determinujú výskyt jednotlivých druhov v ekosystéme. Spoločná odpoveď na rovnaké environmentálne faktory aj fylogeneticky nepríbuzných skupín druhov, prostredníctvom priestorovej distribúcie ich charakteristík, slúžila na definovanie funkčných skupín. Použitím RLQ analýzy som už priamo mohla asociovať rozdiely v environmentálnych činiteľoch s rozdielmi vo funkčnej variabilite a objasniť základné princípy platné v geografických trendoch rozloženia druhových znakov.

V tejto diplomovej práci som spracovala veľmi rozsiahle spektrum najrôznejších vlastností a životných stratégií juhoafrickej avifauny a s nimi späté otázky a hypotézy. Komplexnosť druhových charakteristík a podrobný náhľad na ne zapríčinil, že sa práca stala v celku obsiahla a obšírny popis množstva výsledkov môže vyžadovať od čitateľa dávku nútenej pozornosti. V tejto práci je však prvýkrát ponúknutá úplná exploračná štúdia pomerne veľkého súboru vtáčích druhov a ich všetkých vlastností, ktoré len bolo možné zaznamenať a spracovať, vo vzťahu s environmentálnymi premennými. Výsledky síce neprinášajú nové zásadné objavy a niektoré záležitosti už boli ornitológom známe, alebo by ich bolo možné logicky vydedukovať, každopádne som mnohé javy v stave predpokladov štatisticky podložila. V tejto poslednej časti by som chcela vytiahnuť prínos práce podstatný z môjho pohľadu. Výsledky z použitej analýzy neponúkali len objasnenie jednotlivých vzťahov medzi vlastnosťami a podmienkami prostredia (o ktoré mi však primárne šlo), ale význam spočíval aj v jednotnosti prístupu a možnosti ponúknuť obecné zákonitosti pre rôzne súbory dát. Vychádzalo to zo spôsobu priameho prepojenia medzi celým súborom determinantov prostredia a stratégiami druhov, ktoré bolo uskutočnené spoločnou ordinačnou osou. Na túto ordinačnú osu bolo potom možné projektovať jednotlivé druhy v súlade s tým, akú niesli kombináciu vlastností a jednotlivé lokality podľa ich prislúchajúcich environmentálnych

faktorov. Všetky skúmané premenné prostredia rôzneho charakteru, či už klimatického, vegetačného alebo topografického svojim rozložením v priestore vytvárali mozaiku rôzne sa prelínajúcich gradientov. Zjednotením vplyvov všetkých týchto environmentálnych premenných, v spojitosti s nejakými vybranými vlastnosťami, som získala jednu hypotetickú premennú prostredia, ktorá dokázala najlepšie determinovať rozdiely medzi druhmi na základe ich určitých životných stratégií, ktoré súviseli s týmito vybranými vlastnosťami. Podľa toho, na ktorý súbor vlastností alebo stratégií som sa zamerala, sa menili dielčie vplyvy jednotlivých environmentálnych činiteľov v spoločnej hypotetickej premennej. Ak rozloženie nejakej stratégie bude vykazovať určitý geografický trend, je zjavné, že najsilnejšími určovateľmi distribúcie tejto vlastnosti budú také premenné prostredia, ktoré budú preukazovať podobný priestorový jav alebo toho bude docielené ich vzájomnou kombináciou. Spoločnú hypotetickú premennú si stačí predstaviť ako gradient v prostredí, ktorý vytvára rozdielna pozícia lokalít projektovaných na spomenutú spoločnú ordinačnú osu (prvá RLQ osa). Pozícia lokalít na ose závisí od miery vplyvu súboru environmentálnych premenných, ktorý lokalita nesie, na rozloženie životných stratégií. A podobne, všetky vlastnosti tvoriace určitú stratégiu určovali pozíciu druhov na ordinačnej ose a táto ich pozícia tvorila gradient rozdielnosti medzi druhmi v skutočnom priestore na základe tejto ich stratégie.

Aby sme mohli chrániť a udržiavať biodiverzitu, či už avifauny alebo hociktorej inej skupiny druhov, je potrebné, aby sme pochopili ako sú druhy prepojené s podmienkami prostredia a aká je ich odozva na environmentálne zmeny. Prípadné nové spôsoby spracovania, nový náhľad na súbory rôznych dát a nové prístupy vychádzajú aj z potreby posunúť výskum z úrovne popisnej do úrovne predikčnej. Nepochybne aj použitie fourth-corner prístupu otvára nové možnosti v rozvoji predikcií dopadu zmien v krajine.

Literatúra

- Ambra, L.D., Lombardo, R., Amenta, P.** (2000). Multivariate co-inertia analysis for qualitative data by partial least squares. *Statistical Methods & Applications* 9: 23-37.
- Amenta, P.** (2008). Generalized constrained co-inertia analysis. *Advances in Data Analysis and Classifications* 2: 81-105.
- Andersen, A.N.** (1997). Functional groups and patterns of organisation in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24: 433-460.
- Barbaro, L., van Halder, I.** (2009). Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32: 321-333.
- Barker, F.K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., Cracraft, J.** (2004). Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 11040-11045.
- Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W., Stadler, J.** (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* 117: 1533-1541.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J.** (1996). Spatial patterns in the body sizes of bird species in the New World. *Oikos* 77: 436-446.
- Blackburn, T.M., Hawkins, B.A.** (2004). Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography* 27: 715-724.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P.** (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Cacoullos, T.** (2000). The F-test of homoscedasticity for correlated normal variables. *Statistics & Probability Letters* 54: 1-3.
- Cardillo, M.** (2002a). Body size and latitudinal gradients in regional diversity of New World birds. *Global Ecology and Biogeography* 11: 59-65.
- Cardillo, M.** (2002b). The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71: 79-87.
- Chevenet, F., Dolédec, S., Chessel, D.** (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31: 295-309.
- Choler, P.** (2005). Consistent shifts in alpine plant traits along a mesotopographical gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37: 444-453.
- Cleary, D.F.R., Genner, M.J., Boyle, T.J.B., Setyawati, T., Angraeti, C.D., Menken, S.B.J.** (2005). Associations of bird species richness and community composition with local- and landscape-scale environmental factors in Borneo. *Landscape Ecology* 20: 989-1001.

- Cleary, D.F.R., Boyle, T.J.B., Setyawati, T., Anggraeni, C.D., Van Loon, E.E., Menken, S.B.J.** (2007). Bird species and traits associated with logged and unlogged forest in Borneo. *Ecological Applications* 17: 1184-1197.
- Cleary, D.F.R., Renema, W.** (2007). Relating species traits of foraminifera to environmental variables in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series* 334: 73-82.
- Cleary, D.F.R., Genner, M.J., Koh, L.P., Boyle, T.J.B., Setyawati, T., de Jong, R., Menken, S.B.J.** (2009). Butterfly species and traits associated with selectively logged forest in Borneo. *Basic and Applied Ecology* 10: 237-245.
- Cody, M.L.** (1981). Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31: 107-113.
- Currie, D.J.** (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27-49.
- Dean, W.R.J.** (1997). The Distribution and Biology of Nomadic Birds in the Karoo, South Africa. *Journal of Biogeography* 24: 769-779.
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., Jeltsch, F.** (1999). Large trees, fertile islands, and birds in arid savana. *Journal of Arid Environments* 41: 61-78.
- Díaz, S., Cabido, M.** (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Díaz, A.M., Suárez, M.L., Vidal-Abarca, M.R.** (2008). Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology* 53: 1-21.
- Dolédec, S., Chessel, D.** (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environmental relationship. *Freshwater Biology* 31: 277-294.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J.F., Champely, S.** (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Downs, C.T., Wirminghaus, J.O., Lawes, M.J.** (2000). Anatomical and Nutritional Adaptations of the Speckled Mousebird (*Colius striatus*). *The Auk* 17: 791-794.
- Dray, S., Pettorelli, N., Chessel, D.** (2002). Matching data sets from two different spatial samples. *Journal of Vegetation Science* 13: 867-874.
- Dray, S., Chessel, D., Thioulouse, J.** (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84: 3078-3089.
- Dray, S., Dufour, A.B.** (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1-20.
- Dray, S., Legendre, P.** (2008). Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.
- Duchamp, J.E., Swihart, R.K.** (2008). Shifts in bat community structure related to evolved traits and features of human-altered landscapes. *Landscape Ecology* 23: 849-860.

- Dziocck, F.** (2006). Life-history data in bioindication procedures, using the example of Hoverflies (Diptera, Syrphidae) in the Elbe Floodplain. *International Review of Hydrobiology* 91: 341-363.
- Ericson, P.G.P., Irestedt, M., Johansson, U.S.** (2003). Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds. *Journal of Avian Biology* 34: 3-15.
- Falk, R., Well, A.D.** (1997). Many faces of the correlation coefficient. *Journal of Statistics Education* 5: 1-12.
- Fjeldsa, J., Lovett, J.C.** (1997). Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation* 6: 325-346.
- Fjeldsa, J., Johansson, U.S., Lokugalappatti, L.G.S., Bowie, R.C.K.** (2007). Diversification of African greenbuls in space and time: linking ecological and historical processes. *Journal of Ornithology* 148: S359-S367.
- Fry, CH., Keith, S., et al.** (eds.) (1982-2004). The Birds of Africa. Vol. 1. - 7. London, UK: *Christopher Helm*.
- Goodwin, L.D., Leech, N.L.** (2006). Understanding correlation: Factors that affect the size of r. *The Journal of Experimental Education* 74: 249-266.
- Greve, M., Gaston, K.J., van Rensburg, B.J., Chown, S.L.** (2008). Environmental factors, regional body size distributions and spatial variation in body size of local avian assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 17: 514-523.
- Harrison, J.A., Allan, D.G., Underhill, L.G., Herremans, M., Tree, A.J., Parker, V., Brown, C.J.** (1997). The atlas of southern African birds. Birdlife South Africa, Johannesburg.
- Hausner, V.H., Yoccoz, N.G., Ims, R.A.** (2003). Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in northern coastal birch forests. *Ecological Applications* 13: 999-1012.
- Hill, M.O., Smith, A.J.E.** (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25: 249-255.
- Hockey, P.A.R., Dean, W.R.J., Ryan, P.G.** (eds.) (2005). Roberts Birds of Southern Africa (7th ed.). Cape Town: *Trustees of the John Voelcker Bird Book Fund*.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A.** (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Hutchinson, G.E.** (1957). *A treatise on limnology*. New York: Wiley & Sons. 1015 pp.
- Jetz, W., Sekercioglu, C.H., Böhning-Gaese, K.** (2008). The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology* 6: 2650-2657.
- Keddy, P.A.** (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Lacourse, T.** (2009). Environmental change controls postglacial forest dynamics through interspecific differences in life-history traits. *Ecology* 90: 2149-2160.

- Langlands, P.R., Brennan, K.E.C., Framenau, V.W., Main, B.Y.** (2011). Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders. *Journal of Animal Ecology* 80: 558-568.
- Lavorel, S., Garnier, E.** (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Legendre, P., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M.L.** (1997). Relating behaviour to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R.** (2005). Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Lehsten, V., Harmand, P., Kleyer, M.** (2009). Fourth-corner generation of plant functional response groups. *Environmental and Ecological Statistics* 16: 561-584.
- Lesica, P., Cooper, S.V.** (1999). Succession and disturbance in sandhills vegetation: constructing models for managing biological diversity. *Conservation Biology* 13: 293-302.
- McNab, B.K.** (1988). Food habits and the basal rate of metabolism in birds. *Oecologia* 77: 343-349.
- Menezes, S., Baird, D.J., Soares, A.M.V.M.** (2010). Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology* 47: 711-719.
- Moretti, M., Legg, C.** (2009). Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* 32: 299-309.
- Morton, E.S.** (1973). On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *The American Naturalist* 107: 8-22.
- O'Brien, E.M.** (1993). Clima gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* 20: 181-198.
- O'Brien, E.M.** (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25: 379-398.
- O'Brien, E.M., Peters, C.R.** (1998) Wild Fruit Trees and Shrubs of Southern Africa: Geographic Distribution of Species Richness. *Economic Botany* 52: 267-278
- O'Brien, E.M., Whittaker, R.J., Field, R.** (1998). Climate and woody plant diversity in southern Africa: relationship at species, genus, and family levels. *Ecography* 21: 495-509.
- Ohmann, J.L., Spies, T.A.** (1998). Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. *Ecological Monographs* 68: 151-182.
- Olson, V.A., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Thomas, G.H., Meiri, S., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Owens, I.P.F., Bennett, P.M.** (2009). Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecology Letters* 12: 249-259.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F., Blackburn, T.M., Gaston, K.J.** (2006). Global patterns of geographic range size in birds. *PLoS Biology* 4: 1276-1283.

- Osborne, P.E., Tigar, B.J.** (1992). Interpreting bird atlas data using logistic models: an example from Lesotho, southern Africa. *Journal of Applied Ecology* 29: 55-62.
- Palmer, M.W.** (1993). Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., de Bélair, G., Bonsall, M.B.** (2011). Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99: 165-175.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J.** (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Poff, N.L., Olden, J.D., Vieira, N.K.M., Finn, D.S., Simmons, M.P., Kondratieff, B.C.** (2006). Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 730-755.
- Polo, V., Carrascal, L.M.** (1999). Shaping the body mass distribution of Passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology* 68: 324-337.
- Rachello-Dolmen, P.G., Cleary, D.F.R.** (2007). Relating coral species traits to environmental conditions in the Jakarta Bay/Pulau Seribu reef system, Indonesia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 816-826.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M.** (2006). Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
- van Rensburg, B.J., Chown, S.L., Gaston, K.J.** (2002). Species richness, environmental correlates, and spatial scales: a test using South African birds. *American Naturalist* 159: 566-577.
- Reynaud, P.A., Thioulouse, J.** (2000). Identification of birds as biological markers along a neotropical urban–rural gradient (Cayenne, French Guiana), using co-inertia analysis. *Journal of Environmental Management* 59: 121-140.
- Rice, R., Ohmart, R.D., Anderson, B.W.** (1983). Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation. *Ecological Monographs* 53: 263-290.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S., Foster, G.N.** (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82: 1112-1129.
- Ricklefs, R.E.** (1984). The optimization of growth rate in altricial birds. *Ecology* 65: 1602–1616.
- Rodgers, J.L., Nicewander, W.A.** (1988). Thirteen ways to look at the correlation coefficient. *American Statistician* 42: 59-66.
- Scarsbrook, M.R., Townsend, C.R.** (1993). Stream community structure in relation to spatial and temporary variation: a habitat templet study of two contrasting New Zealand streams. *Freshwater Biology* 29: 395-410.
- Seymour, C.L., Dean, W.R.J.** (2010). The influence of changes in habitat structure on the species composition of bird assemblages in the southern Kalahari. *Austral Ecology* 35: 581-592.
- Sibley, C.G., Ahlquist, J.E.** (1990). *Phylogeny and Classification of Birds*. Yale University Press, New Haven.

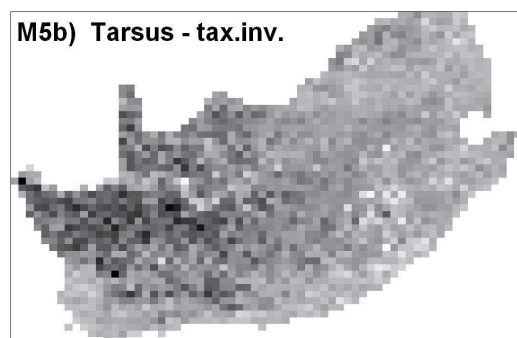
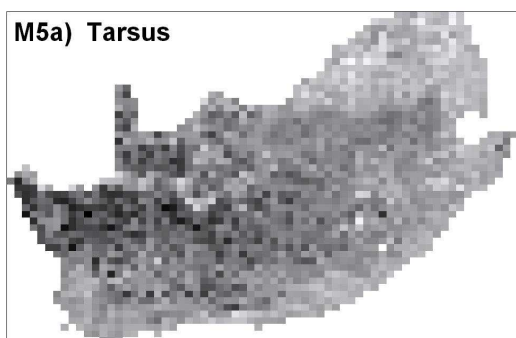
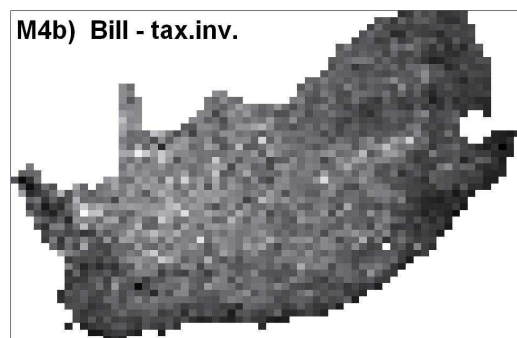
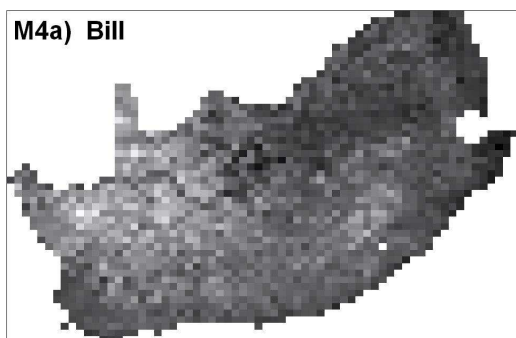
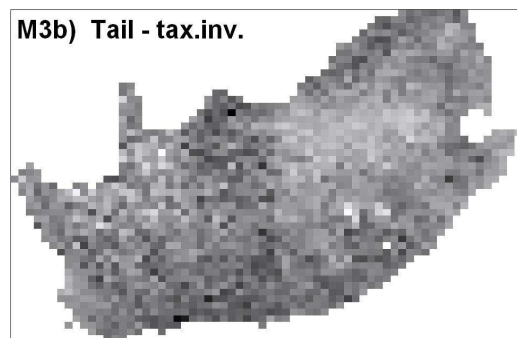
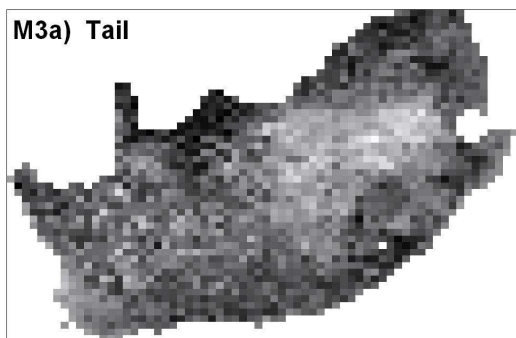
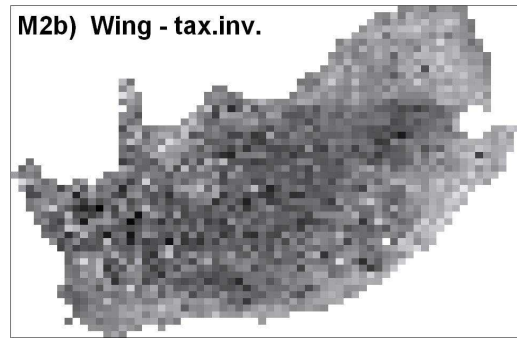
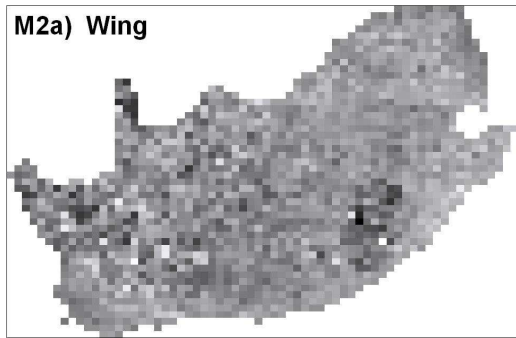
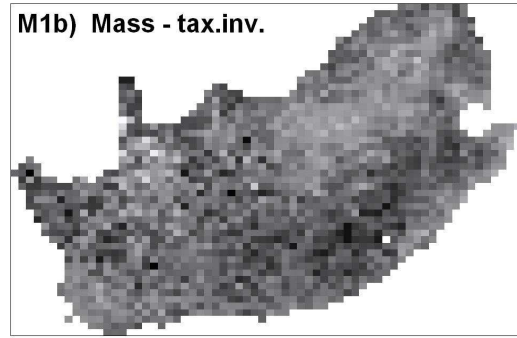
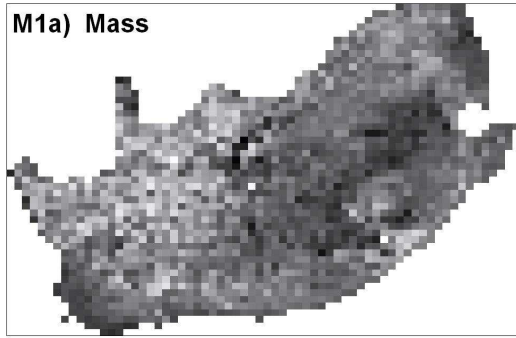
- Southwood, T.R.F.** (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 336-365.
- Southwood, T.R.E.** (1988). Tactics, strategies and templates. *Oikos* 52: 3-18.
- Statzner, B., Resh, V.H., Dolédec, S.** (1994). The synthesis of long-term ecological research in the context of concurrently developed ecological theory: design of a research strategy for the Upper Rhone River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 253-263.
- Statzner, B., Hildrew, A.G., Resh, V.H.** (2001a). Species traits and environmental constraints: entomological research and the history of ecological theory. *Annual Review of Entomology* 46: 291–316.
- Statzner, B., Dolédec, S., Usseglio-Polatera, P.** (2001b). Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* 2: 73-85.
- Tellería, J.L., Carrascal, L.M.** (1994). Weight-density relationships between and within bird communities: implications of niche space and vegetation structure. *American Naturalist* 143: 1083-1092.
- ter Braak, C.J.F.** (1985). Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41: 859-873.
- ter Braak, C.J.F.** (1986). Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F., Verdonschot, P.F.M.** (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic sciences* 57: 255-289.
- Thioulouse, J., Chessel, D.** (1992). A Method for Reciprocal Scaling of Species Tolerance and Sample Diversity. *Ecology* 73: 670-680.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.M.** (1997). ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Thioulouse, J., Dray, S.** (2007). Interactive multivariate data analysis in R with ade4 and ade4TkGUI packages. *Journal of Statistical Software* 22: 1-14.
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G.** (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265-275.
- Townsend, C.R., Dolédec, S., Scarsbrook, M.R.** (1997). Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Freshwater Biology* 37: 367-387.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S., Wilson, J.R.U.** (2006). Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology* 87: 1755-1769.
- Verberk, W.C.E.P., Sipel, H., Esselink, H.** (2008). Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53: 1722–1738.
- Voogd, N.J., Cleary, D.F.R.** (2007). Relating species traits to environmental variables in Indonesian coral reef sponge assemblages. *Marine and Freshwater Research* 58: 240-249.

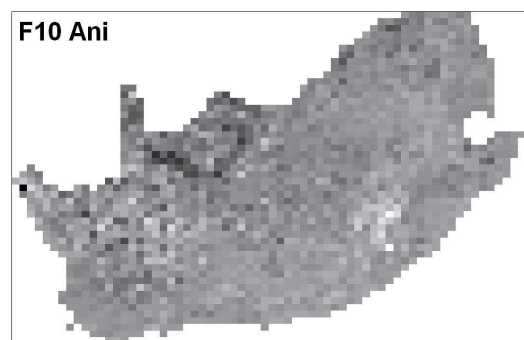
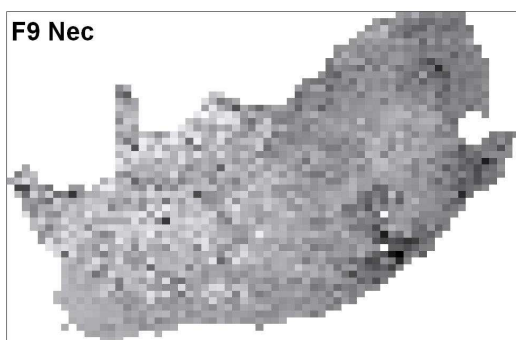
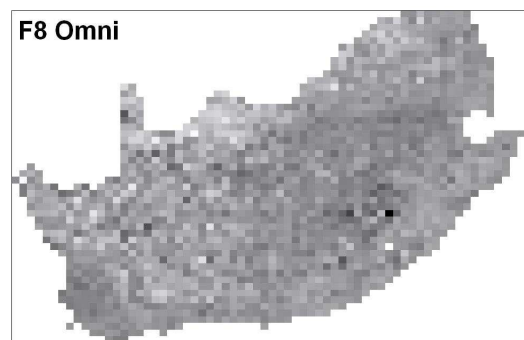
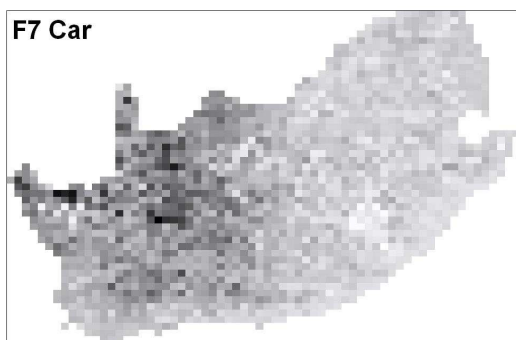
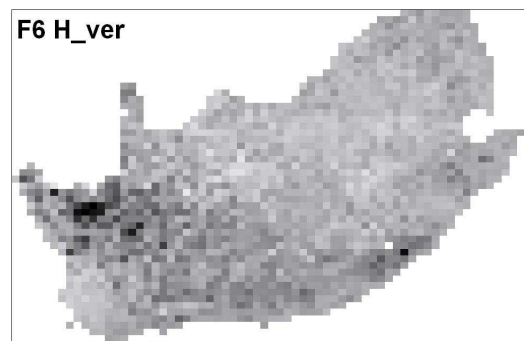
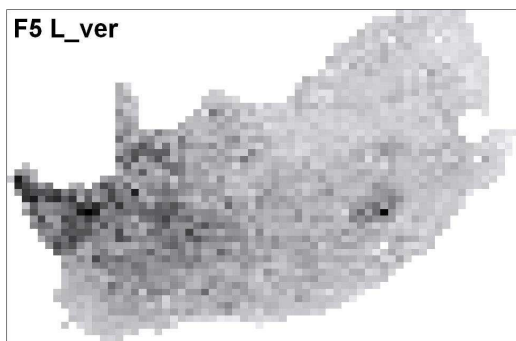
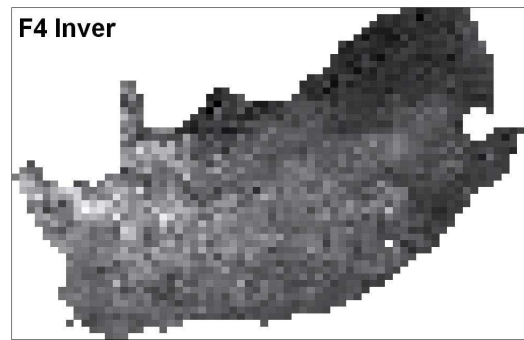
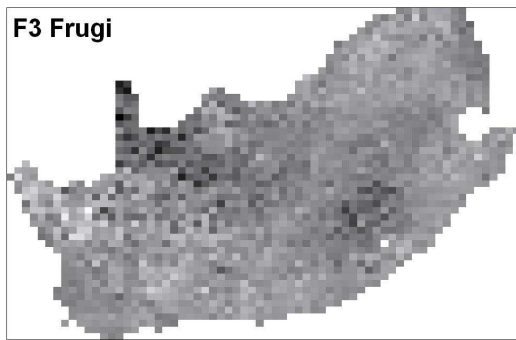
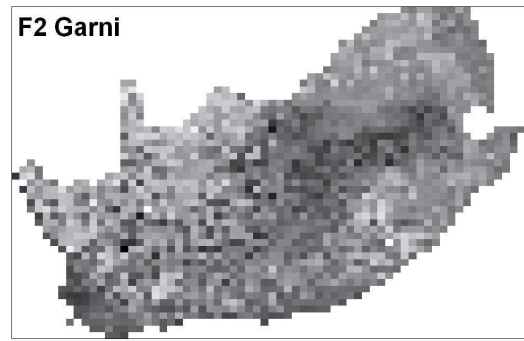
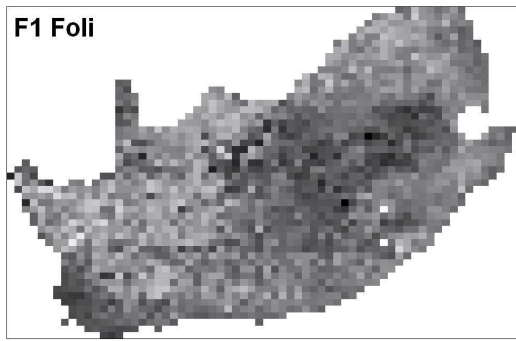
Webb, C.T., Hoeting, J.A., Ames, G.M., Pyne, M.I., Poff, N.L. (2010). A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters* 13: 267-283.

Woodward, F.I., Diament, A.D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5: 202-212.

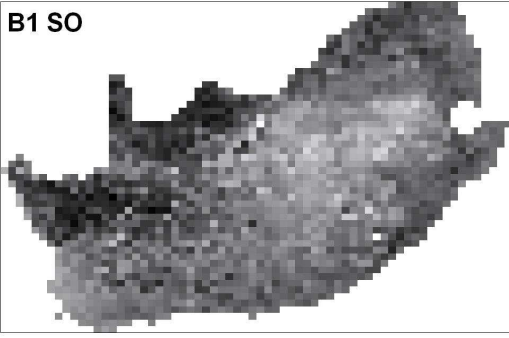
Príloha

- M1 – M5: Geografické rozloženie morfológických premenných**
- F1 – F10: Geografické rozloženie potravných charakteristík**
- B1 – B20: Geografické rozloženie reprodukčných charakteristík**
- Mi1 – Mi5: Geografické rozloženie migračných charakteristík**
- Diversity: Priestorové rozloženie druhovej bohatosti**

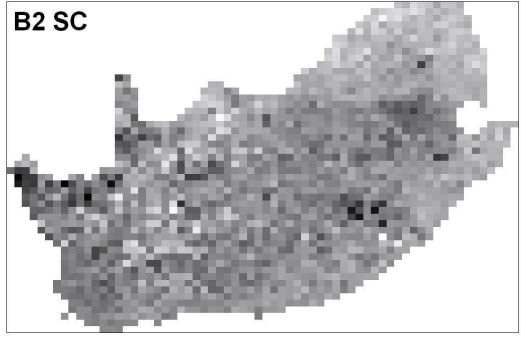




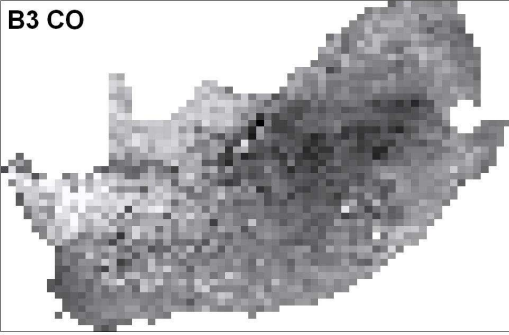
B1 SO



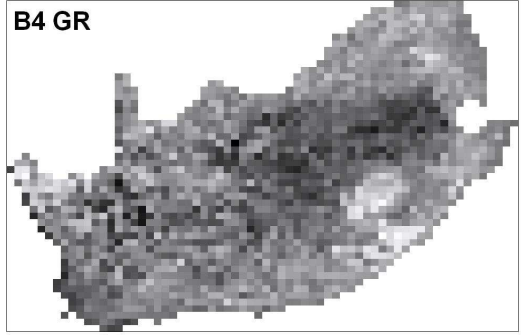
B2 SC



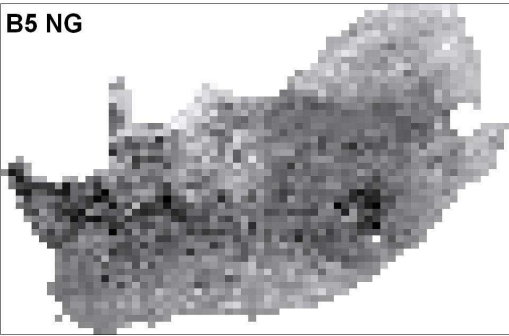
B3 CO



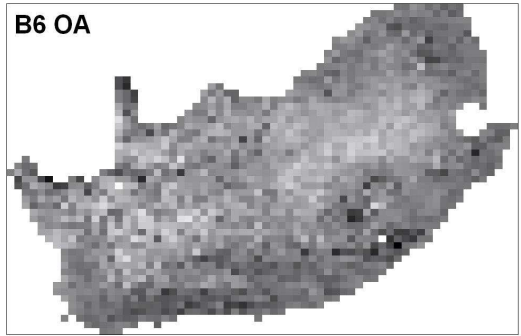
B4 GR



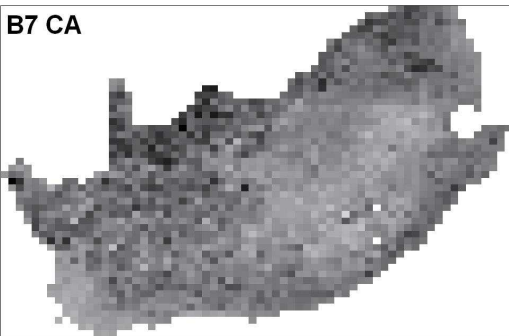
B5 NG



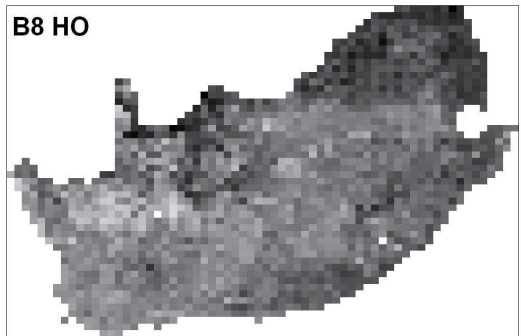
B6 OA



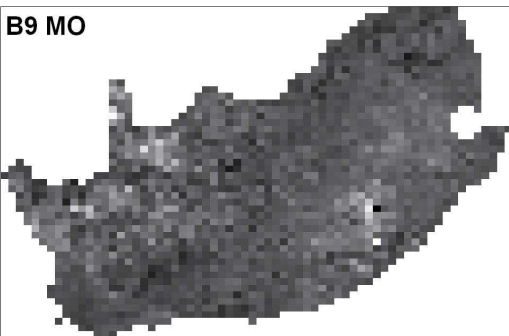
B7 CA



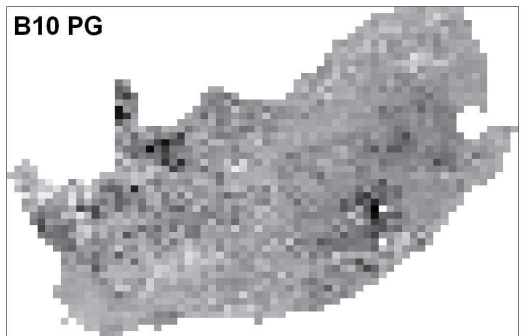
B8 HO



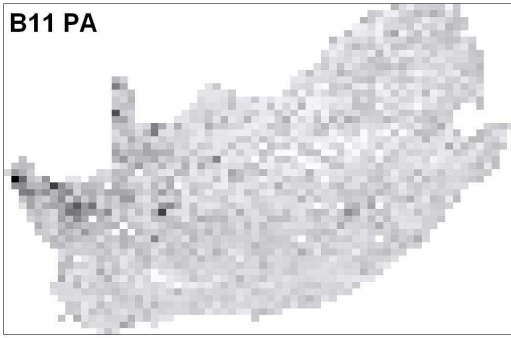
B9 MO



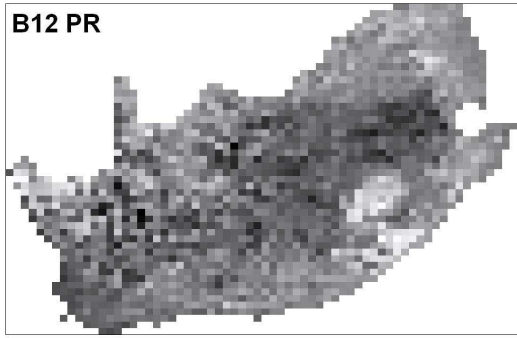
B10 PG



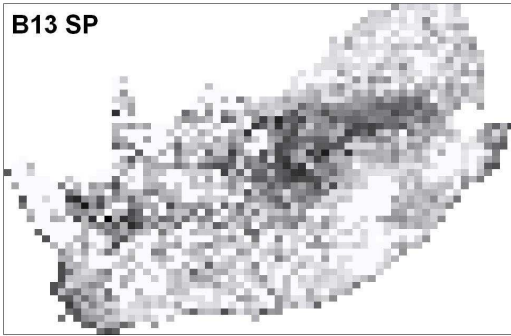
B11 PA



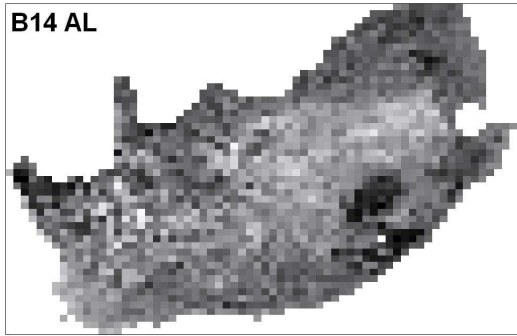
B12 PR



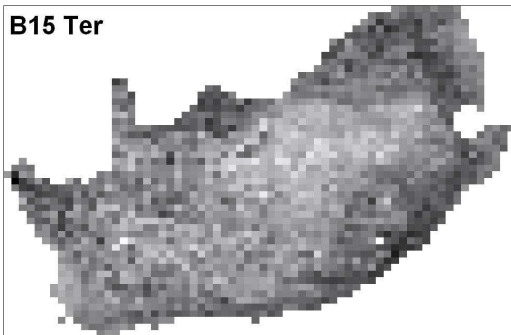
B13 SP



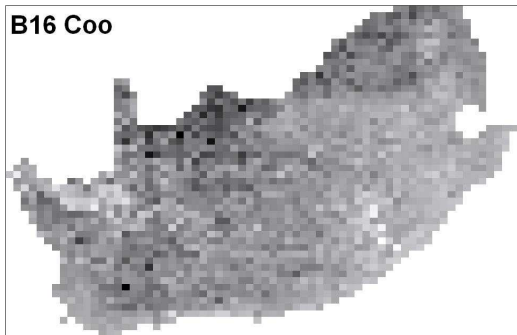
B14 AL



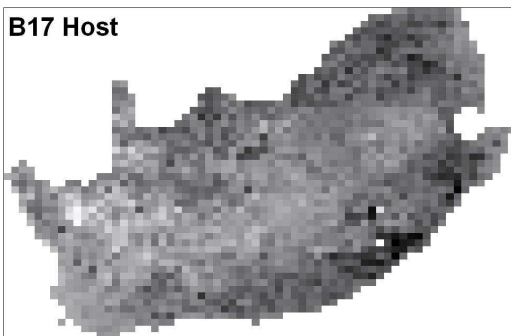
B15 Ter



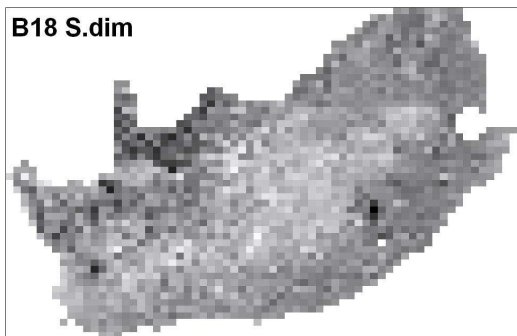
B16 Coo



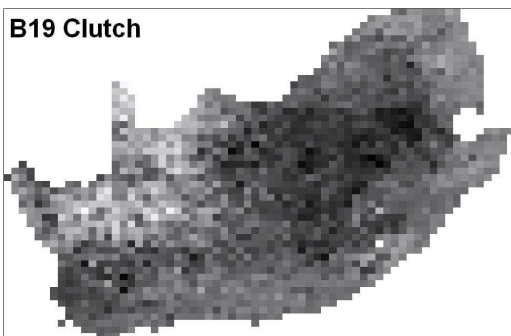
B17 Host



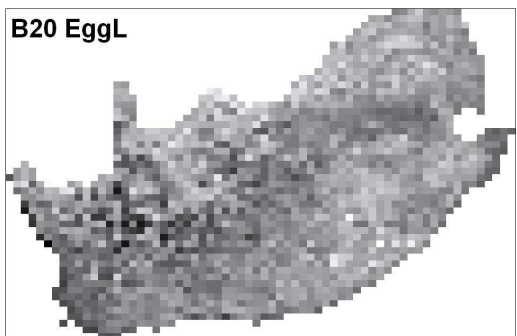
B18 S.dim



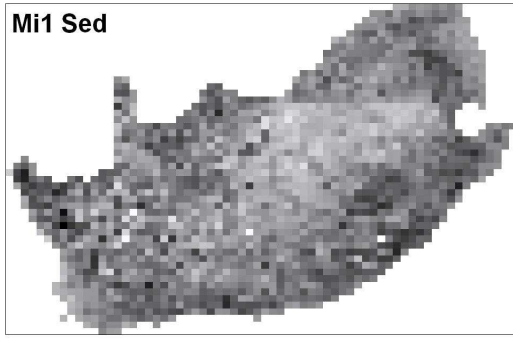
B19 Clutch



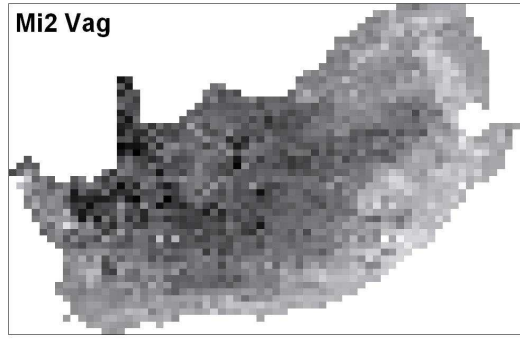
B20 EggL



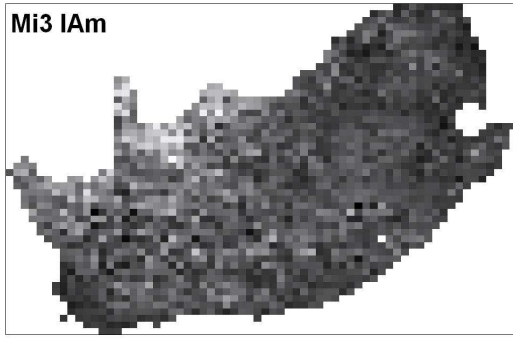
Mi1 Sed



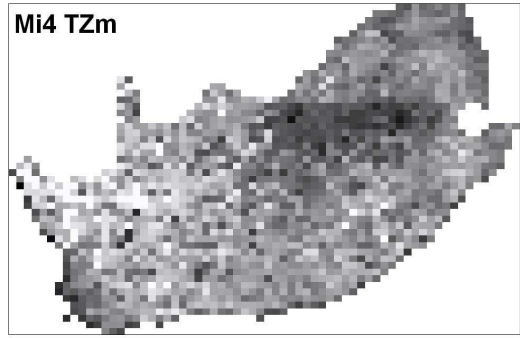
Mi2 Vag



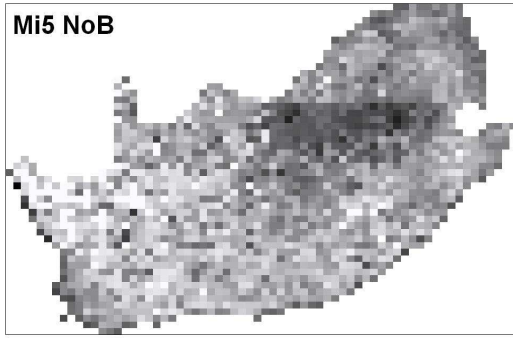
Mi3 IAm



Mi4 TZm



Mi5 NoB



Diversity

