

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Eliška Bohdalková

Univerzalita trendů diverzity

Universality in biodiversity trends

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: prof. RNDr. David Storch, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

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

V Praze, 4. 8. 2017

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Davidovi, za jeho rady a připomínky, ale i vstřícnost a trpělivost. Dále patří velký dík Aničce, která mi kdykoliv ochotně poradila, zejména s prací s daty. Stejně tak děkuju Íře, která mi poskytla data o produktivitě a stála u zrodu otázek, na které se tato práce snaží odpovědět. Dále děkuju Jirkovi, který mi daroval hodiny svého času a pečoval o malého Jindru, takže jsem mohla v klidu psát. And last but not least, I would like to thank Brad Hawkins for providing me his data.

Abstrakt

Trendy diverzity (jako závislost počtu druhů na teplotě a na produktivitě) jsou vždy definovány pro určitý taxon na určitém místě (celý areál rozšíření nebo často také region, arbitrárně určený výzkumníky). Povaha těchto trendů se různí mezi jednotlivými taxony a regiony. Slabou závislost počtu druhů na teplotě či produktivitě někteří předkládají jako důkaz proti hypotézám, vysvětlujícím prostorové trendy diverzity právě těmito veličinami. Specifické vymezení zkoumaného taxonu nebo zkoumané oblasti by však mohlo ovlivňovat pozorované trendy diverzity. Cílem této práce bylo zjistit, zda mají některé vlastnosti taxonu (jeho velikost) či zkoumaného regionu (jeho rozloha, rozpětí vysvětlujících proměnných, vztah teploty s produktivitou či průměrná teplota) vliv na sílu a sklon závislosti počtu druhů na teplotě a produktivitě. K analýze bylo použito 46 datových souborů, ukazujících druhovou bohatost různých taxonů ektotermních obratlovců, bezobratlých i rostlin v rámci různých oblastí světa. Zatímco velikost taxonu má pravděpodobně vliv na sílu a sklon závislosti, srovnáváme-li jednotlivé podtaxony v rámci jednoho velkého taxonu, při srovnávání různých taxonů na různých místech světa se ukazuje právě vliv území, v rámci kterého závislost sledujeme. Pro malé oblasti vycházejí většinou slabé vztahy diverzity s teplotou a produktivitou – síla závislosti na teplotě je systematicky ovlivněna rozpětím teploty na daném území, vliv ale nejspíš má i rozloha regionu jako taková. Silný vliv na povahu obou závislostí má průměrná teplota (a s ní související korelace teploty s produktivitou). V tropických oblastech (kde jdou gradienty teploty a produktivity proti sobě) stoupá diverzita častěji s produktivitou, zatímco s teplotou koreluje jen slabě nebo záporně. Naopak v chladnějších oblastech (kde teplota s produktivitou koreluje obecně kladně) závisí diverzita spíše na teplotě, zatímco závislost na produktivitě bývá slabší. Tento vliv zkoumaného regionu se ukazuje i při srovnání trendů pro jeden taxon na různých místech – pro povahu závislosti počtu druhů na teplotě a produktivitě nejsou tak důležité specifické nároky taxonu, jako charakteristiky zkoumaného regionu. Tato práce ukazuje systematický vliv několika veličin na sílu a sklon závislosti počtu druhů na teplotě a produktivitě a studie trendů diverzity by s těmito vlivy měly počítat.

Klíčová slova: trendy diverzity, energie, teplota, produktivita, metabolická teorie, druhová bohatost.

Abstract

Biodiversity trends (such as the relationship between species richness and temperature or productivity) are always defined for a particular taxon at a specific area (the entire range of the taxon or often just a region arbitrarily chosen by researchers). The form of these trends varies between taxa and regions. The weak relationship between richness and temperature or productivity is sometimes interpreted as a counterevidence for the hypothesis explaining diversity patterns by these variables. However, the delimitation of taxa or region may play a crucial role for the form of the trends. The aim of this thesis is to determine whether some taxon properties (its size) or region properties (its area, range of explanatory variables, the temperature-productivity relationship or average temperature) affect the strength and slope of the richness-temperature and richness-productivity relationships. 46 data sets of species richness for a wide range of plants, invertebrates and ectothermic vertebrates within different regions of the world were used for the analysis. While the taxon size is likely to affect the strength and slope of the relationship when comparing individual (nested) subclades within larger clade, the comparison of different taxa in different regions of the world shows only the effect of the region properties. Within small regions there are often weak relationships between species richness and temperature or productivity – the strength of richness-temperature relationship is affected by temperature range, but there is also probably an effect of area per se. Strong predictor of the form of the relationships is the mean temperature (and the associated temperature-productivity correlation). In tropical regions (where the productivity gradient often goes against temperature gradient) diversity increases often with productivity, while the correlation with temperature is weak or negative. On the contrary, in colder areas (where the temperature-productivity relationship is generally positive) the diversity depends on temperature, while the dependence on productivity tends to be weaker. We can see this effect of the region also when comparing the trends for one taxon in different regions – specific requirements of the taxon are not as important as the region properties. The systematic effect of several variables on the strength and the slope of the relationships between species richness and temperature or productivity implies that all studies of diversity patterns should pay attention to these effects.

Key words: biodiversity trends, energy, temperature, productivity, metabolic theory of ecology, species richness.

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. PŘEHLED LITERATURY	2
2.1. Závislost biodiverzity na klimatu a energii.....	2
2.1.1. Závislost druhové diverzity na produktivitě.....	4
2.1.2. Závislost druhové diverzity na teplotě.....	5
2.2. Univerzalita trendů diverzity.....	7
3. HYPOTÉZY	9
4. METODY	11
4.1. Data.....	11
4.2. Analýza dat	14
5. VÝSLEDKY	16
5.1. Teplota	16
5.1.1. Koeficient determinace.....	16
5.1.2. Sklon	18
5.2. Produktivita	19
5.2.1. Koeficient determinace.....	20
5.3. Vzájemný vztah teploty a produktivity.....	23
5.3.1. Teplota	24
5.3.2. Produktivita.....	26
5.3.3. Statistický test sledovaných trendů.....	28
6. DISKUSE	32
7. ZÁVĚR	39
ZDROJE	40
PŘÍLOHY	46

1. ÚVOD

Biodiverzita – rozmanitost života není na Zemi rozložena rovnoměrně. Deštné pralesy či korálové útesy přímo překypují rozmanitostí, zatímco některé pouště nebo polární oblasti jsou téměř bez života. Vysvětlení těchto rozdílů je jedním z hlavních cílů současné ekologie. Na globálním měřítku pozorujeme tzv. latitudinální gradient diverzity neboli pokles počtu druhů organismů od rovníku k pólům (Rohde 1992). Rozložení biodiverzity na Zemi je však mnohem složitější. Zjemňujeme-li měřítko pozorování, můžeme vidět další a další podrobnosti. V rozložení biodiverzity existují určité obecné zákonitosti, které nazýváme trendy diverzity (*biodiversity trends*) nebo makroekologické patrnosti (*macroecological patterns*). Mezi tyto trendy patří zmíněný latitudinální gradient diverzity, ale i různé korelace pozorované na různých škálách, například vztah mezi počtem druhů a dostupností energie (*species-energy relationship*), vztah mezi počtem druhů a plochou (*species-area relationship*), vztah mezi lokální a regionální diverzitou či různé zákonitosti týkající se velikosti areálů rozšíření či rozložení abundancí (Brown 1995, Gaston 2000, Gaston & Blackburn 2000).

Závislost počtu druhů na dostupnosti energie je právě jedním z diskutovaných vysvětlení latitudinálního gradientu diverzity (Wright 1983, Evans et al. 2005a). Pod obecný pojem *species-energy relationship* bývá řazeno velké množství hypotéz, které jsou založeny na různých mírách dostupnosti energie. Mnohokrát byla ukázána závislost diverzity na teplotě a na produktivitě, a právě těmito dvěma závislostmi se zabývá tato práce. I když byly tyto závislosti dokumentovány u různých taxonů a na různých místech, stále nepanuje shoda v tom, jaký mechanismus za nimi stojí a zda jsou vůbec univerzální pro všechny skupiny organismů. Pokud je dokumentován slabý vztah mezi počtem druhů a energií nebo jeho variabilita mezi taxony, bývá to vykládáno jako důkaz proti hypotéze, že dostupnost energie ovlivňuje prostorové trendy diverzity (Hawkins et al. 2007, Buckley et al. 2010). Většina prací však pouze ukazuje (ne)existenci dané závislosti, případně testuje možné mechanismy, které by za touto závislostí mohly stát. Až na výjimky dosud nikdo nezkoumal, čím může být síla a povaha těchto vztahů ovlivněna. Právě tím se zabývá tato práce.

Závislost počtu druhů na teplotě či produktivitě je vždy dokumentována pro určitý taxon na určitém místě (celý areál rozšíření daného taxonu nebo oblast určená arbitrárně výzkumníky). Nemohou právě nějaké vlastnosti taxonu či geografického vymezení studie ovlivňovat sílu a sklon těchto závislostí? Cílem této práce je tyto vlivy testovat. K analýze bylo použito 46 datových souborů, pro které je závislost počtu druhů na teplotě publikována ve studii Hawkins et al. (2007).

2. PŘEHLED LITERATURY

2.1. Závislost biodiverzity na klimatu a energii

Rozmístění druhové bohatosti na Zemi je do značné míry ovlivněno klimatem či (s ním související) dostupností energie (Currie et al. 2004). Těchto trendů si biologové začali všimnout už v 19. století (von Humboldt 1808, Darwin 1859, Wallace 1878). V průběhu 20. století se tématu věnovali další autoři. Hutchinson (1959) se ptal, proč se arktickým podmínkám nemůže přizpůsobit více druhů organismů. V arktických podmínkách je podle něj krátkou vegetační sezónou limitováno celkové množství biomasy, a tak se vzácné druhy stanou natolik vzácnými, že na daném místě nemohou existovat. Connell & Orias (1964) navrhli model, ve kterém je energie (její přerozdělování mezi investici do údržby a investici do růstu a rozmnožování) zásadním prediktorem biodiverzity. Postupně vznikaly další práce a hypotézy (Leigh 1965, MacArthur & Pianka 1966, Schall & Pianka 1978, Rickerson & Lum 1980, Brown 1981), na kterých pak stavěl Wright (1983), který závislost počtu druhů na energii formalizoval. Jeho *species-energy theory* (pojem *species-energy relationship*, SER, získal později spíše širší význam¹) vycházela z práce Prestona (1962) a již známé závislosti počtu druhů na velikosti plochy (*species-area relationship*). Důležitější, než samotná velikost plochy jako taková, je podle Wrighta celkové množství dostupné energie. Plocha však hraje v jeho modelu stále významnou roli, aplikoval totiž svou teorii na ostrovy, kde počet druhů určité skupiny organismů má být závislý na celkovém množství energie na ostrově (tedy jednotkové množství energie násobené plochou ostrova). Svou teorii podpořil daty o výskytu krytosemenných rostlin a vodních ptáků na různých ostrovech světa. Zájem o hypotézy vysvětlující gradienty diverzity dostupností energie dále rostl (Currie & Paquin 1987, Currie 1991, Gaston 2000) a v současné době existuje několik set studií věnujících se tomuto tématu (Web of Science).

Můžeme rozlišit tři hlavní skupiny hypotéz, snažících se o vysvětlení prostorových trendů diverzity. (1) Vyšší produktivita prostředí (množství zdrojů) umožňuje koexistenci více druhů. Tento vztah může být vytvářen mnoha mechanismy (podrobněji v přehledovém článku Evans et al. 2005a), ale nejčastěji diskutovaná je tzv. hypotéza více jedinců (Srivastava & Lawton 1998), podle které produktivita ovlivňuje celkový počet jedinců a vyšší počet jedinců může být rozdělen mezi více druhů s životaschopnými populacemi. (2) Teplota ovlivňuje rychlost diverzifikace druhů (ovlivňováním rychlosti metabolismu a četnosti mutací; Rohde 1978, 1992, Allen et al. 2006). (3) Více druhů je přizpůsobeno teplému a vlhkému klimatu (tropické oblasti), protože takové klima v geologické historii Země převládalo a/nebo bylo klima tropických oblastí v čase stabilnější (Latham & Ricklefs 1993). Nejvíce druhů tak vzniklo v těchto klimatických podmínkách

¹ To je také korektní, protože *species-energy theory* je název konkrétního mechanismu utváření závislosti počtu druhů na dostupnosti energie (a tato závislost samotná je *species-energy relationship*). Někteří autoři však oba termíny zaměňují.

a většina z nich se nedokázala přizpůsobit podmínkám jiným (tzv. hypotéza nikového konzervatismu).

Literatura není jednotná v pojmenování a třídění jednotlivých hypotéz, což také přispívá k tomu, že pojem „dostupnost energie“ bývá chápán často odlišnými způsoby. Pojem *species-energy relationship* chápou autoři různě široce. V nejširším slova smyslu pod něj někteří řadí všechny hypotézy popsané výše (Evans et al. 2005a). Podle nich tak všechny tyto hypotézy vysvětlují prostorové trendy diverzity dostupností energie. Častěji se tento pojem používá jen pro první dvě skupiny hypotéz (či v nejužším slova smyslu jen pro hypotézu více jedinců, Currie et al. 2004) a naopak třetí skupina bývá zmiňována jako „historická vysvětlení trendů diverzity“ (která jsou protikladem „energetických“ vysvětlení). Dostupnost energie bývá vyjadřována mnoha různými veličinami. Ty mohou ovlivňovat organismy odlišnými způsoby.

Produktivita (neboli úživnost prostředí) má vyjadřovat množství zdrojů dostupné organismům. Tyto zdroje jsou rozdílné pro rostliny a živočichy. Rostliny jsou limitovány slunečním zářením, dostupností vody a živin. Jako míra produktivity se tak často používá aktuální evapotranspirace (AET), která vyjadřuje reálný výpar vody. Tato veličina tedy kombinuje zejména dostupnost vody a teplotu, nebere ale v úvahu dostupnost živin. Zdrojem pro živočichy je právě rostlinná produkce, kterou je ovšem na velkých škálách těžké přesně určit (Šímová & Storch 2017). Nejčastěji je vyjadřovaná jako čistá primární produktivita (NPP) nebo normalizovaný diferenční vegetační index (NDVI). NPP vyjadřuje množství biomasy (hmotnost organického uhlíku) vytvořené rostlinami na jednotku plochy za jednotku času. Na velkém měřítku samozřejmě není možné NPP měřit, určuje se tak různými modely, které akcentují odlišné veličiny – počítá se např. ze samotného AET (Rosenzweig 1968) nebo z množství fotosynteticky aktivního záření, teploty a dalších veličin (Running et al. 2004). Zanedbávají ovšem dostupnost živin, a tak neurčují produktivitu rostlin zcela přesně. NDVI vyjadřuje „zelenost“ vegetace, konkrétněji jde o proporcii slunečního záření absorbovaného listy rostlin.

Druhá skupina hypotéz spojuje diverzitu s *teplotou* prostředí. Kromě samotné teploty (jejího ročního průměru, ročního minima či sezonality) se v ekologických studiích používá i potenciální evapotranspirace (PET). PET představuje teoretický výpar, který nebere v úvahu skutečnou dostupnost vody, jde tedy o schopnost vzduchu přijímat vodu a ta silně koreluje právě s teplotou.

Teplota a produktivita představují fyzikálně odlišné formy energie – kinetickou a potenciální (Allen et al. 2007). Teplota odráží kinetickou energii částic (která ovlivňuje mnohé biologické procesy, viz dál), zatímco potenciální energie (produktivita) je energie „uložená“ v chemických vazbách organických sloučenin. Clarke & Gaston (2006) upozorňují, že „teplota není energie“ a že je tak chybně používána v ekologických studiích. Nicméně tím říkají jen to, že teplota není *zdrojem*

energie pro organismy, čímž je světlo pro fototrofy (rostliny) a potenciální energie chemických vazeb pro chemotrofy (živočichy). Přesto platí, že kinetická energie částic (teplota) může ovlivňovat diverzitu, a to možná několika různými způsoby.

2.1.1. Závislost druhové diverzity na produktivitě

Rostlinnou produktivitu (množství biomasy produkované rostlinami) lze přímo měřit pouze v případě lokálních studií. Na větších škálách je potřeba využívat buď modely čisté primární produktivity (NPP) nebo jiné zástupné veličiny, jako NDVI nebo aktuální evapotranspiraci (AET). I když tyto veličiny vzájemně poměrně silně korelují, přesto se mezi sebou liší, což může ovlivňovat charakter vztahu produktivity a počtu druhů. Dokonce i jednotlivé modely NPP se od sebe poměrně zásadně liší, protože každý akcentuje jiný klimatický faktor (Šímová & Storch 2017). Tato odlišnost různých veličin, majících vyjadřovat produktivitu, tak může do jisté míry přispívat k nesouladu popsaných vztahů mezi druhovou bohatostí a produktivitou. Počet druhů s produktivitou stoupá buď monotónně, nebo je vztah unimodální – počet druhů nejdříve s produktivitou stoupá, pak klesá, nejvyšší je tedy při středních hodnotách produktivity (Waide et al. 1999, Mittelbach et al. 2001). Unimodální vztah byl pozorován především na malých, lokálních škálách, u rostlin je pokles počtu druhů s vysokou produktivitou vysvětlován nejčastěji konkurenčním vyloučením při kompetici o světlo (Šímová et al. 2013). I když byly dokumentovány unimodální vztahy i na větších prostorových měřítkách (Mittelbach et al. 2001), většina studií ukazuje na velkých prostorových škálách různě silnou rostoucí závislost počtu druhů na produktivitě (Currie 1991, Bonn et al. 2004, Currie et al. 2004, Hurlbert 2004, Kaspari et al. 2004, Pautasso & Gaston 2005, Storch et al. 2005, Dobson et al. 2015). Některé práce ovšem také ukazují, že druhová diverzita s produktivitou nekoreluje nebo že je produktivita špatným prediktorem diverzity oproti např. minimální teplotě a minimálním srážkám (Gillman & Wright 2006, Adler et al. 2011, Šímová et al. 2011, Šímová et al. 2013). Tyto práce však zkoumají druhovou bohatost rostlin, tedy taxonu, který produktivitu sám vytváří, produktivita tak nevyjadřuje množství zdrojů pro daný taxon. I druhově chudší rostlinná společenstva mohou být vysoce produktivní, většinu produktivity může zajišťovat několik málo druhů (Šímová & Storch 2017). U heterotrofů je zase diskutabilní, zda rostlinná produktivita opravdu vyjadřuje poměrné množství zdrojů pro zkoumaný taxon (na gradientu zvyšující se celkové produktivity se nemusí zvyšovat produktivita zdrojů, které taxon využívá). To může být důvodem, že daný taxon nevykazuje závislost na produktivitě.

Nejpřímější a také nejčastěji zmiňovaný mechanismus, kterým produktivita může ovlivňovat druhovou diverzitu, popisuje tzv. hypotéza více jedinců (Wright 1983, Srivastava & Lawton 1998, Gaston 2000). Produktivita a počet druhů jsou podle této hypotézy kauzálně propojeny počtem jedinců – vyšší produktivita umožňuje koexistenci více jedinců a více jedinců může být rozděleno

mezi více druhů s životaschopnými populacemi. Tato hypotéza byla poměrně intenzivně testována po několik let po roce 2000 (např. Currie et al. 2004, Hurlbert 2004, Evans et al. 2005b, Hurlbert 2006, Mönkkönen et al. 2006, Honkanen et al. 2010, Šímová et al. 2011). Tyto testy ukázaly mnohé problémy hypotézy a dnes se má spíše za to, že hypotéza, jak je většinou formulována, neplatí (Currie et al. 2004, Šímová et al. 2011). Ukázalo se zejména, že vztahy mezi produktivitou a počtem jedinců a mezi počtem jedinců a počtem druhů (které by podle hypotézy měly být silnější) jsou slabší než vztah mezi produktivitou a počtem druhů (případně, že počet druhů silně koreluje s produktivitou i po statistickém odfiltrování vlivu počtu jedinců; Currie et al. 2004, Hurlbert 2004, Pautasso & Gaston 2005, Šímová et al. 2011). Dále se ukázalo, že do vztahu mezi počtem druhů a produktivitou vstupují i další veličiny, jako heterogenita prostředí nebo velikost plochy (Hurlbert 2004, Hurlbert a Jetz 2010). Hypotéza také často neobstála ve srovnání s jinými hypotézami vysvětlující gradienty diverzity (zejména v porovnání s vlivem teploty a s ní souvisejícími hypotézami; Kaspari et al. 2003, 2004, Currie et al. 2004, Evans et al. 2006, Šímová et al. 2011). Nicméně je potřeba říci, že hypotéza nebyla nikdy řádně zformalizovaná a autoři se vzájemně zásadně lišili v její formulaci, a tak i v predikcích, které testovali. Často tak testovali predikce, které z nejobecnější formulace vůbec nevyplývají, zejména předpoklad větších populací jednotlivých druhů na produktivnějších místech (Currie et al. 2004, Evans et al. 2006, 2008, viz Rosenzweig 1992). I když se ukázalo, že počet jedinců pravděpodobně není zásadní činitel ovlivňující prostorovou variabilitu v počtu druhů, může se účastnit *regulace* počtu druhů (a to zmenšením populací – které jsou pak náchylnější k extinkci, při zvýšení počtu druhů za předpokladu stabilního celkového počtu jedinců). Hypotézu tak nelze úplně zavrhnout před tím, než se otestují predikce jasně vyplývající z konkrétně matematicky formulovaného modelu.

Existují i jiné hypotézy snažící se o vysvětlení vztahu mezi produktivitou a počtem druhů. S produktivitou může například růst počet dostupných nik, i když je tento předpoklad diskutabilní vzhledem k tomu, že niky jsou nejspíš definovány až konkrétními druhy (Schemske 2002, Chase & Leibold 2003). Další méně zmiňované hypotézy shrnují Evans et al. (2005a).

2.1.2. Závislost druhové diverzity na teplotě

Nesčetné množství prací ukazuje závislost počtu druhů nejen na průměrné roční teplotě, ale také na minimální teplotě nebo na její roční variabilitě (rozdíl mezi minimální a maximální teplotou), případně na potenciální evapotranspiraci (PET; Currie 1991, Lennon et al. 2000, Kaspari et al. 2003, Evans et al. 2005c, Šímová et al. 2011).

Teplota figuruje v mnoha hypotézách snažících se o vysvětlení gradientů diverzity. Nutno poznamenat, že se teplota používá také jako zástupná veličina pro produktivitu (Lennon et al. 2000, Evans et al. 2005c, d). Například Evans et al. (2005c) argumentují tím, že prostorová variabilita rostlinné produktivity na zkoumaném území (Velká Británie) je dána především

teplotou a je téměř nezávislá na dostupnosti vody. Teplota v mnoha případech koreluje s produktivitou (zejména ve vyšších zeměpisných šířkách), a je tak těžké rozlišit vliv těchto dvou veličin na biodiverzitu.

Několik hypotéz vychází z intuitivního (a antropocentrického) pocitu, že teplejší místa jsou vhodnější pro život než chladnější. „Hypotéza nikového konzervatismu“ (nebo také „hypotéza fyziologické tolerance“, i když jsou mírně odlišné) říká, že více druhů prostě vzniklo v teplejších (a případně vlhčích) oblastech a pro osídlení chladnějších (případně sušších) oblastí je nutný vznik dalších adaptací (Currie et al. 2004). Už Hutchinson (1959) psal, že se stoupající zeměpisnou šířkou jsou podmínky „drsnější“ a čím dál tím méně organismů je schopno tyto podmínky tolerovat. Nicméně sám si položil klíčovou problematickou otázku, proč se na tyto podmínky nemohou přizpůsobit další organismy, když jiné to zvládly? Podobnou argumentaci používají Evans et al. (2005b) pro svou „hypotézu limitace areálů“. V teplejších oblastech je podle nich více druhů fyziologicky schopno udržet si životaschopné populace (není však jasné, jakým přesně mechanismem). „Hypotéza termoregulační zátěže“ (Turner et al. 1988, Lennon et al. 2000) se týká endotermů, kteří dle ní v teplejších oblastech nemusí vynakládat tolik energie do termoregulace, mohou tedy více investovat do růstu a rozmnožování, a tak mají v teplejších oblastech větší populace (které jsou méně náchylné k extinkci). Kromě průměrné teploty může mít vliv i její sezonalita. V sezónním klimatu vyšších zeměpisných šířek musí být organismy spíše generalisté, a tak mohou mít velké areály. V teplých oblastech bez sezónních výkyvů teploty žijí často specialisté, kteří mají omezené druhové areály, což podporuje druhovou diverzitu (Stevens 1989).

Další skupina hypotéz poukazuje na vliv teploty na rychlost diverzifikace. Hypotéza, že teplota ovlivňuje rychlost evoluce, je poměrně stará (Rohde 1978). V současné době tuto argumentaci používá metabolická teorie ekologie (Allen et al. 2002). Autoři poukazují na vliv teploty na rychlost metabolismu a potažmo na mnohé biologické procesy (Brown et al. 2004). Metabolická teorie predikuje exponenciální závislost počtu druhů na teplotě. Konkrétně, logaritmus počtu druhů má být lineární funkcí teploty vyjádřené jako $1/kT$ (kde k je Boltzmannova konstanta a T teplota v kelvinech) a sklon toho vztahu má být přibližně -0,65. Dle původní argumentace (Allen et al. 2002) vychází závislost počtu druhů na teplotě z předpokladu platnosti pravidla energetické ekvivalence a nezávislosti celkového počtu jedinců na teplotě. Oba tyto předpoklady se však ukázaly jako velmi problematické (Storch 2012), novější verze metabolické teorie tak používá jinou argumentaci (Allen et al. 2006 a 2007). Dvě formy energie (kinetická a potenciální) mají kombinovat svůj vliv na rychlost speciace (a tím na počet druhů). Kinetická energie (teplota) má ovlivňovat rychlost speciace jednotlivých populací, zatímco potenciální energie (produktivita) má ovlivňovat počet populací. I tato novější formulace má však několik konceptuálních problémů (Storch 2012).

2.2. Univerzalita trendů diverzity

Závislost diverzity na dostupnosti energie byla ukázána pro různé taxony na různých prostorových měřítkách (Gaston 2000). Tato závislost se tak může zdát univerzální přes různé taxonomické i geografické škály. Nicméně mnoho prací ukazuje také slabý vztah mezi diverzitou a dostupností energie nebo vztah odlišný od vztahu predikovaného teorií (Hawkins et al. 2007).

Vztah diverzity s produktivitou není konkrétně formalizován (ani hypotézou více jedinců), což omezuje teoretické zhodnocení jeho univerzality. Některé práce ukazují, že závislosti pro jednotlivé příbuzné nižší taxony (např. čeledi) jsou různorodé (a tedy také odlišné od závislosti pro celý vyšší taxon). Buckley et al. (2010) to ukazují pro různé skupiny savců a argumentují, že tento nesoulad trendu mezi jednotlivými nižšími taxony svědčí proti hypotéze, že je diverzita přímo ovlivňována produktivitou. Nicméně výsledky simulací v práci Hurlbert & Stegen (2014) naopak ukazují, že právě za předpokladu energetických omezení diverzity (ve smyslu produktivity – nosné kapacity prostředí) by měly být trendy pro nižší (a menší) taxony více variabilní. Teorie tedy naopak předpokládá, že závislost počtu druhů na produktivitě bude silná pro vyšší taxony, zatímco závislosti pro menší skupiny budou slabší a různorodé. U malých taxonů je totiž nepravděpodobné, že produktivita (nebo jiná veličina mající představovat dostupnost zdrojů) skutečně koreluje s množstvím zdrojů využívaným daným taxonem. I kdybychom definovali zdroje specificky pro daný taxon (což je prakticky nemožné na velkém prostorovém měřítku), u malého taxonu je pravděpodobné, že existuje mnoho jiných organismů využívajících tento zdroj, a tak zvýšení množství tohoto zdroje nemusí nutně ovlivnit zkoumaný taxon. Navíc malé taxony budou pravděpodobně ovlivňovány i jinými faktory než dostupností potravních zdrojů, budou mít spíše užší ekologickou niku a specifické nároky na prostředí. Naopak velký taxon zahrne druhy s mnoha různými životními strategiemi, a tak omezení (která ovlivňují jednotlivé nižší taxony) nemusí ovlivňovat prostorové trendy diverzity celé skupiny (Hurlbert & Stegen 2014).

Na rozdíl od produktivity, pro kterou není vztah s diverzitou konkrétně formalizován, vztah diverzity s teplotou formalizuje metabolická teorie (Brown et al. 2004). Bylo ukázáno, že predikovaný vztah neplatí univerzálně pro všechny taxony (Hawkins et al. 2007). Pokud se vztah pro nějaký taxon odchyluje od predikovaného – není exponenciální nebo stoupá s jiným sklonem, ani vztah pro vyšší (jemu nadřazený) taxon nemůže odpovídat predikovanému z čistě matematických důvodů. Abychom totiž skládáním více závislostí (více nižších taxonů) získali exponenciální závislost daného tvaru, musely by všechny tyto závislosti být také exponenciální a mít stejné parametry (Storch 2012). Jak bylo řečeno, to často není splněno.

Predikovaný sklon závislosti nemůže být univerzální ani přes všechna prostorová měřítka. Škálování počtu druhů s plochou (*species-area relationship*, SAR) totiž není nezávislé na teplotě –

Wang et al. (2009) ukazují, že sklon SAR je vyšší v teplejších oblastech. Změnou měřítka (velikosti základní jednotky v analýze) se tedy nutně změní i závislost počtu druhů na teplotě (Storch 2012).

Kromě trendů týkajících se počtu druhů, můžeme sledovat i trendy pro vyšší taxonomické kategorie, tedy závislosti počtu rodů, čeledí atd. na různých faktorech prostředí. Trendy diverzity nemohou být univerzální ani přes všechny tyto kategorie, počet druhů, rodů, čeledí atd. nemůže s teplotou či produktivitou škálovat stejně (Storch & Šizling 2008). Ukazují to i empirické studie, např. geografické trendy v počtu druhů, rodů, čeledí a řádů ptáků se vzájemně liší. Oblasti nejvyšší druhové diverzity (*hotspots*) jsou mnohem více geograficky omezené než oblasti nejvyšší diverzity rodů, čeledí a řádů (Thomas et al. 2008).

Na lokálním měřítku mají často různé skupiny jednoho taxonu vzájemně odlišné nejlepší prediktory diverzity (Williams & Hero 2001, Schweiger et al. 2007), protože každá skupina má odlišné nároky na prostředí. Tradiční makroekologický pohled říká, že na velkém měřítku tyto rozdíly mezi druhy přestávají být důležité a měl by se objevit nějaký obecný trend platný pro celý taxon (Lawton 1999). Některé práce ale ukazují odlišnosti mezi skupinami i na velkém měřítku, např. pro ptáky (Bárcena et al. 2004) nebo pestřenky (Keil et al. 2008). Tyto rozdíly v nejlepším prediktoru ukazuje Kaspari (2001) také v závislosti na taxonomické kategorii pro jedny z dalších významných makroekologických trendů – trendy v abundancích (počtech jedinců). Abundance rodů a druhů mravenců korelují nejlépe s teplotou, zatímco abundance celých čeledí korelují nejlépe s produktivitou. Také další makroekologický trend – korelace velikosti těla s latitudou (Bergmannovo pravidlo) ukazuje fylogenetickou závislost (Cruz et al. 2005).

Různé trendy diverzity tedy nejsou (a v případě konkrétně formalizovaného vztahu mezi teplotou a počtem druhů ani nemohou být) univerzální přes všechny fylogenetické ani prostorové škály. Ukazují se rozdíly v závislostech počtu druhů na faktorech prostředí mezi taxony stejné úrovně hierarchie i mezi nižšími a vyššími taxony. Také počty druhů, rodů, čeledí atd. nevykazují stejné závislosti na environmentálních proměnných. A nakonec příbuzné skupiny organismů se liší v tom, jaký faktor prostředí nejlépe predikuje jejich diverzitu. I když vztah diverzity a energie není univerzální přes všechny taxonomické škály, nemusí to znamenat, že energetická omezení nejsou důležitá nebo dokonce klíčová pro rozložení diverzity na Zemi (Hurlbert & Stegen 2014).

3. HYPOTÉZY

Některé práce ukazují variabilní nebo slabé závislosti počtu druhů na teplotě a produktivitě a předkládají tento fakt jako důkaz proti hypotézám o vlivu dostupnosti energie na utváření prostorových trendů diverzity (Hawkins et al. 2007, Buckley et al. 2010). Nicméně přesný tvar závislosti na teplotě, predikovaný metabolickou teorií, z čistě matematických důvodů ani nemůže být univerzální přes všechny taxonomické a prostorové škály (Storch & Šizling 2008, Storch 2012). Variabilita ve vztazích s produktivitou pro nižší taxony je zase z teorie přímo očekávaná (Hurlbert & Stegen 2014). Otázkou tedy je, zda existují nějaké vlastnosti taxonu nebo jeho areálu rozšíření (případně části areálu zahrnuté v analýze), které systematicky ovlivňují závislost počtu druhů tohoto taxonu na teplotě a produktivitě. Cílem bylo otestovat vliv několika proměnných na koeficient determinace (R^2) závislosti počtu druhů na teplotě a na produktivitě a na sklon závislosti počtu druhů na teplotě. Vstupní hypotézy byly:

1. *Velikost taxonu* (celkový počet druhů daného taxonu na zkoumaném území) má vliv na závislost počtu druhů na teplotě a produktivitě. Větší taxony budou vykazovat silnější závislost (vyšší R^2) na teplotě a produktivitě a sklon vztahu s teplotou se bude blížit sklonu predikovanému metabolickou teorií u větších taxonů. Malé taxony mohou vykazovat slabé a různorodé závislosti (i) z čistě statistických důvodů (u malého taxonu může místo s extrémním počtem druhů nebo náhodná chyba silně ovlivnit celý vztah), (ii) protože druhová bohatost malého taxonu může být ovlivněna něčím jiným než teplotou či produktivitou – specifickým faktorem prostředí nebo interakcí s jinými druhy, (iii) protože malý taxon je pravděpodobně taxon mladý, který bude nadále diverzifikovat a rozšiřovat se do vhodných oblastí a teprve tak vytvářet prostorový trend závislosti na teplotě nebo produktivitě² (korelaci velikosti taxonu s jeho stářím ukazují např. Gehrke & Linder 2011).
2. *Rozpětí teploty, resp. produktivity* na zkoumaném území má vliv na závislost počtu druhů na teplotě, resp. produktivitě. Pokud na zkoumaném území není dostatečný gradient vysvětlující proměnné, nemusí se ukázat ani závislost počtu druhů na této proměnné.
3. *Počet vzorků* (základních jednotek v analýze) ovlivňuje závislost počtu druhů na teplotě a produktivitě ze statistických důvodů.
4. *Velikost areálu* (nebo plocha území, zkoumaného v analýze) ovlivňuje závislost počtu druhů na teplotě a produktivitě. Malý areál může souviset s malou velikostí taxonu, s malým počtem vzorků a s malým rozpětím teploty a produktivity.

² Malá velikost taxonu může ukazovat naopak na starý, již vymírající taxon, nicméně pro takový by také byla korelace s teplotou nebo produktivitou spíše slabá. Bylo by samozřejmě zajímavé sledovat povahu vztahů také v závislosti na stáří taxonu, tato informace však není pro studovaná data dostupná.

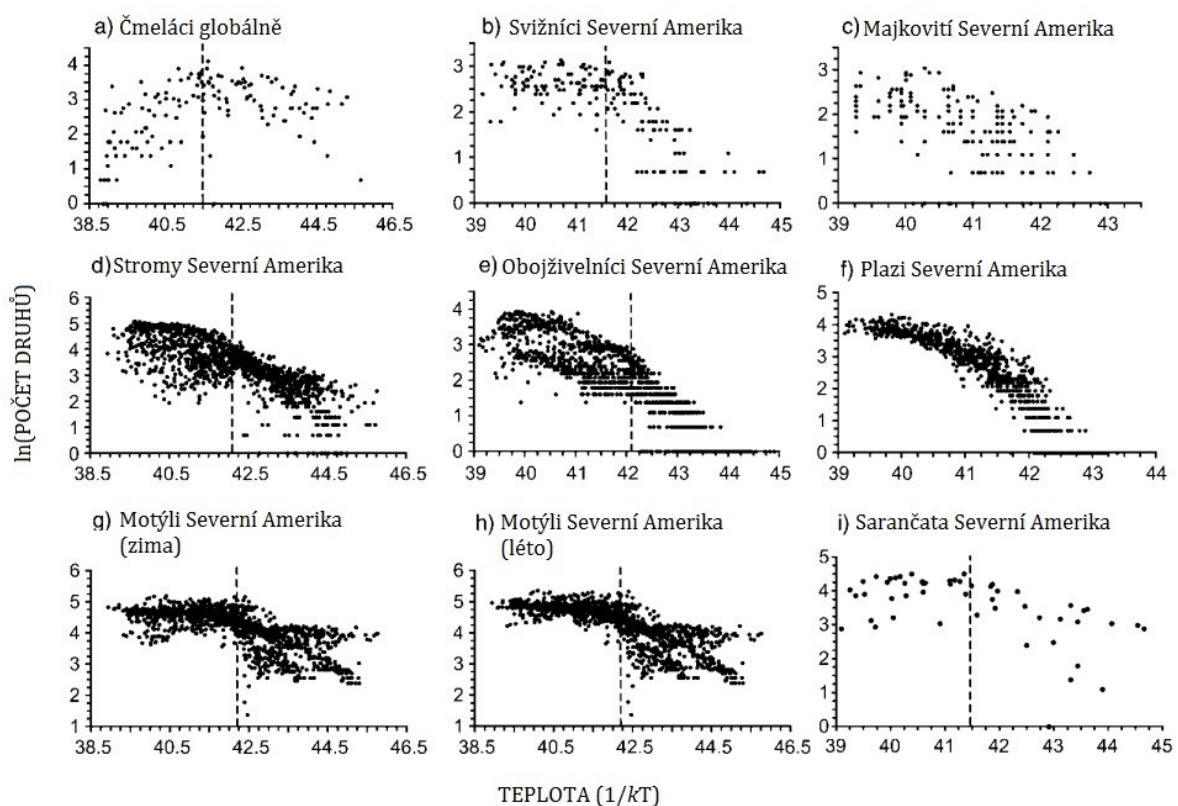
Během analýz se ukázal význam dalších faktorů a testovala jsem tak další hypotézy:

5. *Korelace teploty a produktivity na zkoumaném území* ovlivňuje závislost počtu druhů na těchto veličinách. Produktivita se může zvyšovat společně s teplotou nebo tyto veličiny mohou jít proti sobě (se stoupající teplotou klesá produktivita) nebo spolu nekorelují. Pokud jsou obě veličiny důležité pro vytváření prostorových trendů diverzity, bude jejich negativní korelace rušit vztah s jednotlivými veličinami, alternativně se ukáže důležitější vliv jedné z proměnných (to také nastane v případě, že spolu obě proměnné nekorelují).
6. *Průměrná teplota na zkoumaném území* ovlivňuje závislost počtu druhů na teplotě a produktivitě. V chladnějších oblastech (temperát) bude důležitější vliv teploty, zatímco v teplejších (tropy) bude důležitější vliv produktivity.

4. METODY

4.1. Data

Studie Hawkins et al. (2007) ukazuje vztah mezi teplotou a počtem druhů pro 46 datových souborů (obr. 1). V této analýze jsou zahrnuty různé taxony cévnatých rostlin, hmyzu a ektotermních obratlovců. Taxonomická šíře souborů sahá od rodů (*Bombus*) až po oddělení (cévnaté rostliny). Datové soubory pokrývají všechny kontinenty kromě Antarktidy a jejich prostorové vymezení se pohybuje v rozmezí mezi Katalánskem a globálním rozšířením. Analyzované datové soubory se tedy velmi liší velikostí taxonu (počtem druhů) i geografickým vymezením (a tedy rozpětím teploty na daném území).



Obr. 1. Ukázka dat ze studie Hawkins et al. (2007). Grafy ukazují závislost logaritmu počtu druhů na teplotě ($1/kT$, eV^{-1}).

Hawkins et al. (2007) zkoumali, zda metabolická teorie ekologie (Allen et al. 2002) dokáže vysvětlit prostorové trendy diverzity na Zemi. Konkrétně testovali dvě predikce: i) lineární vztah mezi logaritmem počtu druhů a teplotou (přeškálovanou dle vztahu $1/kT$, kde k je Boltzmannova konstanta a T teplota v kelvinech), ii) sklon tohoto vztahu blízký hodnotě $-0,65$. Autoři vyhodnotili 23 vztahů jako lineární. U zbylých 23 souborů, kde vztah zhodnotili jako nelineární, rozdělili data na dvě části, v rámci kterých již vztah určili jako lineární (svislá přerušovaná čára u některých vztahů na obr. 1). Ve studii je tak publikován koeficient determinace a sklon vztahu mezi teplotou a počtem druhů pro jeden vztah u lineárních dat a pro dva vztahy u nelineárních dat.

Bradford Hawkins mi poskytl všechny analyzované soubory dat. Ty obsahují vždy geografické souřadnice čtverce a počet druhů a teplotu pro daný čtverec. Více informací k těmto souborům lze dohledat buď ve studiích, kde byly již dříve publikovány, nebo v příloze ke studii (<http://www.esapubs.org/archive/ecol/E088/112/appendix-A.htm>). Pro každý datový soubor bylo potřeba zjistit několik dalších údajů. Velikost taxonu – tedy celkový počet druhů v každém datovém souboru (*Size*) lze pro některé soubory najít v příloze ke studii nebo v původní literatuře, informaci ke zbylým souborům mi poskytli přímo jejich autoři. V pěti případech není informace o velikosti taxonu známá, protože i původní datový soubor obsahuje pouze počet (nikoliv seznam) druhů na každém místě. Rozpětí teploty (*rangeT*) lze vyčíst přímo z původních souborů dat. Tato veličina (rozdíl mezi maximální a minimální teplotu) nemusí být dobrým měřítkem prostorové variability teploty na daném území, kvůli případným extrémním krajním hodnotám. Proto jsem dopočítala i mezikvartilové rozpětí teploty (*iqrangeT*; rozdíl mezi horním a dolním kvantilem teploty). Dále jsem spočítala velikost analyzovaného území (*area*) pro každý datový soubor. Většina souborů (37) obsahuje data pro pravidelnou čtvercovou síť (se stranou čtverce pro různé soubory od 10 km po 780 km). U těchto souborů jsem *area* určila pouze jako součin plochy čtverce a počtu čtverců. V případě, že byla velikost čtverce udána ve stupních, přepočítala jsem rozměry v kilometrech přesně pro danou zeměpisnou šířku. Pro čtyři datové soubory není celé území pokryto čtverci s daty, protože byly z analýzy vyloučeny čtverce s nízkým úsilím sběru dat. Počet vyloučených čtverců však nikde nepřesahuje 20 %, a tak jsem *area* spočítala jako velikost celého území (včetně vyloučených čtverců). U pěti datových souborů jsem *area* neurčila, protože se jedná o několik nesouvislých a v prostoru náhodně rozmístěných ploch (například soubor „mravenci Nového světa“ – skutečná terénní data o počtu druhů mravenců na různých místech Severní i Jižní Ameriky – nebo soubory o výskytu obojživelníků, plazů a krytosemenných rostlin v Číně – počty druhů v 54 přírodních rezervacích). Celková plocha území těchto souborů by neudávala stejnou informaci jako u souborů, které jsou tvořeny pravidelnou čtvercovou sítí. Počet vzorků (*samples*) udává počet základních čtverců v souboru neboli „množství dat“ v souboru (kvůli nestejně velikosti základního čtverce mezi soubory proměnná *samples* neudává totéž jako proměnná *area*).

Koeficienty determinace lineárních modelů závislosti počtu druhů na teplotě (R^2_t) a sklon těchto vztahů (*slope*) jsou uvedeny přímo ve studii (jeden pro lineární data a dva pro nelineární). U nelineárních dat nelze zjistit počet druhů (*Size*) zvláště pro dvě lineární oblasti (určené autory), a tak by pro tyto nelineární soubory ($n=23$) nebylo možné testovat vliv *Size* na R^2_t a *slope*. Navíc pro mnohé nelineární soubory není lineární závislost nesmyslná (viz obr. 1, soubory se svislou přerušovanou čarou) a je signifikantní. Proto jsem se rozhodla analyzovat R^2_t a *slope* lineárního vztahu přes všechna data i pro soubory autory označené jako nelineární.

Dále jsem pro stejné datové soubory dopočítala koeficienty determinace modelů vztahu mezi počtem druhů a produktivitou (R^2_{npp}). Použila jsem data o roční čisté primární produktivitě (NPP; $gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$) založené na datech ze senzoru MODIS (MOD17A3; <https://lpdaac.usgs.gov/>, Running et al. 2004), konkrétně průměr vrstev pro roky 2000–2012. Data o původním rozlišení 1 km jsem přeškálovala na rozlišení druhových dat. Závislost počtu druhů (logaritmicky transformován kvůli dosažení normality rozdělení) na produktivitě jsem modelovala lineární a kvadratickou regresí (užitím metody nejmenších čtverců). Pro další analýzu jsem uložila koeficienty determinace a AIC lineárního i kvadratického modelu. Dále jsem (analogicky s daty pro teplotu) spočítala pro každý datový soubor rozpětí NPP ($rangeNpp$) a mezikvartilové rozpětí NPP ($iqrangeNpp$). Pro další analýzy jsem kromě koeficientu determinace vztahů $\log(S) \sim 1/kT$ a $\log(S) \sim NPP$ analogicky spočítala také spearmanovy korelační koeficienty mezi danými veličinami ($spearmanT$, $spearmanNpp$). Dále jsem vytvořila proměnnou $maxR^2$, která pro každý datový soubor obsahuje koeficient determinace vztahu, který vysvětluje více variability v $\log(S)$ (tedy vyšší hodnota z veličin R^2_t a R^2_{npp}). Pro další analýzy jsem potřebovala také proměnnou t_{npp} , která obsahuje spearmanovy korelační koeficienty mezi teplotou ($1/kT$) a produktivitou pro každý datový soubor. Protože (spearmanův) korelační koeficient ukazuje, zda je korelace proměnných kladná nebo záporná, vynásobila jsem hodnoty spearmanových korelačních koeficientů, ve kterých vystupuje teplota ($1/kT$), tedy $spearmanT$ a t_{npp} , minus jedničkou, kvůli snazší a intuitivní interpretaci (stoupající teplota vyjádřená jako $1/kT$ znamená klesající teplotu ve °C či kelvinech). Význam všech proměnných je shrnut v tab. 1.

Tab. 1. Přehled použitých proměnných.

Závislé proměnné	
R^2_t	koeficient determinace vztahu $\log(S) \sim 1/kT$
$slope$	sklon vztahu $\log(S) \sim 1/kT$
R^2_{npp}	koeficient determinace vztahu $\log(S) \sim NPP$
$spearmanT$	spearmanův korelační koeficient mezi $\log(S)$ a $1/kT$
$spearmanNpp$	spearmanův korelační koeficient mezi $\log(S)$ a NPP
$maxR^2$	vyšší ze dvou hodnot z veličin R^2_t a R^2_{npp}
Vysvětlující proměnné	
$Size$	velikost taxonu, počet druhů v datovém souboru
$rangeT$	rozpětí teploty v datovém souboru
$iqrangeT$	mezikvartilové rozpětí teploty v datovém souboru
$rangeNpp$	rozpětí produktivity v datovém souboru
$iqrangeNpp$	mezikvartilové rozpětí produktivity v datovém souboru
$area$	velikost území pokrytého datovým souborem
$samples$	počet vzorků (základních čtverců) v datovém souboru
t_{npp}	spearmanův korelační koeficient mezi $1/kT$ a NPP

4.2. Analýza dat

Cílem bylo zkoumat vliv zejména i) velikosti taxonu (*Size*) a ii) rozpětí teploty, resp. produktivity (*rangeT*, resp. *rangeNpp*, případně *iqrangleT*, resp. *iqrangleNpp*) na koeficient determinace závislosti počtu druhů na teplotě, resp. produktivitě (R^2_t , resp. R^2_{npp}) a na sklon tohoto vztahu (pro případ teploty; *slope*). Sledovala jsem i vliv proměnné *area* (která souvisí s rozpětím teploty) a proměnné *samples*. Jinými slovy jsem chtěla zjistit, zdali to, kolik variability v druhovém bohatství vysvětlí teplota (resp. produktivita), není závislé na velikosti taxonu použitého k analýze či na velikosti analyzovaného území (a na s ní souvisejícím rozpětí teploty).

1. *Teplota*. Závislá proměnná R^2_t může teoreticky nabývat hodnot od 0 do 1 (jedná se o koeficient determinace, tedy podíl vysvětlené ku vysvětlované variabilitě). Pokud by proměnná neobsahovala hodně malé a velké hodnoty (blízké 0 a 1), dala by se aproximovat normálním rozdělením. Hodnoty koeficientu determinace jsou však pro mnohé datové soubory velmi malé, rozdělení proměnné není normální, je silně pozitivně šikmé. Navíc je jasné, že závislost R^2_t na vysvětlujících proměnných není lineární, zejména pro hodnoty koeficientu determinace blízké nule (hodnoty blízké 1 v datech nejsou). Odpověď musí být nelineární (koeficient determinace je omezen 0 a 1). Rozhodla jsem se tedy pro proměnnou R^2_t použít angulární (arcsinovou) transformaci ($\arcsin\sqrt{R^2_t}$), která se užívá pro poměry. Po transformaci je rozdělení proměnné blízké normálnímu, lze použít obecný lineární model, reziduály modelů mají přibližně normální rozdělení. Navíc, po převedení na původní škálu, má model tvar sinusoidy, která v rozmezí hodnocených dat dobře popisuje dané závislosti – je omezena 0 a 1, ale hodnoty 1 dosahuje až daleko za hodnotami vysvětlujících proměnných, a tak nevytváří nesmyslné „vlnění“ (viz výsledky).

Pro posouzení vlivu vysvětlujících proměnných na R^2_t jsem použila mnohonásobnou regresi s užitím všech vysvětlujících proměnných nad čarou z tab. 1 (kromě *rangeNpp* a *iqrangleNpp*, viz Hypotézy) v lineárním i kvadratickém tvaru (proměnné *Size*, *samples* a *area* byly logaritmicky transformovány za účelem dosažení normality reziduí). Konečný model vysvětlující R^2_t jsem vybrala postupným výběrem proměnných (přidáváním k nulovému modelu, *forward selection*³) s použitím parciálního F-testu a $\alpha = 0,05$ v každém kroku (v případě těchto dat by použití porovnání AIC vedlo ke stejným výsledkům). Dále jsem spočítala lineární regresi pro každou vysvětlující proměnnou zvlášť (všechny proměnné transformované, jak bylo řečeno dříve).

³ Tento přístup byl shodný pro hledání celkového modelu nejen v případě R^2_t , ale i *slope* a R^2_{npp} (viz dále). Metodu postupného přidávání proměnných k nulovému modelu (*forward selection*) jsem zvolila, protože ve všech případech byl samostatný vliv většiny vysvětlujících proměnných nesignifikantní, a tak k nulovému modelu v jednom případě nepřispěla ani jedna proměnná, ve druhém jedna a ve třetím dvě proměnné. Nicméně jsem provedla i zpětnou eliminaci proměnných z celkového modelu (*backward elimination*) a při srovnání s modelem získaným *forward selection* se modely buď vůbec nelišily, nebo v něm figurovaly stejné proměnné, jen v jiném (lineární vs. kvadratický) tvaru. Výsledný model jsem pak vybrala srovnáním AIC (a případně i R^2).

Závislosti pro *slope* jsem testovala obdobně jako v případě R^2_t . Proměnná *slope* obsahuje jednu velmi odlehlou hodnotu, která narušuje normalitu a silně ovlivňuje analýzy. Hodnoty *slope* leží mezi -1,33 a 1,47, ale pro jeden soubor (nepůvodní rostliny Británie) má hodnotu -4,16. To nelze vyřešit ani transformací proměnné *slope*, proto jsem tento jeden soubor z analýzy vyloučila. Takto upravená proměnná *slope* má již rozdělení blízké normálnímu, dále jsem tedy použila obecný lineární model a hledala nejdříve nejlepší kombinaci proměnných pro vysvětlení *slope*, poté jsem sledovala vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných zvlášť (vše obdobně jako pro R^2_t výše).

2. *Produktivita*. Nejprve jsem porovnála lineární a kvadratický model závislosti logaritmu počtu druhů na NPP pro každý datový soubor srovnáním jejich AIC. Za vhodnější jsem považovala model s nižší hodnotou AIC, přičemž, pokud bylo AIC kvadratického modelu nižší o méně než 2, považovala jsem lineární model za vhodnější (protože je jednodušší; Burnham & Anderson 2002). Koeficient determinace takto vybraného modelu jsem uložila do proměnné R^2_{npp} . Dále jsem hledala celkový model pro R^2_{npp} a sledovala vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných zvlášť (všechny nad čarou z tab. 1 kromě *rangeT* a *iqrangleT*) na R^2_{npp} stejným způsobem jako u R^2_t .

5. VÝSLEDKY

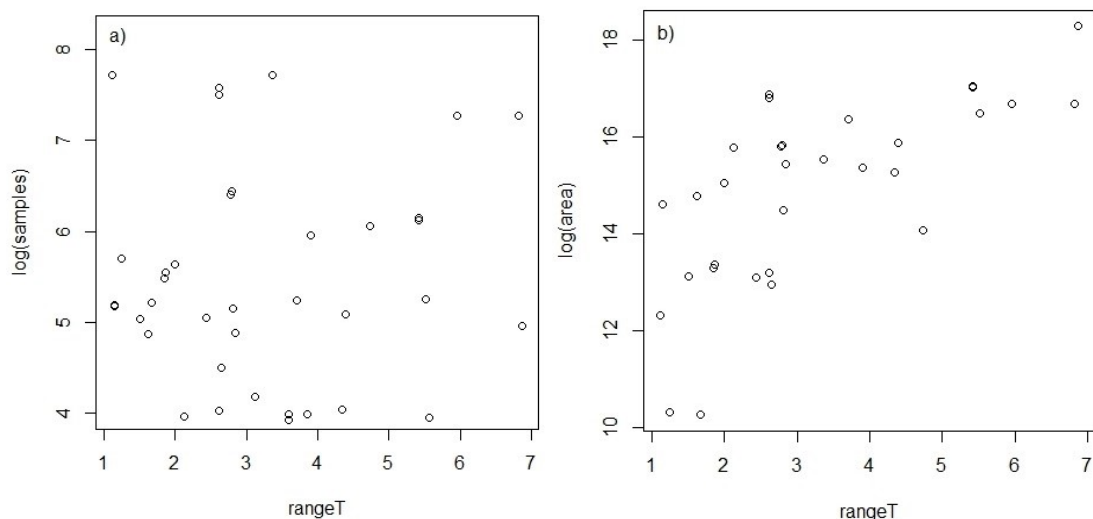
Ze 46 analyzovaných souborů obsahuje 20 souborů data o výskytu bezobratlých, 12 o výskytu rostlin a 14 o výskytu ektotermních obratlovců. Velikost taxonu (*Size*) sahá od 30 (obojživelníci Pyrenejského poloostrova) po 5902 druhů (rostliny Kalifornie). Velikost území (*area*) se pohybuje mezi 28 500 km² (rostliny Katalánska) a 87,4 miliony km² (čmeláci globálně). Hodnoty proměnné *samples* se pohybují mezi 51 (krytosemenné rostliny Číny) a 2257 (kaprad'orosty Evropy).

5.1. Teplota

Rozpětí teploty (*rangeT*, ve tvaru $1/kT$) v datových souborech sahá od $1,122 \text{ eV}^{-1}$ (7,58 °C, původní a nepůvodní rostliny Velké Británie) po $6,869 \text{ eV}^{-1}$ (45 °C, čmeláci globálně). Hodnota koeficientu determinace pro lineární závislost logaritmu počtu druhů na teplotě (R^2_t) se pohybuje mezi 0,0002 (svižníci Indie) a 0,838 (plazi Severní Ameriky).

5.1.1. Koeficient determinace

(i) *Celkový model*. Použitím postupného výběru proměnných (dle kritérií v kapitole Metody) jsem do celkového modelu pro $\arcsin\sqrt{R^2_t}$ zahrнула vysvětlující proměnné $\log(\text{samples})$ a *rangeT* (obě pouze v lineárním tvaru; $R^2 = 0,24$, $F_{2,43} = 6,824$, $p = 0,0027$). Tyto dvě proměnné nejsou vzájemně korelovány ($r = 0,17$, nesignifikantní, obr. 2a), což je dáno tím, že se datové soubory liší ve velikosti základního čtverce (který představuje jeden vzorek; např. soubor Čmeláci globálně má z jasných důvodů nejvyšší rozpětí teploty, ale poměrně malý počet vzorků, protože základní čtverec je velký).

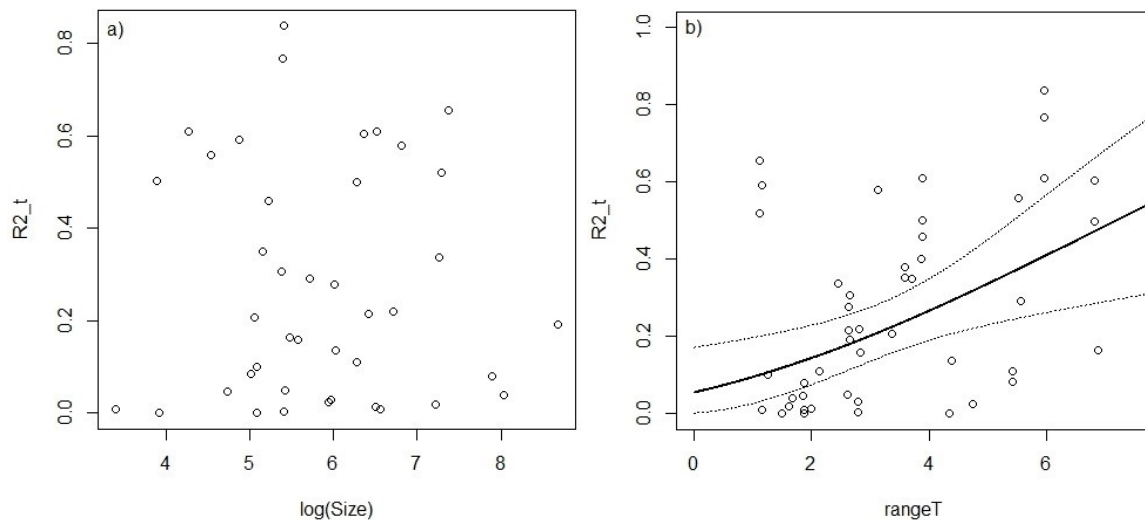


Obr. 2. Korelace mezi a) rozpětím teploty (přeškálované dle $1/kT$) a logaritmem počtu vzorků v každém datovém souboru, b) rozpětím teploty (přeškálované dle $1/kT$) a logaritmem velikosti zahrnuté plochy v každém datovém souboru.

(ii) *Vliv jednotlivých proměnných.* Dále jsem sledovala vliv každé proměnné zvlášť. Zajímalo mě především vliv rozpětí teploty (ten do celkového modelu zahrnut byl) a vliv velikosti taxonu (ten zahrnut nebyl).

$\arcsin\sqrt{R^2_t} \sim \log(\text{Size})$. Vliv velikosti taxonu (*Size*) by se mohl ukázat, pokud by tato proměnná byla korelována s jinými proměnnými v celkovém modelu (kvůli čemuž zrovna velikost taxonu nebyla přidána do celkového modelu). To ale není případ těchto dat. Vliv samotné velikosti taxonu (*Size*) na R^2_t skutečně není signifikantní (obr. 3a).

$\arcsin\sqrt{R^2_t} \sim \text{range}T$. Pozitivní efekt *rangeT* na R^2_t je opět signifikantní ($R^2 = 0,174$; $F_{1,44} = 9,259$; $p = 0,0039$). Průběh modelu včetně 95% intervalu spolehlivosti ukazuje obr. 3b. Model je lineární pro transformovanou závislou proměnnou (angulárně transformované R^2_t). Na původní škále má predikce modelu tvar sinusoidy. To je poměrně dobře interpretovatelné, protože tak model predikuje hodnoty R^2_t mezi 0 a 1 (proto byla také angulární transformace zvolena) a v rozumném rozmezí *rangeT* je stoupající (hodnoty $R^2_t \sim 1$ dosahuje až pro *rangeT* přibližně 17 eV^{-1} , přičemž nejvyšší hodnota u analyzovaných souborů dat je $6,9 \text{ eV}^{-1}$).



Obr. 3. a) Vztah mezi velikostí taxonu (*Size*, logaritmováno) a R^2 lineárního modelu závislosti počtu druhů na teplotě (R^2_t), b) závislost R^2_t na rozpětí teploty (*rangeT*), tlustou čarou hodnota predikovaná lineárním modelem $\arcsin\sqrt{R^2_t} \sim \text{range}T$, přerušovanou 95% interval spolehlivosti.

Ze zbylých vysvětlujících proměnných má signifikantní vliv pouze proměnná *samples*. Výsledky jsou shrnuty v tab. 2. Rozpětí teploty (*rangeT*) má tedy signifikantní vliv na R^2_t , zatímco vliv analyzované plochy – $\log(\text{area})$ jako takové signifikantní není, i když jsou tyto dvě proměnné korelovány ($r = 0,73$, $p < 0,01$, obr. 2b). Důležitý je tedy opravdu vliv rozpětí teploty, a ne velikosti území jako takové (která zde navíc nepředstavuje areál rozšíření taxonu, ale území vybrané

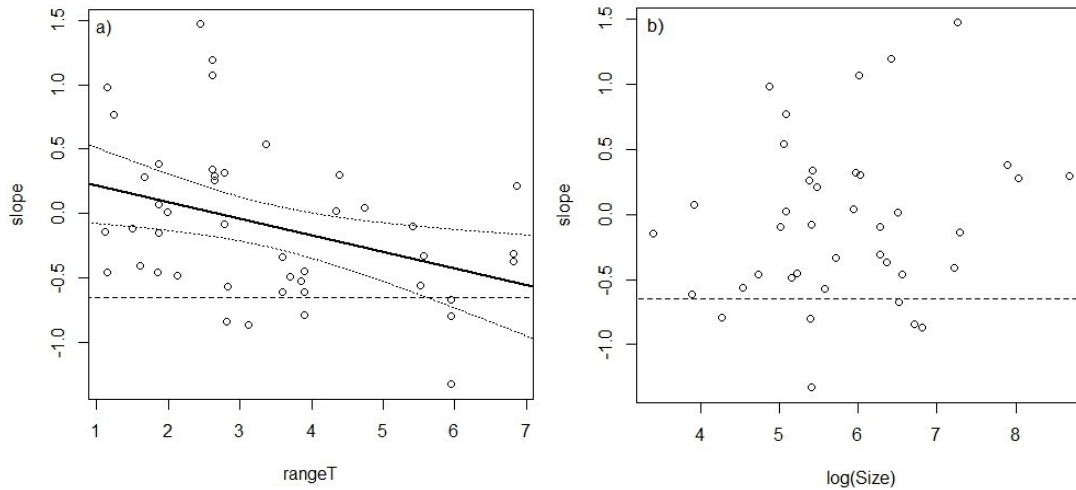
autory datového souboru). Všechny vztahy jsem zkoumala také zvlášť pro jednotlivé taxonomické skupiny (obratlovci, bezobratlí, rostliny), ani pro ty se však žádná závislost R^2_t na *Size* ani *area* neprokázala.

Tab. 2. Výsledky mnohonásobné regrese postupným výběrem proměnných a lineárních regresí vysvětlujících variabilitu v koeficientu determinace závislosti počtu druhů na teplotě ($\arcsin\sqrt{R^2_t}$). Vztahy signifikantní na hladině $\alpha=0,05$ jsou tučně zvýrazněny.

Vysvětlující proměnné	df	F	R ²	p
celkový model:				
$\log(samples)+rangeT$	2, 43	6,824	0,2409	0,0027
vliv jednotlivých proměnných:				
$\log(Size)$	1, 39	0,007	0,0002	0,9314
$rangeT$	1, 44	9,259	0,1738	0,0039
$iqrangleT$	1, 44	3,885	0,0811	0,0550
$\log(area)$	1, 39	3,303	0,0781	0,0768
$\log(samples)$	1, 44	5,241	0,1064	0,0269

5.1.2. Sklon

Postupným výběrem proměnných jsem do celkového modelu pro *slope* zahrnula pouze proměnnou *rangeT* (parciální vliv dalších proměnných již nebyl signifikantní). Statisticky průkazný vliv na *slope* má opravdu pouze proměnná *rangeT* (rozpětí teploty), jak je vidět z výsledků lineárních regresí pro závislost *slope* na jednotlivých vysvětlujících proměnných zvlášť, tab. 3. Sklon klesá se stoupajícím rozpětím teploty (obr. 4a) až přibližně k hodnotě -0,65 (čárkovaně), predikované metabolickou teorií. Negativní lineární závislost *slope* na *rangeT* je statisticky průkazná ($R^2 = 0,137$, $F_{1,43} = 6,812$, $p = 0,012$; obr. 4a). Vliv velikosti taxonu $\log(Size)$ na *slope* se neprokázal (obr. 4b, tab. 3). Všechny vztahy jsem zkoumala také zvlášť pro jednotlivé taxonomické skupiny (obratlovci, bezobratlí, rostliny), ani pro ty se však žádná závislost *slope* na *Size*, *area* ani *samples* neprokázala.



Obr. 4. a) Závislost sklonu vztahu $\log(S) \sim 1/kT$ (*slope*) na rozpětí teploty (*rangeT*). Čárkovaně hodnota sklonu predikovaná metabolickou teorií, tlustou čarou predikce modelu $slope \sim rangeT$, tečkovaně 95% interval spolehlivosti, b) vztah mezi sklonem vztahu $\log(S) \sim 1/kT$ (*slope*) a velikostí taxonu (*Size*), není vidět žádný trend ve změně *slope* v závislosti na $\log(Size)$.

Tab. 3. Výsledky regresí vysvětlujících variabilitu ve sklonu závislosti počtu druhů na teplotě (*slope*). Vztah signifikantní na hladině $\alpha=0,05$ je tučně zvýrazněn.

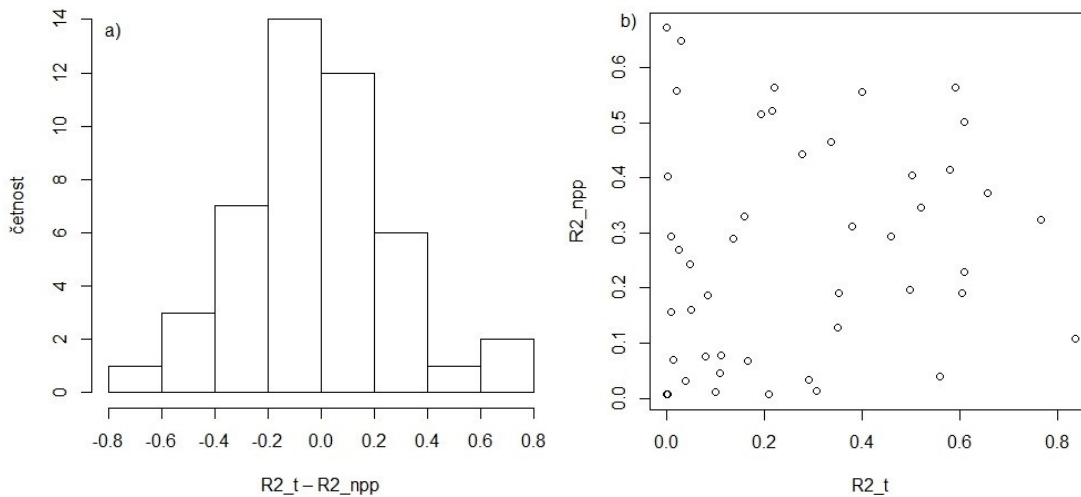
Vysvětlující proměnná	df	F	R ²	p
$\log(Size)$	1, 38	1,4030	0,0356	0,2436
<i>rangeT</i>	1, 43	6,8120	0,1368	0,0124
<i>iqrangeT</i>	1, 43	0,1171	0,0027	0,7339
$\log(area)$	1, 38	3,1550	0,0767	0,0837
$\log(samples)$	1, 43	0,3838	0,0088	0,5389

5.2. Produktivita

Rozpětí produktivity (*rangeNpp*) v datových souborech sahá od 470 gC m⁻² rok⁻¹ (mravenci Colorado a Nevada) po 2196 gC m⁻² rok⁻¹ (jihoameričtí svižníci)⁴. U 11 datových souborů je pro závislost počtu druhů na produktivitě vhodnější lineární model, u 35 souborů je vhodnější model kvadratický. Koefficient determinace vybraného modelu představuje proměnná R^2_{npp} . Hodnota R^2_{npp} se pohybuje mezi 0,007 (vrubounovití Španělska a Francie) a 0,672 (svižníci Indie). Ani teplota, ani produktivita není v průměru lepší prediktor počtu druhů pro analyzované soubory dat – průměry R^2_t a R^2_{npp} se statisticky významně neliší ($t_{90}=0,093116$; $p=0,926$). Není vidět ani výrazný trend v tom, že by produktivita vysvětlila více variability v počtu druhů tam, kde jí teplota vysvětlí málo (a naopak). To je vidět na histogramu (obr. 5a), který zobrazuje absolutní četnosti rozdílů $R^2_t - R^2_{npp}$. Pro velkou část souborů je tento rozdíl poměrně malý (tzn. teplota

⁴ To, že *rangeNpp* není nejvyšší pro soubor „čmeláci celosvětově“, je dáno tím, že je rozlišení těchto dat velmi hrubé (čtverec 611 000 km²), průměrná produktivita v rámci tak velkého čtverce není tak extrémní jako v případě některých souborů s jemnějším rozlišením. Rozdíl však není velký, *rangeNpp* pro tento soubor je i tak jedno z nejvyšších.

i produktivita vysvětlí podobné množství variability v počtu druhů). Pro některé soubory však naopak teplota vysvětlí výrazně více variability než produktivita (a opačně). To je vidět i na obr. 5b, kde jsou oba koeficienty determinace (pro vztah s teplotou a pro vztah s produktivitou) vyneseny proti sobě.

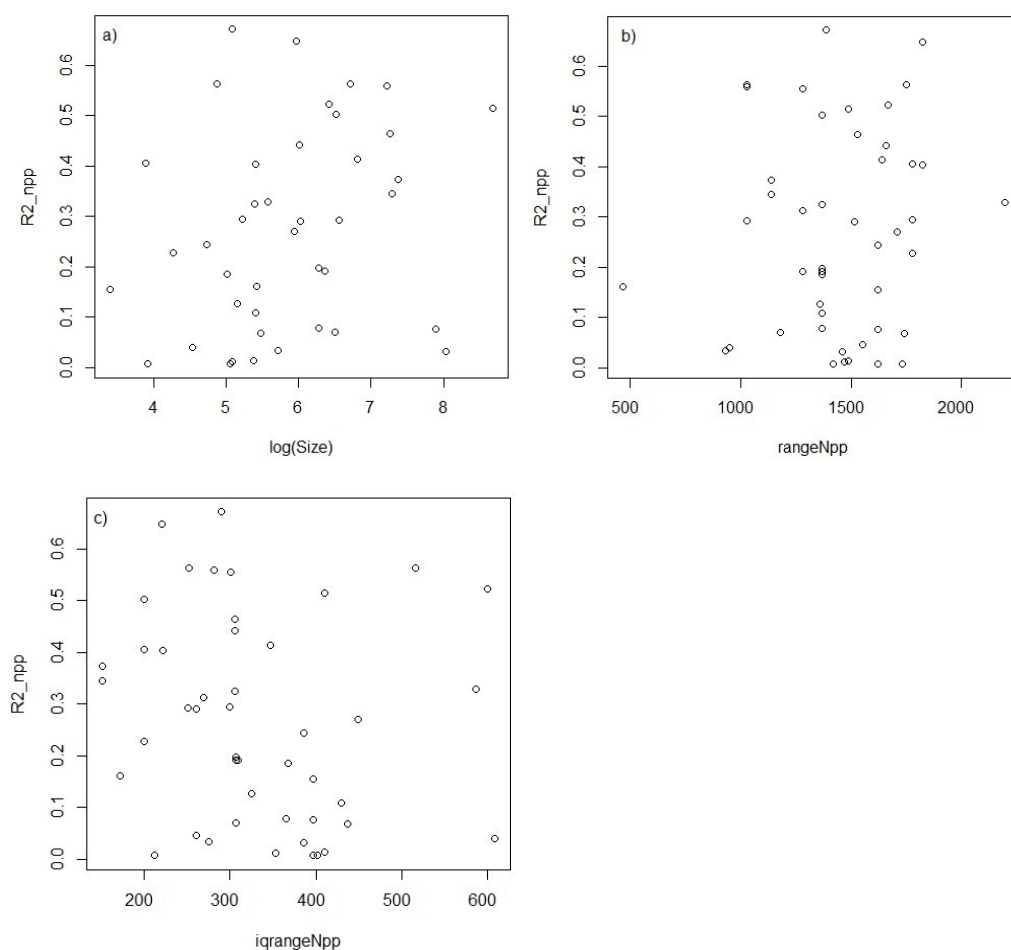


Obr. 5. a) Absolutní četnosti rozdílů mezi R^2 modelu závislosti počtu druhů na teplotě a R^2 modelu závislosti počtu druhů na produktivitě (kladný rozdíl – teplota vysvětlí více variability v počtu druhů, záporný rozdíl – více variability vysvětlí produktivita), b) vztah mezi R^2 modelu závislosti počtu druhů na teplotě a R^2 modelu závislosti počtu druhů na produktivitě.

Grafy závislostí počtu druhů na teplotě a produktivitě pro všechny datové soubory jsou v příloze 2. Teplota vysvětluje výrazně více variability v počtu druhů než produktivita (rozdíl ve vysvětlené variabilitě je větší než 0,4) u souborů plazi, svižníci, obojživelníci a motýli Severní Amerika. Produktivita vysvětlí výrazně více variability v počtu druhů než teplota u souborů svižníci Indie, motýli Austrálie a dřeviny jižní Afrika.

5.2.1. Koeficient determinace

Nepodařilo se prokázat vliv žádné z proměnných na koeficient determinace vztahu $\log(S) \sim NPP$ (R^2_{npp} , angulárně transformováno). Při použití postupného výběru proměnných žádná z proměnných nepřispěje signifikantně k nulovému modelu. Závislosti R^2_{npp} na velikosti taxonu ($Size$), na rozpětí produktivity ($rangeNpp$ a $iqrangleNpp$) i na ostatních vysvětlujících proměnných jsou nesignifikantní (obr. 6, tab. 4). Všechny vztahy jsem zkoumala také zvlášť pro jednotlivé taxonomické skupiny (obratlovci, bezobratlí, rostliny), ani pro ty se však žádná ze závislostí neukázala průkazná. Dva datové soubory obsahují hodně druhů (vysoká hodnota proměnné $Size$) a zároveň je pro ně R^2_{npp} velmi nízký – dva body v pravém dolním rohu na obrázku 6a. V obou případech se jedná o rostliny relativně malého území (Pyrenejský poloostrov a Katalánsko). Ani po vyloučení těchto odlehklých hodnot však není vztah $\arcsin\sqrt{R^2_{npp}} \sim \log(Size)$ statisticky průkazný.

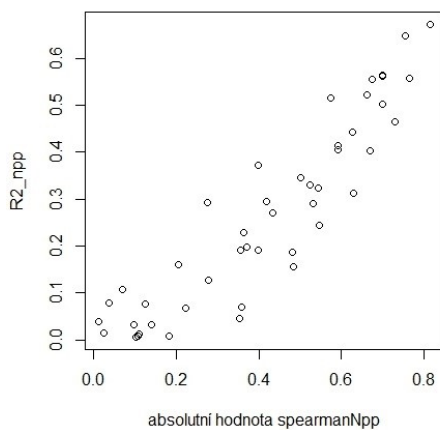


Obr. 6. Vztahy mezi koeficientem determinace závislosti $\log(S) \sim NPP$ (R^2_{npp}) a a) velikostí taxonu ($Size$), b) rozpětím produktivity ($rangeNpp$), c) mezikvartilovým rozpětím produktivity ($iqrangeNpp$).

Tab. 4. Výsledky lineární regrese pro jednotlivé proměnné vysvětlující variabilitu v koeficientu determinace závislosti počtu druhů na produktivitě ($\arcsin\sqrt{R^2_{npp}}$).

Vysvětlující proměnná	df	F	R ²	p
$\log(Size)$	1, 39	2,7250	0,0653	0,1068
$rangeNpp$	1, 44	0,4100	0,0092	0,5253
$iqrangeNpp$	1, 44	1,6250	0,0356	0,2090
$\log(area)$	1, 39	1,4160	0,0350	0,2413
$\log(samples)$	1, 44	0,1803	0,0041	0,6732

Nabízí se otázka, zda jsem zvolila vhodný postup při výpočtu proměnné R^2_{npp} a jestli tak proměnná skutečně vyjadřuje rozdíly mezi datovými soubory v tom, kolik variability v druhovém bohatství vysvětlí produktivita. Spočítala jsem proto pro každý datový soubor spearmanův korelační koeficient mezi log (S) a NPP (vztahy jsou monotónní), který jasně vyjadřuje těsnost vztahu mezi počtem druhů a NPP (*spearmanNpp*). Tento *spearmanNpp* (resp. jeho absolutní hodnota) však silně koreluje s R^2_{npp} (obr. 7), takže modely nevhodně zvoleny nebyly. Vzhledem k silné korelaci R^2_{npp} a *spearmanNpp* ($r = 0,86$, $p < 0,01$) není překvapivé, že žádná z vysvětlujících proměnných nemá signifikantní vliv ani na *spearmanNpp*.



Obr. 7. Vztah mezi absolutní hodnotou spearmanova korelačního koeficientu mezi log (S) a NPP (*spearmanNpp*) a koeficientem determinace vybraného modelu závislosti log (S) ~ NPP (R^2_{npp}).

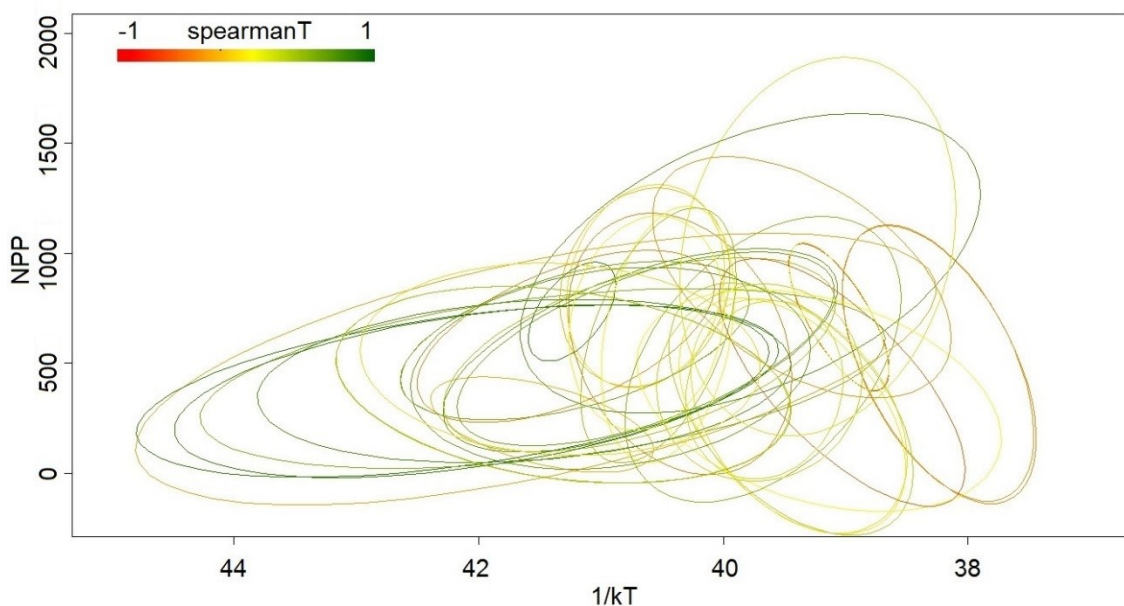
Pro koeficient determinace vztahu log (S) ~ NPP (R^2_{npp}) se tedy neukazuje vliv žádné z vysvětlujících proměnných. Zkoumala jsem tedy dále, zda se neukáže jejich vliv na proměnnou $maxR^2$, tedy na koeficient determinace toho modelu (s teplotou nebo s produktivitou), který vysvětlí více variability v počtu druhů (jedná se tedy vždy o maximální hodnotu z dvojice proměnných R^2_t a R^2_{npp} pro každý datový soubor). Ani zde však velikost taxonu (*Size*) variabilitu v koeficientu determinace signifikantně neovlivňuje, ukazuje se slabý vliv rozpětí teploty (*rangeT*), počtu vzorků (*samples*) a plochy (*area*), viz tab. 5.

Tab. 5. Výsledky regresí vysvětlujících variabilitu v $\arcsin\sqrt{maxR^2}$. Vztahy signifikantní na hladině $\alpha=0,05$ jsou tučně zvýrazněny.

Vysvětlující proměnná	df	F	R ²	p
log(<i>Size</i>)	1, 39	0,2689	0,0068	0,6070
<i>rangeT</i>	1, 44	5,0750	0,1034	0,0293
<i>iqrangT</i>	1, 44	0,3259	0,0074	0,5710
<i>rangeNpp</i>	1, 44	0,0605	0,0014	0,8069
<i>iqrangNpp</i>	1, 44	1,0460	0,0232	0,3120
log(<i>area</i>)	1, 39	5,7260	0,1280	0,0216
log(<i>samples</i>)	1, 44	3,8260	0,0800	0,0568
log(<i>samples</i>)+log(<i>samples</i>) ²	2, 43	4,6620	0,1782	0,0147

5.3. Vzájemný vztah teploty a produktivity

Ukázalo se, že na to, jak dobře teplota predikuje počet druhů, má vliv rozpětí teploty na daném území. V případě produktivity se neprokázal vliv žádné ze zkoumaných proměnných. Vystává otázka, zda na tyto trendy diverzity nemůže mít vliv přímo to, jak na daném území koreluje teplota s produktivitou (jestli se stoupající teplotou stoupá i produktivita nebo produktivita s teplotou naopak klesá či obě veličiny nejsou ve vztahu). Znázornila jsem tyto vztahy pomocí grafů, které ukazují i další vlastnosti datových souborů. Tyto grafy tak najednou ukazují rozpětí teploty a produktivity, střední hodnoty teploty a produktivity, vztah mezi teplotou a produktivitou a dále to, jak silně koreluje teplota, resp. produktivita s počtem druhů a jestli je tato korelace kladná nebo záporná. Význam grafů můžeme vysvětlit na obr. 8.



Obr. 8. Vztah mezi teplotou ($1/kT$, eV^{-1}) a produktivitou ($gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$) pro všechny soubory dat (jednotlivé elipsy zahrnující 80 % datových bodů). Barva elipsy představuje veličinu *spearmanT* dle uvedené škály.

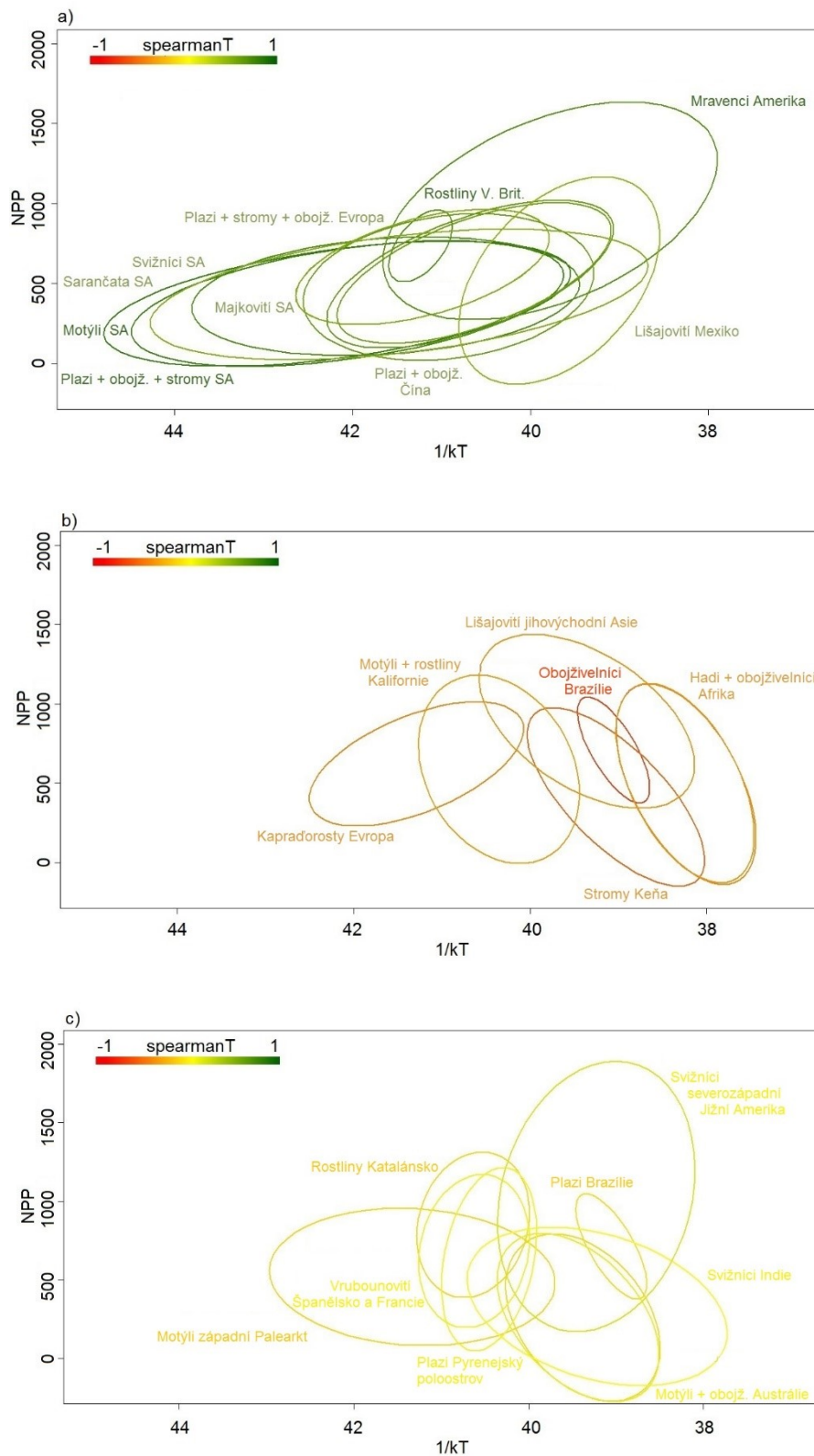
Na vodorovné ose je vynesena teplota, vyjádřena jako $1/kT$ (eV^{-1}). Hodnoty na ose jsou záměrně řazeny sestupně, aby směrem doprava teplota (ve $^{\circ}C$) stoupala. Na svislé ose je vynesena produktivita ($gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$). Každá elipsa představuje jeden datový soubor. (1) Velikost, orientace a umístění elipsy v prostoru grafu vyjadřuje vztah mezi teplotou a produktivitou pro každý datový soubor (tyto vztahy pro jednotlivé soubory jsou v příloze 3). Elipsy jsou konstruovány jako elipsy zahrnující 80 % datových bodů. Můžeme tak vidět, jestli se jedná o soubor spíše z chladnějších (elipsy více nalevo) či teplejších (elipsy více napravo) oblastí, z produktivnějších (elipsy více nahoře) nebo méně produktivních (elipsy více dole) oblastí. Hlavní poloosa každé elipsy pak přibližně představuje vztah mezi teplotou a produktivitou na daném území. Tedy pro elipsy s hlavní poloosou s kladnou směrnici je vztah mezi teplotou a produktivitou kladný, pro elipsy

s hlavní poloosou se zápornou směrnici je vztah mezi teplotou a produktivitou záporný. Čím více se délka vedlejší poloosy elipsy blíží délce hlavní poloosy elipsy (tedy tvar elipsy se blíží kruhu), tím slabší je vztah mezi teplotou a produktivitou na daném území. (2) Barva elipsy vyjadřuje míru korelace teploty s počtem druhů na daném území (*spearmanT*; záměrně je použita tato proměnná místo R^2_t , protože ukazuje i to, jestli je vztah mezi teplotou a počtem druhů kladný nebo záporný). Pro světlé (žluté) barvy teplota s počtem druhů koreluje jen slabě nebo vůbec (teplota pro tyto datové soubory není dobrým prediktorem druhové bohatosti). Pro tmavé (červené a zelené) barvy teplota s počtem druhů koreluje silně (teplota je pro tyto datové soubory dobrým prediktorem druhového bohatství), přičemž zelená barva symbolizuje vysoký kladný *spearmanT* (počet druhů s teplotou stoupá), červená barva symbolizuje vysoký záporný *spearmanT* (počet druhů s teplotou klesá).

5.3.1. Teplota

Vykreslíme-li tímto způsobem zvlášť datové soubory, kde počet druhů stoupá s teplotou (velký kladný *spearmanT*, obr. 9a), počet druhů klesá s teplotou (velký záporný *spearmanT*, obr. 9b) a počet druhů s teplotou koreluje málo či vůbec (malý *spearmanT*, obr. 9c), můžeme vysledovat možné trendy v tom, jak různé úrovně teploty (a produktivity) a jejich vzájemný vztah ovlivňují vztah počtu druhů s teplotou. Je vidět, že počet druhů stoupá s teplotou zejména v chladnějších oblastech – elipsy se vyskytují zejména v levé části grafu (obr. 9a). V případě zahrnutých souborů se jedná zejména o různé taxony Severní Ameriky, Evropy a Číny. Naopak počet druhů se stoupající teplotou klesá hlavně v teplejších oblastech – elipsy leží hlavně v pravé části grafu (obr. 9b), jedná se hlavně o oblasti tropické (případně subtropické), z posuzovaných dat několik taxonů subsaharské Afriky, Keni, Brazílie, jihovýchodní Asie nebo Kalifornie (výjimkou je soubor kaprad'orosty Evropy, kaprad'orosty jsou ale vázány zejména na dostupnost vody, spíše než na teplotu či produktivitu). Navíc jsou to oblasti, kde teplota s produktivitou koreluje záporně (elipsy jsou orientovány opačně než v případě obr. 9a). Jsou to právě oblasti, kde počet druhů stoupá s produktivitou (viz obr. 10). Navíc je vidět, že oblasti, kde počet druhů stoupá s teplotou (obr. 9a), zahrnují široké rozpětí teploty, zatímco oblasti, kde počet druhů klesá s teplotou (obr. 9b) zahrnují spíše užší rozpětí teploty (a široké rozpětí produktivity, počet druhů pro ně stoupá s produktivitou a to, že počet druhů klesá s teplotou je možná jen efekt toho, že zde teplota a produktivitou koreluje negativně). Třetí graf (obr. 9c) ukazuje soubory, kde počet druhů s teplotou nekoreluje. Zde vidíme jednak malé oblasti s velmi úzkým rozpětím teploty (soubory plazi Pyrenejský poloostrov, rostliny Katalánsko a Vrubounovití Španělsko a Francie) a pro ty počet druhů nekoreluje ani s produktivitou. Další soubory mají sice větší rozpětí teploty, ale teplota pro ně nekoreluje s produktivitou (tvar elipsy se blíží kruhu a její poloosy jsou rovnoběžné s osami grafu). Pro tyto soubory naopak počet druhů koreluje s produktivitou (obr. 10, příloha 1,

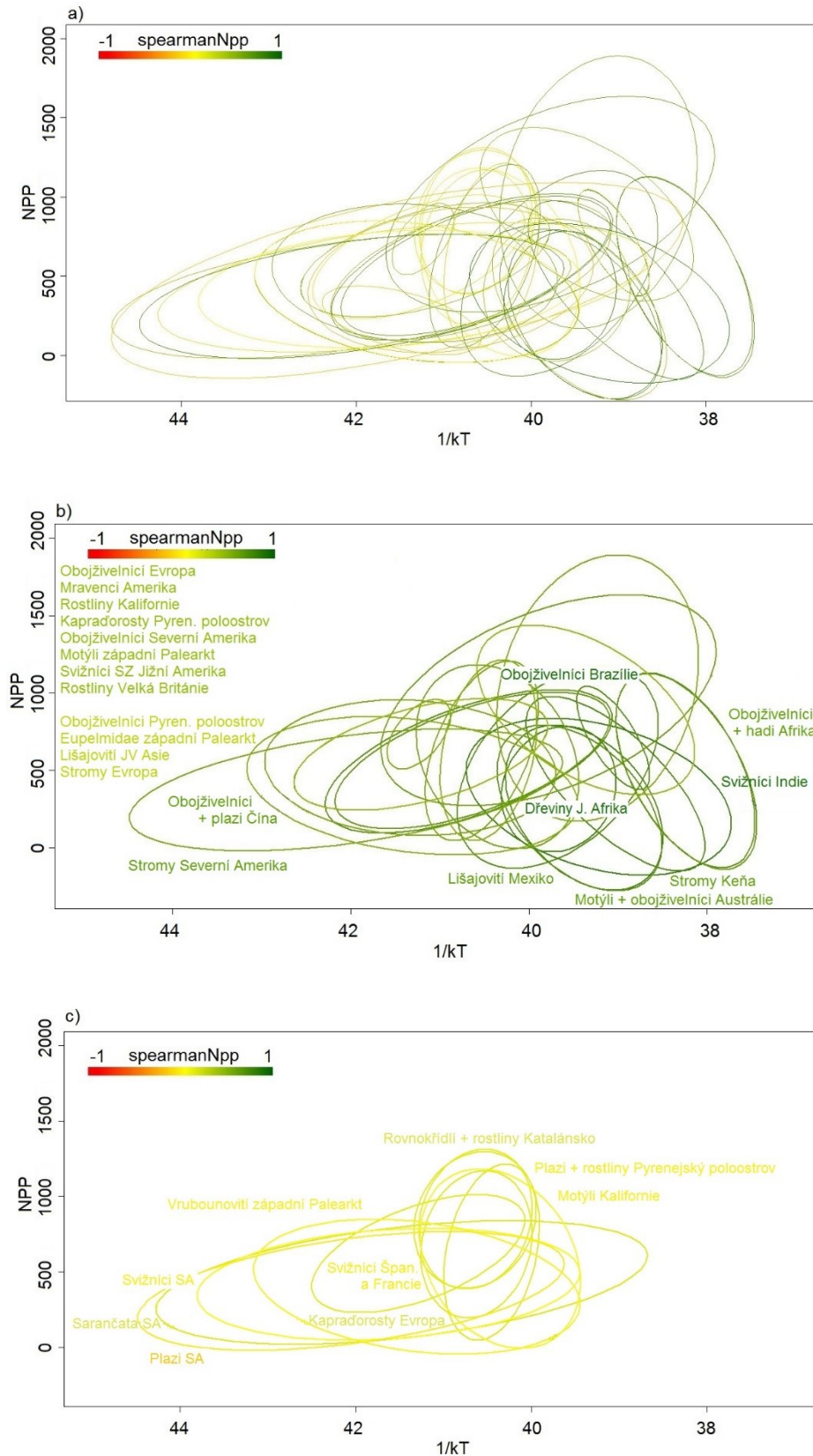
příloha 2). Grafy nenaznačují, že by trendy byly nějak taxonomicky podmíněné, na každém ze tří obrázků vidíme směs různých taxonů obratlovců, bezobratlých i rostlin.



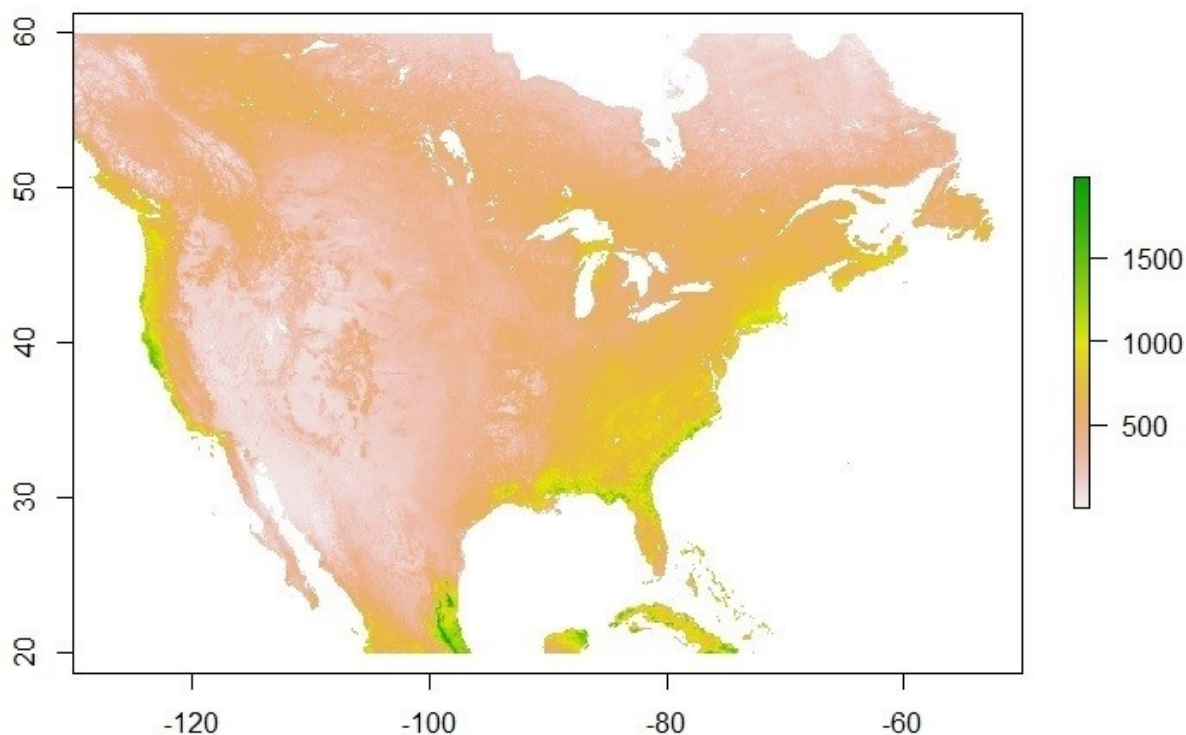
Obr. 9. Vztah mezi teplotou ($1/kT$, eV^{-1}) a produktivitou ($gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$) pro vybrané soubory dat (jednotlivé elipsy zahrnující 80 % datových bodů), barva elipsy představuje veličinu *spearmanT* dle uvedené škály, a) soubory se *spearmanT* > 0,4, b) soubory se *spearmanT* < -0,4, c) soubory se *spearmanT* mezi -0,2 a 0,2.

5.3.2. Produktivita

Na obr. 10 vidíme stejné grafy pro produktivitu (barva elips představuje to, jak dobře počet druhů koreluje s produktivitou). Obr. 10a ukazuje všechny soubory dat. Je vidět, že, na rozdíl od teploty (analogický obr. 8), počet druhů nekoreluje s produktivitou pro žádný ze souborů silně záporně (červené barvy elips), tedy počet druhů s produktivitou buď stoupá nebo nekoreluje. Na dalších dvou grafech (obr. 10b, resp. 10c) jsou tedy zobrazeny datové soubory, kde počet druhů koreluje s produktivitou silně a kladně, resp. s produktivitou koreluje slabě či vůbec. Nejsou zde vidět tak výrazné trendy jako v případě teploty. Počet druhů koreluje s produktivitou v různých oblastech, i když nejsilnější korelace (nejtmavší odstíny zelené) jsou právě u datových souborů z teplých oblastí (datové soubory s nejvyšším *spearmanNpp* (vyšší než 0,6) jsou popsány přímo u dané elipsy, soubory se *spearmanNpp* vyšším než 0,5 a 0,4 jsou vypsány ve sloupci vlevo). S produktivitou počet druhů nekoreluje (obr. 10c) opět pro soubory pokrývající malé území (rovnokřídílí a rostliny Katalánsko, plazi a rostliny Pyrenejský poloostrov, vrubounovití Španělsko a Francie). Dále jsou v této skupině všechny soubory Severní Ameriky, kromě severoamerických stromů, kde počet druhů s produktivitou koreluje (právě diverzita stromů však může produktivitu přímo určovat, pokud většinu produktivity nevytváří jeden nebo několik dominantních druhů). V Severní Americe je tedy dobrým prediktorem druhového bohatství různých taxonů teplota, a ne produktivita. Což může být dáno tím, že je zde není velké rozpětí produktivity. Gradient produktivity je navíc v Severní Americe spíš východo-západní (obr. 11), jde tak oproti severo-jížnímu gradientu teploty. Teplota tak nastavuje pouze horní limit produktivity (příloha 3).



Obr. 10. Vztah mezi teplotou ($1/kT$, eV^{-1}) a produktivitou ($gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$) pro vybrané soubory dat (jednotlivé elipsy zahrnující 80 % datových bodů), barva elipsy představuje veličinu *spearmanNpp* dle uvedené škály, a) všechny datové soubory, b) soubory se *spearmanT* > 0,4, c) soubory se *spearmanT* mezi -0,2 a 0,2.



Obr. 11. Produktivita Severní Ameriky – NPP (gC m⁻² rok⁻¹).

5.3.3. Statistický test sledovaných trendů

Teplota. Z trendů, vysledovaných v grafech, vyplývá, že by *spearmanT* měl být z velké části určován veličinami *t_npp* (*spearmanT*ův korelační koeficient mezi teplotou a produktivitou; počet druhů stoupá s teplotou pro oblasti, kde produktivita koreluje s teplotou kladně, počet druhů klesá s teplotou pro oblasti, kde produktivita koreluje s teplotou záporně, počet druhů nekoreluje s teplotou pro oblasti, kde produktivita nekoreluje s teplotou), *meanT* (průměrná teplota⁵, počet druhů stoupá s teplotou pro chladnější oblasti a klesá s teplotou pro teplejší oblasti) a *rangeT* (rozpětí teploty; počet druhů stoupá s teplotou pro oblasti s širokým rozpětím teploty a nekoreluje nebo klesá s teplotou spíše pro oblasti s užším rozpětím teploty⁶).

Pro testování vlivu těchto tří proměnných na proměnnou *spearmanT* jsem použila lineární regresi. Závislá proměnná *spearmanT* je sice omezena hodnotami -1 a 1, ale její rozdělení je blízké normálnímu, a hlavně reziduály modelu mají přibližně normální rozdělení, takže nebylo potřeba použít žádnou transformaci. Statisticky průkazný vliv se ukazuje u všech tří proměnných (*spearmanT* ~ *t_npp*, $R^2 = 0,504$, $F_{1,44} = 44,61$, $p < 10^{-7}$; *spearmanT* ~ *meanT*, $R^2 = 0,368$, $F_{1,44} = 25,62$, $p < 10^{-5}$; *spearmanT* ~ *rangeT*, $R^2 = 0,165$, $F_{1,44} = 8,69$, $p < 0,01$). Nicméně, tyto tři

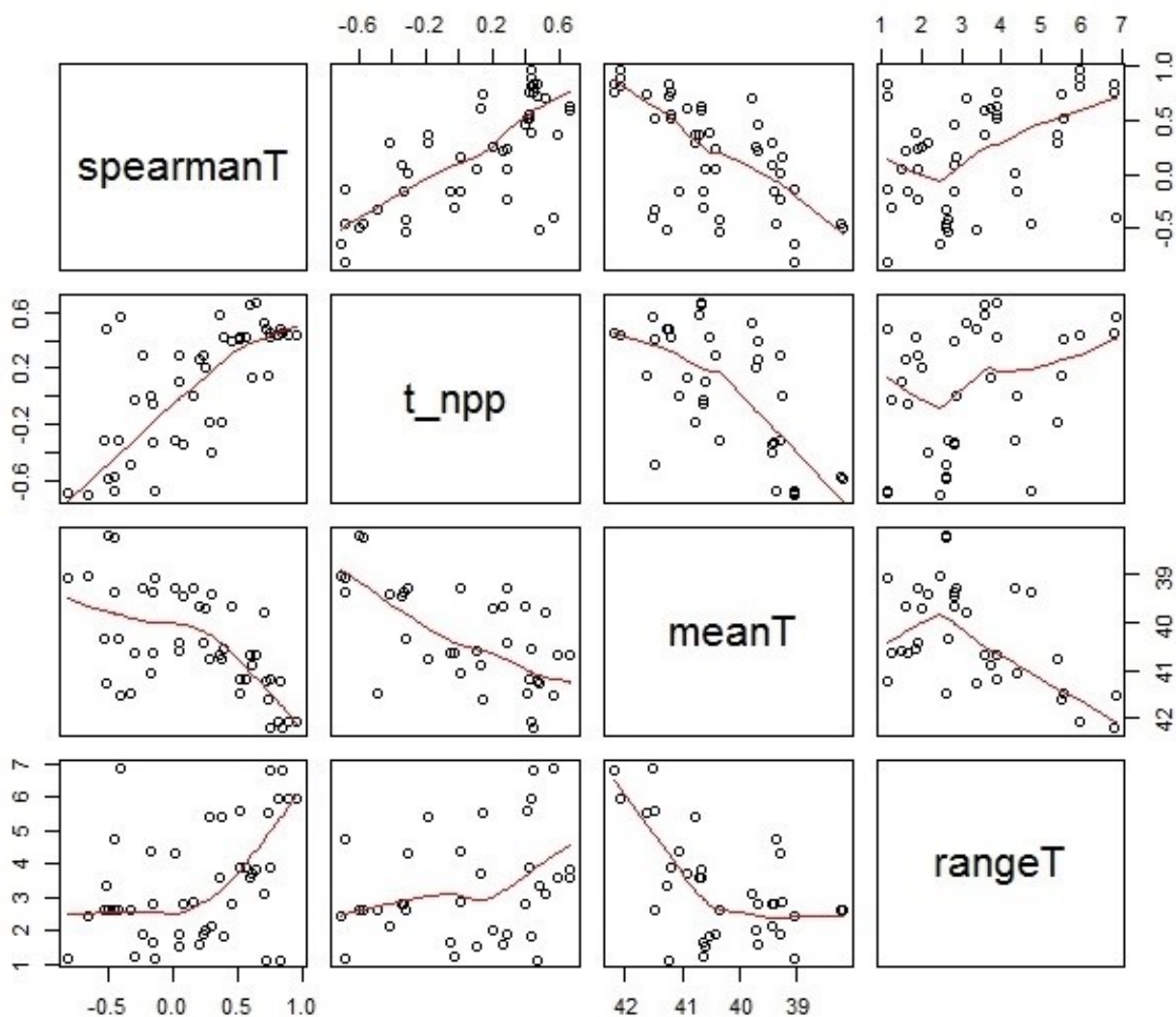
⁵ Při použití mediánu teploty se výsledky analýz neliší.

⁶ Signifikantní vliv *rangeT* na R^2_t (oproti němu *spearmanT* ukazuje i na záporný vztah počtu druhů s teplotou) se ukázal již v předchozích analýzách.

proměnné jsou mezi sebou korelovány. Pokud zahrnu všechny tři proměnné do jednoho modelu ($spearmanT \sim t_npp + meanT + rangeT$), odhad koeficientu je statisticky průkazný pouze pro t_npp . Také při postupném přidávání proměnných k nulovému modelu již po přidání proměnné t_npp není parciální vliv zbylých dvou proměnných statisticky průkazný.

Vztahy mezi všemi proměnnými jsou vidět na obr. 12 (hodnoty průměrné teploty – $meanT$ – jsou stejně jako na obr. 8-10 řazeny sestupně). Vztahy mezi jednotlivými vysvětlujícími proměnnými a vysvětlovanou proměnnou $spearmanT$ jsou v prvním řádku ($spearmanT$ na svislých osách). Červené *loess* křivky popisují dané trendy neparаметricky, je vidět že závislost $spearmanT$ na všech třech proměnných je skutečně téměř lineární. $spearmanT$ stoupá s t_npp (počet druhů klesá s teplotou hlavně pro soubory, pro které s teplotou klesá produktivita, počet druhů nekoreluje s teplotou hlavně pro soubory, pro které produktivita nekoreluje s teplotou, počet druhů roste s teplotou hlavně pro soubory, pro které produktivita roste s teplotou). $spearmanT$ dále stoupá se stoupající průměrnou teplotou $meanT$ (vyjádřenou jako $1/kT$), tedy klesá s teplotou ve stupních Celsia. Jinými slovy, počet druhů stoupá s teplotou spíše pro chladnější oblasti (a pro hodně teplé oblasti naopak počet druhů klesá s teplotou). Poslední graf horního řádku ukazuje, že $spearmanT$ stoupá také s $rangeT$, tedy, že počet druhů stoupá s teplotou hlavně pro oblasti s širokým rozpětím teploty. *Loess* křivka naznačuje možnou nelinearitu tohoto vztahu, ale lineární model je pro tuto závislost vhodnější než kvadratický (porovnání AIC).

Na grafech v dalších řádcích obr. 12 vidíme korelace mezi samotnými vysvětlujícími proměnnými, korelační koeficienty těchto vztahů jsou shrnuty v tab. 6. Nejsilněji jsou korelovány veličiny t_npp a $meanT$, což je v souladu s pozorováním z grafů s elipsami – pro zkoumané datové soubory v chladnějších oblastech koreluje teplota s produktivitou kladně, v teplejších oblastech koreluje teplota s produktivitou záporně (opačná orientace elips v levé a pravé části grafu na obr. 8-10). Jak již bylo řečeno, všechny tři vysvětlující proměnné signifikantně ovlivňují proměnnou $spearmanT$, pokud je každý vztah modelován zvlášť. Kvůli jejich vzájemné korelaci však do celkového modelu vstupuje pouze proměnná t_npp . V tab. 7 jsou proto uvedeny parciální korelace každé z vysvětlujících proměnných se $spearmanT$, tedy jejich korelace s touto proměnnou po odfiltrování vlivu dvou zbývajících vysvětlujících proměnných. Statisticky významná už zůstává jen korelace s t_npp .



Obr. 12. Korelace mezi všemi proměnnými - závislou proměnnou *spearmanT* a třemi vysvětlujícími proměnnými. Hodnoty průměrné teploty (*meanT*) jsou stejně jako na obr. 8-10 řazeny sestupně, aby vyjadřovaly stoupající teplotu ve °C.

Tab. 6. Korelace (pearsonův korelační koeficient) mezi jednotlivými vysvětlujícími proměnnými.

Proměnné	r	p
<i>t_npp</i> ~ <i>meanT</i>	0,659	<10 ⁻⁶
<i>t_npp</i> ~ <i>rangeT</i>	0,307	0,038
<i>meanT</i> ~ <i>rangeT</i>	0,587	<10 ⁻⁴

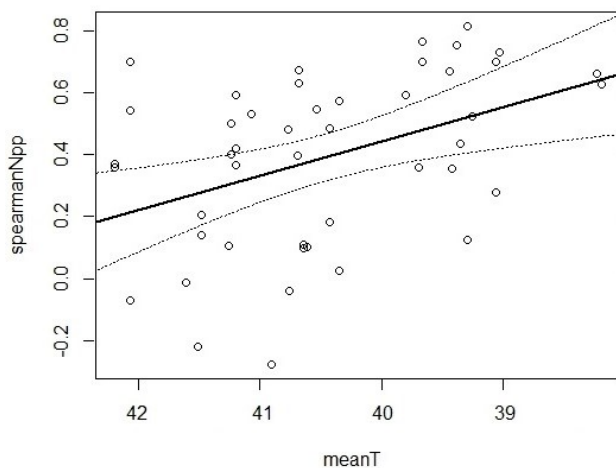
Tab. 7. Parciální korelační koeficienty mezi *spearmanT* a uvedenou proměnnou - korelace po odfiltrování vlivu zbývajících dvou proměnných.

Proměnná	r	p
<i>t_npp</i>	0,535	0,0002
<i>meanT</i>	0,137	0,3748
<i>range_t</i>	0,172	0,2634

Produktivita. Interpretace grafů pro případ produktivity (schopnosti produktivity predikovat druhovou bohatost, obr. 10) nebyla tak jasná jako v případě teploty. Zdá se, že počet druhů koreluje s produktivitou spíše v teplejších oblastech, zatímco nekoreluje spíše v chladnějších. *SpearmanNpp* by tedy měl korelovat s *meanT*. Jiné trendy nejsou na grafech výrazné. Produktivita nekoreluje s počtem druhů hlavně pro malé oblasti (Pyrenejský poloostrov, Katalánsko) a pro většinu souborů Severní Ameriky. Ty mají společný poměrně malé rozpětí produktivity. Testovala jsem tedy i vliv veličiny *rangeNpp*. Dále jsem otestovala i vliv *t_npp* (který silně ovlivňuje *spearmanT*), *meanNpp* a *rangeT* (byť grafy naznačují, že tyto dvě veličiny na *spearmanNpp* vliv nemají). Výsledky lineární regrese každé z vysvětlujících proměnných na *spearmanNpp* shrnuje tab. 8. Signifikantní vliv má opravdu jen veličina *meanT*. Závislost *spearmanNpp* na *meanT* je záporná pro teplotu vyjádřenou jako $1/kT$, tedy kladná pro teplotu ve stupních Celsia (obr. 13) – produktivita silně koreluje s počtem druhů spíše v teplejších oblastech, v chladnějších s počtem druhů spíš nekoreluje (velké záporné hodnoty *spearmanNpp* v datech nejsou; obr. 13). Neukázal se vliv *t_npp* na *spearmanNpp* jako v případě *spearmanT*. Vztah mezi teplotou a produktivitou na zkoumaném území tedy není důležitý pro to, zda je produktivita dobrým prediktorem počtu druhů (je důležitý pro to, zda je teplota dobrým prediktorem počtu druhů).

Tab. 8. Výsledky lineární regrese jednotlivých vysvětlujících proměnných na *spearmanNpp*. Vztah signifikantní na hladině $\alpha=0,05$ je zvýrazněn tučně.

Vysvětlující proměnná	df	F	R ²	p
<i>meanT</i>	1, 44	9,263	0,1739	0,0039
<i>rangeNpp</i>	1, 44	1,135	0,0251	0,2926
<i>t_npp</i>	1, 44	1,035	0,0229	0,3146
<i>meanNpp</i>	1, 44	0,167	0,0038	0,6852
<i>rangeT</i>	1, 44	1,709	0,0374	0,1980



Obr. 13. Závislost spearmanova korelačního koeficientu mezi počtem druhů a produktivitou (*spearmanNpp*) na průměrné teplotě (*meanT*; vyjádřená jako $1/kT$, hodnoty řazeny sestupně, aby vyjadřovaly zleva doprava stoupající teplotu ve °C). Tlustou čarou je označena predikce modelu $spearmanNpp \sim meanT$, tečkovaně 95% interval spolehlivosti.

6. DISKUSE

Analýza 46 souborů obsahujících data o druhové diverzitě různých taxonů rostlin, bezobratlých a ektotermních obratlovců pro různé (a různě velké) geografické oblasti ukázala vliv některých veličin na sílu a sklon závislosti počtu druhů na teplotě a na produktivitě. Neprokázal se očekávaný vliv velikosti taxonu (ani rozlohy zkoumané oblasti). Korelaci počtu druhů s *teplotou* nejvíce ovlivňuje vztah teploty a produktivity na zkoumaném území a dále průměrná teplota (počet druhů stoupá s teplotou hlavně v chladnějších oblastech) a rozpětí teploty (počet druhů stoupá s teplotou v oblastech s velkým rozpětím teploty). Rozpětí teploty má vliv i na sklon této závislosti – pro velká rozpětí teploty se sklon blíží sklonu predikovanému metabolickou teorií. Síla závislosti počtu druhů na teplotě také stoupá s počtem vzorků. Naopak korelace počtu druhů s *produktivitou* nesouvisí s většinou zkoumaných proměnných, neprokázal se vliv rozpětí produktivity ani vztahu produktivity s teplotou na daném území. Síla této závislosti byla ovlivněna jen průměrnou teplotou (počet druhů koreluje s produktivitou hlavně v teplejších oblastech).

Vliv velikosti taxonu na sílu a sklon závislosti počtu druhů na teplotě/produktivitě dosud pravděpodobně nikdo netestoval explicitně, ale některé studie tento vliv naznačují. Příkladem může být obecně snižující se síla závislosti od jednotlivých tříd obratlovců přes řády až po čeledi (Currie 1991) nebo nižší sklon závislosti pro menší skupiny savců (Buckley et al. 2010). Za určitých vstupních podmínek tento pokles síly závislosti se snižující se velikostí taxonu predikují i teoretické simulace (Hurlbert & Stegen 2014). Velikost taxonu však neměla žádný vliv na sílu a sklon vztahu pro zde zkoumané datové soubory. V tomto případě se nejedná o skutečnou velikost celého taxonu, ale o celkový počet druhů tohoto taxonu na arbitrárně určeném území (regionální diverzitu). Nejvyšší počet druhů mají soubory o druhové bohatosti rostlin (celkový počet druhů je pro tyto soubory v řádech tisíců, zatímco ostatní soubory mají řádově stovky druhů, polovina souborů má celkový počet druhů menší než 400). Tyto druhově nejbohatší soubory však nutně nevykazují nejsilnější závislost na teplotě/produktivitě, protože se v některých případech jedná o soubory zahrnující malá území (např. Katalánsko nebo Pyrenejský poloostrov), pro které se závislosti na environmentálních podmínkách ukázaly být obecně slabé (v případě teploty prokazatelně kvůli malému rozpětí teploty na malém území). Žádná závislost síly či sklonu vztahu počtu druhů a teploty/produktivity se však neukázala ani pro jednotlivé taxonomické skupiny zvláště (rostliny, bezobratlí, obratlovci). To může být způsobeno nedostatečným množstvím dat (např. „rostlinných“ souborů je jen 12). Zásadní ale bude nejspíš to, že se nejedná o různě velké skupiny v rámci jednoho vyššího taxonu (např. řády a čeledi rostlin), ale naopak o stejnou skupinu, jen jinak geograficky vymezenou – a tedy s různým počtem druhů (např. rostliny Kalifornie, Katalánska, Velké Británie, Pyrenejského poloostrova nebo plazi Británie, jižní Afriky, Severní Ameriky, Evropy, Číny). Zmíněné empirické studie či simulační

modely (Currie 1991, Buckley et al. 2010, Hurlbert & Stegen 2014) však naznačují vliv velikosti taxonu pro různě velké monofyletické skupiny *v rámci jednoho vyššího taxonu*. Obdobná studie jako tato, ale provedená na různě velkých taxonech stromů Severní Ameriky, poměrně silný vliv velikosti taxonu na sílu závislosti ukázala (Šimová, nepublikováno). Velikost taxonu tedy má vliv na sílu a sklon závislosti počtu druhů na teplotě či produktivitě, *ale pro různě vymezené podtaxony v rámci jednoho vyššího taxonu*. Pokud srovnáváme zcela odlišné skupiny organismů (a zároveň jednu skupinu často pro několik různých geografických oblastí), jako v případě této práce, nemá na vztah počtu druhů s teplotou či produktivitou vliv velikost těchto taxonů, ale právě některé charakteristiky související s geografickým vymezením těchto dat⁷.

Malá území – např. Katalánsko, Pyrenejský poloostrov, Španělsko a Francie, Colorado a Nevada – vykazují nejčastěji slabé závislosti počtu druhů na teplotě i produktivitě (obr. 9c a 10c). Nicméně neprokázal se vliv plochy jako takové, ale (alespoň pro závislost na teplotě) vliv rozpětí vysvětlující proměnné (teploty) – zmíněné malé oblasti mají také malé rozpětí teploty. Velká plocha však neznamena nutně velké rozpětí teploty (např. v Austrálii je na velké ploše relativně malé rozpětí teploty a teplota zde opravdu není dobrým prediktorem počtu druhů různých taxonů; obr. 9c, příloha 1), což je nejspíš důvod, proč vliv plochy na sílu závislosti nebyl průkazný. Pro malá území většinou druhová diverzita nekoreluje ani s produktivitou (obr. 10c), i když se neukázal vliv rozpětí produktivity, který by to způsoboval. Je možné, že zmíněná malá území jsou prostě příliš malá na to, aby na nich byl jakýkoliv výraznější gradient diverzity. Možný vliv plochy jako takové naznačují dvě skutečnosti. (1) Brazilské cerrado zahrnuje malé rozpětí teploty i produktivity (obr. 9 a 10), ale jedná se o poměrně velké území (příloha 1) a diverzita obojživelníků zde silně koreluje s teplotou i produktivitou. (2) Rozloha zkoumané oblasti jako taková měla signifikantní vliv na veličinu $maxR^2$, tedy na sílu závislosti počtu druhů na té proměnné (teplotě nebo produktivitě), která vysvětlí více variability v počtu druhů. Srovnáváme-li závislosti diverzity pouze na jedné z proměnných, vliv rozlohy zkoumané oblasti může být rušen vlivem dalších proměnných (např. průměrnou teplotou), při sledování $maxR^2$ se však už vliv velikosti plochy jako takové projeví (na malé ploše diverzita většinou nekoreluje s ničím, zatímco na velké ploše koreluje alespoň s jednou z proměnných). Dostatečná velikost zkoumaného území je tedy důležitá, ale ne nejvýznamnější a dostačující podmínka k tomu, aby počet druhů koreloval s teplotou/produktivitou – na velkém území nemusí být nutně velké rozpětí vysvětlující

⁷ Obdobné jako s vlivem velikosti taxonu to bude nejspíš i s vlivem rozlišením dat (velikosti základního čtverce v analýze, anglicky *grain*). Ten jsem sice primárně netestovala, ale zpětně jsem zjistila, že velikost základního čtverce nemá vliv na sílu závislosti počtu druhů na teplotě ani na produktivitě. Přitom mnohé studie vliv prostorové škály na trendy diverzity ukazují (např. Belmaker & Jetz 2011 – s velikostí základního čtverce se mění i schopnost teploty a produktivity predikovat druhovou diverzitu obojživelníků, ptáků a savců v globálním měřítku). V citované studii jde ale opět o srovnání závislosti pro *jeden taxon, ale přes různé prostorové škály* (a v rámci celého areálu), zatímco v této studii srovnávám trendy pro *různé taxony na různých místech*. Vliv rozlišení dat tedy v tomto případě (stejně jako v případě vlivu velikosti taxonu) není důležitý, na rozdíl od vlivu geografického vymezení datového souboru.

proměnné a sílu korelace navíc ovlivňují i další charakteristiky zkoumaného území (např. v případě zmíněné Austrálie je slabá závislost diverzity na teplotě způsobena spíš její geografickou polohou v tropech, než samotným malým rozpětím teploty).

Potvrdil se předpoklad, že geografická poloha zkoumaného regionu bude mít vliv na závislost počtu druhů na teplotě a produktivitě. Druhová diverzita stoupá s teplotou zejména v chladnějších oblastech (temperátu), zatímco s produktivitou stoupá hlavně v teplejších oblastech tropů a subtropů (srovnej obr. 9a a 10b). To je v souladu s výsledky Hawkinse et al. (2003a), kteří analyzovali 85 publikovaných závislostí druhové diverzity na různých proměnných a ukázali, že ve vysokých zeměpisných šířkách diverzitu predikuje nejlépe teplota nebo PET, zatímco v nižších zeměpisných šířkách produktivita nebo dostupnost vody. Stejně tak druhová diverzita ptáků v rámci jednotlivých biogeografických oblastí koreluje nejsilněji s produktivitou nebo srážkami v afrotropech, neotropech a Austrálii, a naopak s PET nebo teplotou v palearktidě a nearktidě (Hawkins et al. 2003b). V chladných oblastech může být teplota limitující faktor, zatímco v teplých bude mnohé biologické procesy ovlivňovat spíš produktivita či dostupnost vody. Neznamená to ovšem, že v temperátních oblastech druhová bohatost nebude vůbec korelovat s produktivitou a v tropických s teplotou (důležité je totiž samozřejmě také to, jak na daném území koreluje teplota s produktivitou). Zeměpisná šířka zkoumané oblasti pouze *může* mít vliv na to, že nepozorujeme závislost diverzity na teplotě či produktivitě. Diverzita různých taxonů Severní Ameriky koreluje silně s teplotou, zatímco nekoreluje s produktivitou (kromě stromů, jejichž diverzita však může produktivitu přímo ovlivňovat, obr. 9a a 10c, viz také Currie 1991). To je pravděpodobně způsobeno výrazným západovýchodním gradientem produktivity v Severní Americe (obr. 11) – teplota zde nastavuje pouze horní limit produktivity (příloha 3). Produktivita v Evropě vykazuje také určitý západovýchodní gradient (od oceánského po kontinentální podnebí), tento trend je ale slabší než v případě Severní Ameriky (příloha 3). Diverzita různých evropských taxonů tak silně koreluje s teplotou (obr. 9a), s produktivitou ovšem (na rozdíl od Severní Ameriky) koreluje také, i když je vztah většinou slabší (příloha 1). Druhová bohatost různých taxonů v Číně, která zasahuje jak do temperátní, tak do tropické oblasti, stoupá stejně s teplotou i s produktivitou. Diverzita tropických oblastí už vykazuje silnou závislost na produktivitě a slabou (nebo negativní) závislost na teplotě. Závislost diverzity na produktivitě pro většinu zkoumaných tropických oblastí je zesílena tím, že tyto oblasti zahrnují také velké pouště, které jsou extrémně neproduktivní a druhově chudé.

Dále se potvrdil také předpoklad, že vztah teploty a produktivity na zkoumaném území ovlivňuje sledované trendy diverzity, ale pouze pro závislost počtu druhů na teplotě (a ne na produktivitě). Tedy, počet druhů stoupá s teplotou tam, kde s teplotou stoupá produktivita, nekoreluje s teplotou tam, kde s teplotou nekoreluje produktivita a klesá s teplotou tam, kde s teplotou klesá

produktivita. Z toho by se mohlo zdát, že teplota vůbec není s diverzitou kauzálně spojena a případná korelace diverzity s teplotou je pouze důsledkem korelace teploty s produktivitou. Tak to ale zřejmě nebude. (1) Ve většině oblastí, kde teplota s produktivitou koreluje kladně (častěji temperátní oblasti) se ukázal důležitější vliv teploty (např. Severní Amerika, kde sice teplota s produktivitou koreluje kladně, příloha 3, ale latitudinální gradient teploty nejde pospolu s gradientem produktivity, obr. 11). (2) Oblasti, kde produktivita vůbec nekoreluje s teplotou a diverzita nekoreluje ani s jednou z veličin, jsou zároveň často malé oblasti (Pyrenejský poloostrov, Katalánsko). Slabá závislost diverzity na teplotě a produktivitě není tak nejspíš způsobena tím, že zde nekoreluje produktivita s teplotou, ale přímo malou rozlohou oblasti. (3) Výše vyřčené (kauzální propojení teploty a diverzity přes produktivitu) nejspíš platí pouze pro tropické oblasti. V tropických oblastech, kde jde gradient teploty proti gradientu srážek (a produktivita sleduje gradient srážek), není překvapivé, že diverzita je vyšší ve vlhčích a produktivnějších oblastech než v suchých a horkých pouštích, a tak diverzita stoupá s produktivitou (a klesá s teplotou).

Nelze úplně oddělit vliv průměrné teploty (tedy geografické polohy – tropy vs. temperát) a korelace teploty s produktivitou, protože teplota a produktivita jdou proti sobě v tropech, zatímco stoupají společně v temperátních oblastech, což pro dostatečně velké oblasti (např. kontinenty) platí obecně a není to jen případ těchto datových souborů. Průměrná teplota a korelace teploty s produktivitou tak působí nejspíš společně. V tropech, kde je dostatečně vysoká teplota, je limitujícím faktorem produktivita, což je umocněno tím, že nejvyšší teplota odpovídá velmi neproduktivním pouštím (např. pro afrotropy se záporná korelace počtu druhů s teplotou změnila na nesignifikantní, když nepočítáme Saharu, zatímco kladná korelace diverzity s produktivitou se zachová). Naopak v temperátu druhovou diverzitu limituje teplota, se kterou většinou zároveň klesá i produktivita, což diverzitu navíc dále omezuje.

Vliv všech těchto charakteristik souvisejících se zkoumanou oblastí se ukazuje i při srovnání trendů pro stejný taxon na různých místech. Často se předpokládá, že různé taxony mají kvůli svým různým fyziologickým nárokům taxonově specifické nejsilnější prediktory diverzity (Hawkins et al. 2003a). Např. plazi mají být jako ektotermové silně závislé hlavně na teplotě (Rodríguez et al. 2005). Jejich diverzita skutečně stoupá s teplotou (a ne s produktivitou) v Severní Americe i Evropě – tedy v rámci velkých temperátních regionů. Podobně dobře jako s teplotou však jejich diverzita koreluje i s produktivitou v Číně – velké regionu zasahujícím do mírné i tropické oblasti. Naopak druhová diverzita plazů vůbec nekoreluje s teplotou na Pyrenejském poloostrově, v jižní Africe a v brazilském cerradu – právě protože se jedná o relativně malé oblasti s malým rozpětím teploty a/nebo o oblasti tropické nebo subtropické. Obojživelníci by, jako ektotermové, měli být také závislé na teplotě, ale zároveň je jejich rozmnožování silně vázáno na dostupnost vody. Dostupnost vody sice nutně nekoreluje silně s produktivitou, ale i tak bude

(protože dostupnost vody ovlivňuje rostlinnou produkci) spíše souviset s produktivitou než s teplotou. Druhov^á diverzita obojživelníků skutečně stoupá s produktivitou všech zkoumaných oblastí kromě Pyrenejského poloostrova. Nicméně se ukázal i vliv geografické polohy oblasti, (1) diverzita obojživelníků koreluje s produktivitou silněji v tropických oblastech (afrotropy, brazilské cerrado) než teplotě (Severní Amerika, Evropa) a navíc (2) v těchto temperátních oblastech je stále silnějším prediktorem diverzity obojživelníků teplota. Význam vybrané geografické oblasti se ukazuje i pro některé bezobratlé, např. svižníky – jejich diverzita silně koreluje s teplotou v Severní Americe, zatímco v tropických oblastech (Indie a severozápadní Jižní Amerika) koreluje s produktivitou (to neplatí pro Austrálii, což ale může být způsobeno celkově velmi nízkou diverzitou tohoto taxonu v Austrálii, viz příloha 2). Některé taxony mohou mít přesto velmi specifické nároky na prostředí (nebo specifické interakce s jinými druhy), což může být, vedle zjištěných obecných vlastností charakterizujících zkoumaného území, další důvod toho, že jejich druhová diverzita nekoreluje s teplotou nebo produktivitou (ze zkoumaných taxonů nejspíš zejména některé taxony bezobratlých, viz také Gillooly & Allen 2007).

Protože byla k analýze použita data ze studie testující specifickou predikci metabolické teorie, žádný ze souborů se netýká endotermních obratlovců. Bylo by zajímavé zjistit, zda se trendy diverzity ptáků a savců liší od trendů diverzity ektotermních organismů. Podle metabolické teorie by diverzita endotermů neměla souviset s teplotou, protože endotermové udržují stálou tělesnou teplotu, a tak teplota prostředí neovlivňuje intenzitu jejich metabolismu (který má ovlivňovat rychlost speciace vlivem na mutační rychlost a generační dobu; Brown et al. 2004, Allen et al. 2007). Nicméně jiné hypotézy naopak předpokládají závislost diverzity endotermů na teplotě (viz Přehled literatury). Např. Hawkins et al. (2003b) ukazují, že diverzita ptáků v některých oblastech skutečně silně koreluje s teplotou. Jejich výsledky jsou navíc v souladu s výsledky této analýzy, protože teplota nejlépe predikuje diverzitu ptáků v chladnějších oblastech světa, zatímco v tropech a subtropích ji nejlépe predikuje produktivita. I další literatura ukazuje, že diverzita ptáků nebo savců koreluje silně s teplotou v Severní Americe (Currie 1991), zatímco v tropických oblastech silněji koreluje s produktivitou – v Jižní Americe (Rahbek et al. 2007) nebo Austrálii (Hawkins et al. 2005). Obě veličiny pak (opět ve shodě s výsledky této analýzy provedené na ektotermních organismech) podobně silně korelují s diverzitou ptáků v Číně (Wu et al. 2013). Jiné práce zase ukazují velmi slabou korelaci diverzity s teplotou a produktivitou pro ptáky Tchajwanu (Lee et al. 2004) nebo savce Texasu (Owen 1990) – tedy v rámci relativně malých oblastí. Trendy diverzity endotermů tak nejspíš vykazují podobné závislosti na vlastnostech charakterizujících zkoumané území jako trendy ektotermních organismů.

Trendy diverzity jsou tedy ovlivněny výběrem oblasti, pro kterou je definujeme. Síla (a orientace) závislosti počtu druhů na teplotě je ovlivněna průměrnou teplotou, jejím rozpětím, korelací

teploty s produktivitou a také počtem vzorků v souboru (tyto čtyři veličiny vysvětlí 58 % variability ve *spearmanT*). Počet druhů stoupá s teplotou v chladnějších oblastech, v oblastech, kde s teplotou stoupá produktivita, v oblastech, kde je dostatečné rozpětí teploty a také pro soubory, které obsahují dostatečné množství vzorků. Nicméně menší předpověditelnost se ukázala pro závislosti počtu druhů na produktivitě. Signifikantně ji ovlivňuje jen průměrná teplota (a ta vysvětlí jen 17 % variability ve *spearmanNpp*). Neukázal se vliv rozpětí produktivity na vztah počtu druhů s produktivitou. I když nelze říci, jaké rozpětí produktivity je už „dostatečné“ na to, aby se *mohla* ukázat závislost počtu druhů na produktivitě, zkoumané soubory mají v naprosté většině případů poměrně velké rozpětí produktivity (větší než 1 000 gC m⁻¹ rok⁻¹, minimální produktivita je totiž pro většinu souborů téměř nulová, příloha 2 a 3). Výrazně nižší rozpětí má jen soubor mravenců Colorada a Nevady a pro ten počet druhů skutečně není na produktivitě závislý. Nicméně velké rozpětí produktivity nezaručuje, že bude produktivita dobrým prediktorem druhové bohatosti (např. čmeláci globálně). Proč se tedy neprokázaly tak jasné zákonitosti v síle závislosti počtu druhů na produktivitě tak, jak v případě závislosti počtu druhů na teplotě? Je možné, že na výsledky mělo vliv nepřesné určení produktivity – pro všechny soubory byl použit průměr NPP z let 2000-2012, druhová data ale pocházejí z různých časových období (a většinou jsou také starší než data o produktivitě). Jiným vysvětlením by mohlo být, že teplota může všechny organismy ovlivňovat velmi podobným způsobem (zejména, pokud je ovlivňuje tak, jak tvrdí metabolická teorie), a proto můžeme vysledovat obecné vlivy některých veličin na vztah počtu druhů s teplotou. Naopak závislost na produktivitě může být specifická pro každý taxon, protože každý taxon spotřebovává jen určitou část celkové rostlinné produkce, která rozhodně nemusí růst proporčně tak, jak roste celková produktivita. Závislosti druhové bohatosti na produktivitě tak mohou být velmi variabilní, odlišné pro různé taxony a ovlivněné specifickými lokálními podmínkami. Dalším důvodem by mohlo být to, že teplota se určuje poměrně snadno a přesně, na rozdíl od produktivity, jejíž přesné určení na velkém měřítku je předmětem neustálé diskuse (Šímová & Storch 2017). Síla závislosti druhové diverzity na produktivitě však není zcela náhodná, jak bylo řečeno, ukázal se poměrně silný vliv průměrné teploty (a tedy vlastně latitudy) – produktivita je dobrým prediktorem diverzity v tropech a její schopnost predikovat diverzitu slábne se stoupající latitudou (obr. 10).

Hawkins et al. (2007) ukazují, že síla závislosti počtu druhů na teplotě je napříč různými taxony i geografickými oblastmi rozdílná a sklon této závislosti se nejčastěji velmi liší od sklonu predikovaného metabolickou teorií. Tento výsledek předkládají jako silný důkaz proti platnosti této teorie. Moje analýza stejných dat však ukázala, že výběr datových souborů silně ovlivňuje výsledky analýz, protože sílu a sklon závislosti druhové diverzity na teplotě systematicky ovlivňují některé charakteristiky vybraného regionu. Projevil se navíc i vliv počtu vzorků – některé datové soubory nebyly dostatečně velké k prokázání závislosti počtu druhů na teplotě, slabá závislost

vyšla tedy v některých případech jen ze statistických důvodů. Jiné datové soubory zase zahrnovaly oblasti s příliš malým rozpětím teploty, rozpětí vysvětlující proměnné tedy nebylo dostatečné k tomu, aby se projevila závislost počtu druhů na této proměnné. Takovéto soubory tedy nebyly vhodné pro testování dané predikce metabolické teorie. Navíc se ukázalo, že síla závislosti počtu druhů na teplotě a na produktivitě závislí na průměrné teplotě, případně na korelaci teploty s produktivitou. S klesající průměrnou teplotou stoupá síla závislosti počtu druhů na teplotě a klesá síla závislosti na produktivitě. Tyto výsledky *nejsou v rozporu* s metabolickou teorií, která předpokládá kombinovaný vliv teploty a produktivity na rychlost speciace a extinkce, a tudíž na druhovou diverzitu (Allen et al. 2007; některé výsledky dokonce metabolickou teorii podporují – pro oblasti s velkým rozpětím teploty se sklon závislosti počtu druhů na teplotě blíží predikovanému sklonu). Cílem této práce však nebylo obhajovat metabolickou teorii, ale zjistit, zda nějaké veličiny systematicky neovlivňují trendy diverzity. Prokázal se vliv několika veličin a studie trendů diverzity by s těmito vlivy měly počítat.

7. ZÁVĚR

Trendy diverzity rozhodně nejsou univerzální přes všechny taxony, geografické oblasti a prostorové škály (Hawkins et al. 2007, Šizling & Storch 2008, Belmaker & Jetz 2011). Povaha závislosti počtu druhů na teplotě a produktivitě je naopak systematicky ovlivněna několika veličinami. Sílu korelace druhové diverzity s teplotou systematicky ovlivňuje průměrná teplota, korelace teploty s produktivitou a rozpětí teploty. V tropických oblastech počet druhů koreluje spíše s produktivitou, zatímco v temperátu koreluje silněji s teplotou. Trendy diverzity jsou ovlivněny i velikostí zkoumaného území – na malém území se nemusí ukázat korelace počtu druhů s žádnou z environmentálních proměnných, protože na tak malém území (a v rámci použité prostorové škály) není *žádný prostorový gradient* druhové diverzity, a tak diverzita ani nemůže korelovat s žádným prediktorem. Samozřejmý je také vliv počtu vzorků – pro malý počet vzorků se závislost nemusí ukázat z čistě statistických důvodů.

Zjištění této práce nejsou zcela nová. Vliv některých veličin na povahu trendů diverzity byl již (spíše okrajově) diskutován v ekologické literatuře (např. rozpětí vysvětlující proměnné, Belmaker & Jetz 2011). Rozdíl v nejlepší prediktoru diverzity mezi tropickými a temperátními oblastmi je dokonce poměrně dlouho známý fakt (Hawkins et al. 2003a). Tato práce se však specificky zabývá variabilitou trendů diverzity a testuje možný vliv mnoha různých proměnných. Následná syntéza s výsledky Ireny Šimové, která pracuje na obdobné studii, ale naopak v rámci jednoho velkého taxonu na kontinentální škále, pak přinese poměrně ucelený pohled na univerzalitu trendů diverzity.

ZDROJE

- Adler, P.B., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A. et al.** (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 333: 1750–1753.
- Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F.** (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297: 1545–1548.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F., Savage, V.M. & Brown, J.H.** (2006). Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 9130–9135.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F., & Brown, J.H.** (2007). Recasting the species-energy hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating biodiversity. In: **Storch, D., Marquet, P.A. & Brown, J.H.** (eds). *Scaling biodiversity. Cambridge University Press, Cambridge, UK.*
- Bárcena, S., Real, R., Olivero, J. & Vargas, J.M.** (2004). Latitudinal trends in breeding waterbird species richness in Europe and their environmental correlates. *Biodiversity and Conservation* 13: 1997–2014.
- Belmaker, J. & Jetz, W.** (2011). Cross-scale variation in species richness–environment associations. *Global Ecology and Biogeography* 20: 464–474.
- Bonn, A., Storch, D. & Gaston, K.J.** (2004). Structure of the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 271: 1685–1691.
- Brown, J.H.** (1981). Two decades of Homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21: 877–888.
- Brown, J.H.** (1995). *Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.*
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B.** (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L. et al.** (2010). Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277: 2131–2138.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R.** (2002). *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.*
- Chase, J.M. & Leibold, M.A.** (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago.*
- Clarke, A. & Gaston, K.J.** (2006). Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 2257–2266.
- Connell, J.H. & Orias, E.** (1964). The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* 98: 399–414.
- Cruz, F.B., Fitzgerald, L.A., Espinoza, R.E. & Schulte, J.A.** (2005). The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559–1574.
- Currie, D.J. & Paquin, V.** (1987). Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees. *Nature* 329: 326–327.
- Currie, D.J.** (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27–49.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.F., Hawkins, B.A. et al.** (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121–1134.
- Darwin, C.** (1859). *On the origin of species by means of natural selection. J. Murray, Londýn.*
- Dobson, L.L., La Sorte, F.A., Manne, L.L. & Hawkins, B.A.** (2015). The diversity and abundance of North American bird assemblages fail to track changing productivity. *Ecology* 96: 1105–1114.

- Evans, K.L., Warren, P.H. & Gaston, K.J.** (2005a). Species-energy relationship at the macroecological scale: a review of mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1-25.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J.** (2005b). Dissecting the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272: 2155-2163.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J.** (2005c). Relative contribution of abundant and rare species to species-energy relationships. *Biology Letters* 1: 87-90.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J.** (2005d). The roles of extinction and colonization in generating species-energy relationship. *Journal of Animal Ecology* 74: 498-507.
- Evans, K.L., James, N.A. & Gaston, K.J.** (2006). Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography* 15: 372-385.
- Evans, K.L., Newson, S.E., Storch, D., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J.** (2008). Spatial scale, abundance and the species-energy relationship in British birds. *Journal of Animal Ecology* 77: 395-405.
- Gaston, K. J.** (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M.** (2000). Pattern and Process in Macroecology. *Blackwell Science, Oxford*.
- Gehrke, B. & Linder, P.** (2011). Time, space and ecology: why some clades have more species than others. *Journal of Biogeography* 38: 1948-1962.
- Gillman, L.N. & Wright, S. D.** (2006). The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* 87: 1234-1243.
- Gillooly, J.F. & Allen, A.P.** (2007). Linking global patterns of biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology* 88: 1890-1894.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M. et al.** (2003a). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Diniz-Filho, J.A.F.** (2003b). Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84: 1608-1623.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F. & Soeller, S.A.** (2005). Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography* 32: 1035-1042.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araújo, M.B., Beck, J., Mauricio Bini, L., Cabrero-Sañudo, F.J. et al.** (2007). A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88: 1877-1888.
- Honkanen, M., Roberge, J.M., Rajasärkkä, A. & Mönkkönen, M.** (2010). Disentangling the effects of area, energy and habitat heterogeneity on boreal forest bird species richness in protected areas. *Global Ecology and Biogeography* 19: 61-71.
- Hurlbert, A.H.** (2004). Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7: 714-720.
- Hurlbert, A.H.** (2006). Linking species-area and species-energy relationship in *Drosophila* microcosm. *Ecology Letters* 9: 287-294.
- Hurlbert, A.H. & Jetz, W.** (2010). More than "more individuals": the nonequivalence of area and energy in the scaling of species richness [online]. *American Naturalist* 176: E50-E65. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/650723>.
- Hurlbert, A.H. & Stegen, J.C.** (2014). When should species richness be energy limited, and how would we know? *Ecology Letters* 17: 401-413.
- Hutchinson, G.E.** (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kind of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- Kaspari, M.** (2001). Taxonomic level, trophic biology and the regulation of local abundance. *Global Ecology & Biogeography* 10: 229-244.
- Kaspari, M., Yuan, M. & Alonso, L.** (2003). Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants. *American Naturalist* 161: 459-477.

- Kaspari, M., Ward, P.S. & Yuan, M.** (2004). Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. *Oecologia* 140: 407–413.
- Keil, P., Dziock, F. & Storch, D.** (2008). Geographical patterns of hoverfly (Diptera, Syrphidae) functional groups in Europe: inconsistency in environmental correlates and latitudinal trends. *Ecological Entomology* 33: 748-757.
- Latham, R.E. & Ricklefs, R.E.** (1993). Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67: 325–333.
- Lawton, J.H.** (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177–192 .
- Lee, P.F., Ding, T.S., Hsu, F.H. & Geng, S.** (2004). Breeding bird species richness in Taiwan: distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization. *Journal of Biogeography* 31: 307-314.
- Leigh, E.G., Jr.** (1965). On the relationship between productivity, biomass, diversity and stability of a community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 53: 777–783.
- Lennon, J.J., Greenwood, J.J.D. & Turner, J.R.G.** (2000). Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species–energy hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 69: 581–598.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R.** (1966). On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603–609.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B. et al.** (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82: 2381-2396.
- Mönkkönen, M., Forsman, J.T. & Bokma, F.** (2006). Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species–energy theory. *Global Ecology and Biogeography* 15: 290–302.
- Owen, J.G.** (1990). Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. *Journal of Mammalogy* 71: 1-13.
- Pautasso, M. & Gaston, K.J.** (2005). Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters* 8: 282–289.
- Preston, F.W.** (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 185-215 a 410-432.
- Rahbek, C., Gotelli, N.J., Colwell, R.K., Entsminger, G.L., Rangel, T.F. & Graves, G.R.** (2007). Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 165-17.
- Rickerson, P.J. & Lum, K.** (1980). Patterns of plant species diversity in California, relation to weather and topography. *American Naturalist* 116: 504–536.
- Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A. & Hawkins, B.A.** (2005). Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28: 65-70.
- Rohde, K.** (1978). Latitudinal gradients in species diversity and their causes II. Marine parasitological evidence for a time hypothesis. *Biologisches Zentralblatt* 97: 405-418.
- Rohde, K.** (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rosenzweig, M.L.** (1968). Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* 102: 67-74.
- Rosenzweig, M.L.** (1992). Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy* 73: 715-730.
- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M. & Hashimoto, H.** (2004). A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience* 54: 547–560.
- Schall, J.J. & Pianka, J.E.** (1978). Geographic trends in the number of species. *Science* 201: 679–686.

- Schemske, D.W.** (2002). Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. In: **Chazdon, R.L. & Whitmore, T.C.** (eds). *Foundations of tropical forest biology: classic papers with commentaries*. University of Chicago Press, Chicago.
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekotter, T., Hendrickx, F. et al.** (2007). Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos* 116: 461–472.
- Srivastava, D.S. & Lawton, J.H.** (1998). Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152: 510–529.
- Stevens, G.C.** (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240–256.
- Storch, D., Evans, K.L. & Gaston K.J.** (2005). The species–area–energy relationship. *Ecology Letters* 8: 487–492.
- Storch, D. & Šizling, A.L.** (2008). The concept of taxon invariance in ecology: Do diversity patterns vary with changes in taxonomic resolution? *Folia Geobotanica* 43: 329–344.
- Storch, D.** (2012). Biodiversity and its energetic and thermal controls. In: **Sibly, R.M. et al.** (eds), *Metabolic ecology*. John Wiley & Sons.
- Šimová, I., Storch, D., Keil, P., Boyle, B., Phillips, O.L. & Enquist, B.J.** (2011). Global species energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Global Ecology and Biogeography* 20: 842–856.
- Šimová, I., Li, Y.M. & Storch, D.** (2013). Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology* 101: 161–170.
- Šimová, I. & Storch, D.** (2017). The enigma of terrestrial primary productivity: measurements, models, scales and the diversity–productivity relationship. *Ecography* 40: 239–252.
- Thomas, G.H., Orme, C.D.L., Davies, R.G., Olson, V.A., Bennett, P.M., Gaston, K.J. et al.** (2008). Regional variation in the historical components of global avian species richness. *Global Ecology and Biogeography* 17: 340–351.
- Turner, J.R.G., Lennon, J.J. & Lawrenson, J.A.** (1988). British bird species distribution and the Energy Theory. *Nature* 335: 539–541.
- Von Humboldt, A.** (1808). *Ansichten der natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen*. J. G. Cotta, Tübingen, Germany.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I. et al.** (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257–300.
- Wallace, A.R.** (1878). *Tropical Nature and Other Essays*. MacMillan, Londýn.
- Wang, Z., Brown, J.H., Tang, Z. & Fang, J.** (2009). Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 13388–13392.
- Williams, S.E. & Hero, J.M.** (2001). Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biological Conservation*, 98: 1–10.
- Wright, D.H.** (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496–506.
- Wu, Y., Colwell, R.K., Rahbek, C., Zhang, C., Quan, Q., Wang, C. et al.** (2013). Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography* 40: 2310–2323.

Původní zdroje použitých dat:

- Brooks, T., Balmford, A., Burgess, N., Fjeldså, J., Hansen, L. A., Moore, J. et al.** (2001). Toward a blueprint for conservation in Africa. *BioScience* 51: 613–624.
- Burgess, N.D., Fjeldså, J. & Rahbek, C.** (1998). Mapping the distributions of Afrotropical vertebrate groups. *Species* 30: 16–17.
- Davidowitz, G. & Rosenzweig, M.L.** (1998). The latitudinal gradient of species diversity among North American grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: a test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography* 25: 553–560.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Pinto, M.P., Rangel, T.F., Carvalho, P. & Pereira Bastos, R.** (2006). Anuran species richness, complementarity and conservation conflicts in Brazilian cerrado. *Acta Oecologica* 29: 9–15.
- Ferrer-Castán, D. & Vetaas, O.R.** (2005). Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography* 14: 155–165.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E.** (2003). Does herbivore diversity depend on plant diversity?: The case of California butterflies. *American Naturalist* 161: 40–49.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E.** (2003). Water-energy balance and the geographical pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology* 28: 678–686.
- Jalas, J., & Suominen, J.** (1972-1996). Atlas florae Europaeae. *The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.*
- Kerr, J.T. & Packer, L.** (1999). The environmental basis of North American species richness patterns among *Epicauta* (Coleoptera: Meloidae). *Biodiversity and Conservation* 8: 617–628.
- Lobo, J.M., Castro, I. & Moreno, J.C.** (2001). Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 233–253.
- Lobo, J.M., & Martín-Piera, F.** (2002). Searching for a predictive model for Iberian dung beetle species richness (Col., Scarabaeinae) using spatial and environmental variables. *Conservation Biology* 16: 158–173.
- Lobo, J.M., Lumaret, J.P. & Jay-Robert, P.** (2002). Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology and Biogeography* 11: 265–277.
- O'Brien, E.M.** (1993). Climatic 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.
- Olalla-Tárraga, M.Á., Rodríguez, M.Á. & Hawkins B.A.** (2006). Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography* 33: 781–793.
- Olmo-Vidal, J.M.** (2002). Atlas dels ortòpters de Catalunya. *Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient, Barcelona.*
- Pausas, J.G., Carreras, J., Ferré A. & Font, X.** (2003). Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14: 661–668.
- Pearson, D.L., & Juliano, S.A.** (1993). Evidence for the influence of historical processes in cooccurrence and diversity of tiger beetle species. In: **Ricklefs, R. E. & Schluter, D.** (eds). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives.* University of Chicago Press, Chicago.
- Pearson, D.L., & Carroll, S.S.** (2001). Predicting patterns of tiger beetle (Coleoptera: Cicindelidae) species richness in northwestern South America. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 125–136.
- Sanders, N.J.** (2002). Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 27–32.

Ward, P.S. (2000). Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In: **Agost, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R.** (eds). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. *Smithsonian Institution, Washington, DC*.

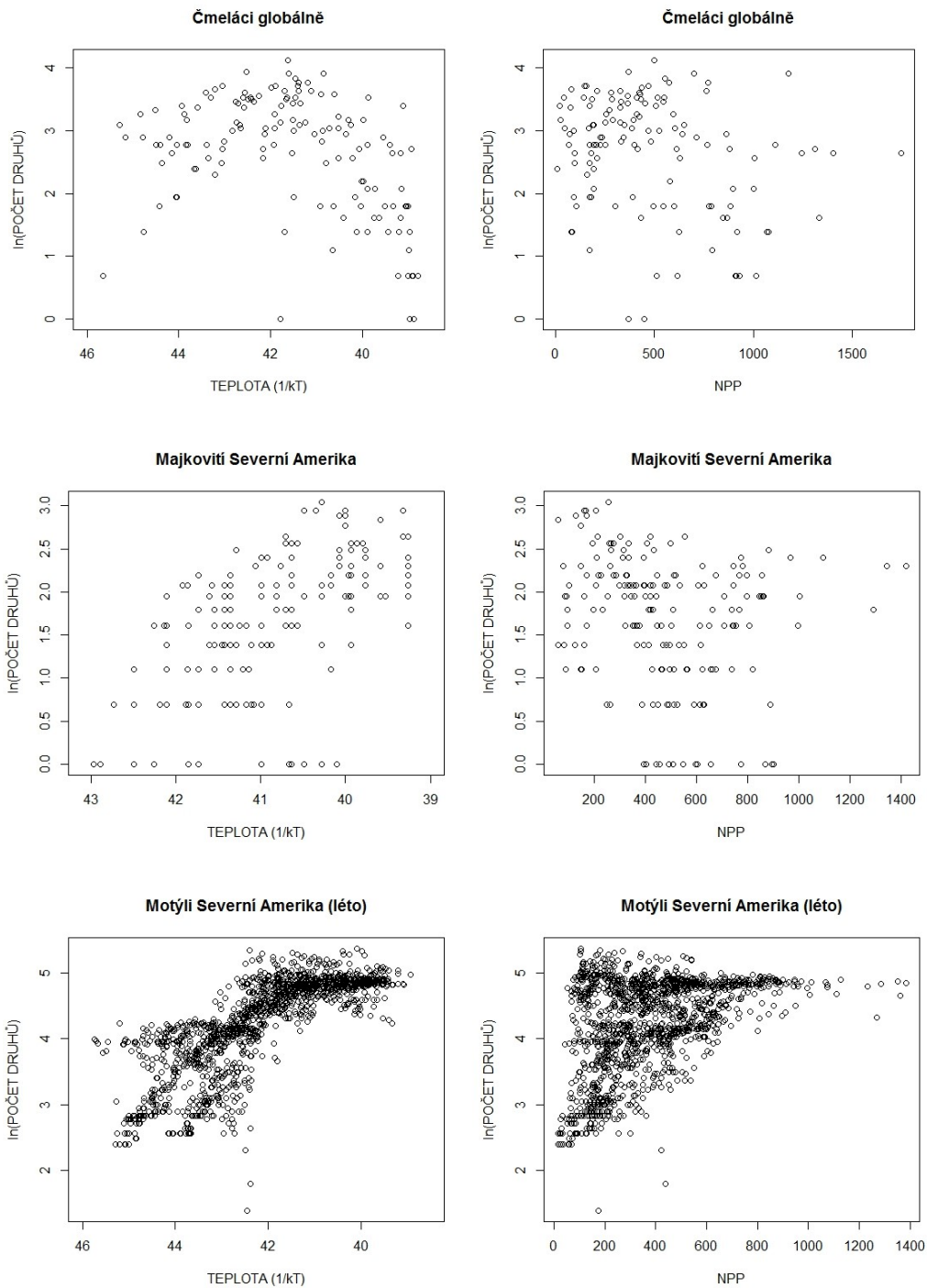
Williams, P.H. (1998). An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum (Natural History), Entomology* 67: 79–152.
(online na: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/bombus/>).

PŘÍLOHY

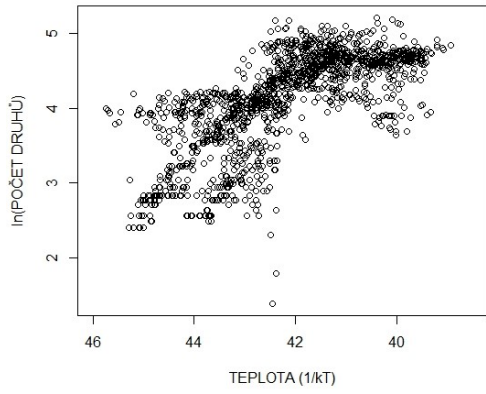
Příloha 1. Seznam všech datových souborů (řazen podle geografické polohy od temperátních po tropické oblasti) a odpovídající hodnoty spearmanova korelačního koeficientu mezi $\log(S)$ a $1/kT$, $\log(S)$ a NPP, koeficienty determinace závislosti $\log(S) \sim 1/kT$, $\log(S) \sim NPP$, sklon této závislosti pro případ teploty, spearmanův korelační koeficient mezi $1/kT$ a NPP, rozpětí teploty a rozloha oblasti.

Datový soubor	spearmanT	spearmanNpp	R^2_t	slope	R^2_{npp}	t_{npp}	rangeT	area
Čmeláci globálně	-0.40	-0.22	0.17	0.21	0.07	0.57	6.87	87373000
Majkovití Severní Amerika	0.61	-0.28	0.35	-0.49	0.13	0.13	3.71	12739416
Motýli (léto) Severní Amerika	0.84	0.36	0.61	-0.37	0.19	0.45	6.82	17460300
Motýli (zima) Severní Amerika	0.75	0.37	0.50	-0.31	0.20	0.45	6.82	17460300
Obojživelníci Severní Amerika	0.89	0.54	0.77	-0.80	0.32	0.43	5.95	17472400
Plazi Severní Amerika	0.96	-0.07	0.84	-1.33	0.11	0.43	5.95	17472400
Sarančata Severní Amerika	0.51	0.14	0.29	-0.33	0.03	0.41	5.57	NA
Stromy Severní Amerika	0.81	0.70	0.61	-0.67	0.50	0.43	5.95	17472400
Svižníci Severní Amerika	0.73	-0.01	0.56	-0.56	0.04	0.15	5.52	14520000
Mravenci Colorado a Nevada	-0.33	0.21	0.05	0.34	0.16	-0.49	2.62	540792
Krytosemenné Čína	0.37	0.40	0.35	-0.34	0.19	0.59	3.59	NA
Obojživelníci Čína	0.63	0.67	0.40	-0.53	0.56	0.67	3.86	NA
Plazi Čína	0.60	0.63	0.38	-0.61	0.31	0.66	3.59	NA
Kaprad'orosty Evropa	-0.52	0.11	0.21	0.54	0.01	0.48	3.37	5642500
Obojživelníci Evropa	0.52	0.59	0.50	-0.61	0.41	0.42	3.89	4670600
Plazi Evropa	0.75	0.36	0.61	-0.79	0.23	0.42	3.89	4670600
Stromy Evropa	0.56	0.42	0.46	-0.45	0.29	0.42	3.89	4670600
Rostliny (nepůvodní) Velká Británie	0.83	0.40	0.66	-4.16	0.37	0.48	1.12	225000
Rostliny (původní) Velká Británie	0.72	0.50	0.52	-0.14	0.35	0.48	1.12	225000
Eupelmidae západní Palearkt	0.28	0.48	0.08	-0.10	0.19	-0.18	5.41	25467645
Motýli západní Palearkt	-0.17	0.53	0.14	0.30	0.29	0.01	4.39	7840800
Vrubounovití západní Palearkt	0.37	-0.04	0.11	-0.10	0.08	-0.18	5.41	24900451
Vrubounovití Španělsko a Francie	0.05	0.10	0.00	-0.12	0.01	0.11	1.50	500000
Kaprad'orosty Pyrenejský poloostrov	0.39	0.55	0.05	-0.46	0.24	0.43	1.85	600000
Obojživelníci Pyrenejský poloostrov	0.23	0.48	0.01	-0.15	0.16	0.29	1.87	642500
Plazi Pyrenejský poloostrov	0.04	0.18	0.00	0.07	0.01	0.29	1.87	642500
Semenné rostliny Pyrenejský poloostrov	-0.23	0.13	0.08	0.38	0.08	0.29	1.87	642500
Rostliny Katalánsko	-0.15	0.10	0.04	0.28	0.03	-0.05	1.67	28500
Rovnokřídří Katalánsko	-0.30	0.11	0.10	0.77	0.01	-0.02	1.24	30100
Motýli Kalifornie	-0.53	0.03	0.31	0.26	0.01	-0.32	2.64	423970
Rostliny Kalifornie	-0.42	0.57	0.19	0.29	0.52	-0.32	2.64	423970
Obojživelníci Brazílie (cerrado)	-0.81	0.70	0.59	0.98	0.56	-0.69	1.15	2189400
Plazi Brazílie (cerrado)	-0.14	0.28	0.01	-0.46	0.29	-0.68	1.15	2189400
Lišajovití jihovýchodní Asie	-0.45	0.43	0.02	0.04	0.27	-0.68	4.74	1300750
Svižníci Indie	0.02	0.82	0.00	0.02	0.67	-0.31	4.34	4310625
Lišajovití Mexiko	0.46	0.70	0.22	-0.84	0.56	0.40	2.81	1964704
Svižníci severozápadní Jižní Amerika	0.15	0.52	0.16	-0.57	0.33	0.01	2.84	5104688
Mravenci Amerika	0.70	0.59	0.58	-0.87	0.41	0.52	3.12	NA
Hadi Afrika	-0.50	0.63	0.28	1.07	0.44	-0.60	2.62	21476700
Obojživelníci Afrika	-0.45	0.66	0.22	1.19	0.52	-0.58	2.62	19988325
Dřeviny jižní Afrika	0.21	0.77	0.02	-0.41	0.56	0.27	1.61	2600000
Plazi jižní Afrika	0.25	0.36	0.01	0.01	0.07	0.20	2.00	3400100
Stromy Keňa	-0.65	0.73	0.34	1.47	0.46	-0.71	2.44	492352
Motýli Austrálie	-0.16	0.75	0.03	0.32	0.65	-0.33	2.79	7562500
Obojživelníci Austrálie	0.08	0.67	0.00	-0.08	0.40	-0.34	2.78	7308400
Svižníci Austrálie	0.30	0.35	0.11	-0.48	0.05	-0.41	2.13	7227500

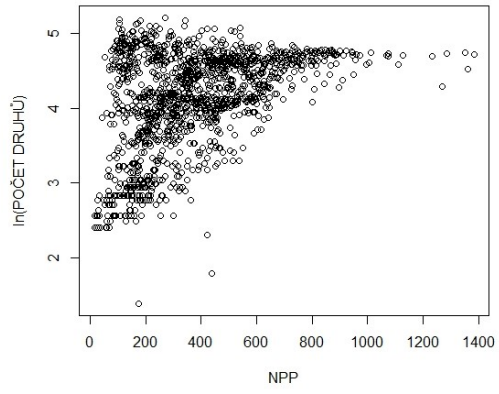
Příloha 2. Vztah mezi logaritmem počtu druhů a teplotou ($1/kT$, eV^{-1}) a mezi logaritmem počtu druhů a produktivitou ($gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$) pro každý datový soubor (řazeny jako v příloze 1). Hodnoty teploty v eV^{-1} jsou řazeny sestupně, aby směrem doprava teplota (v kelvinech či stupních Celsia) stoupala.



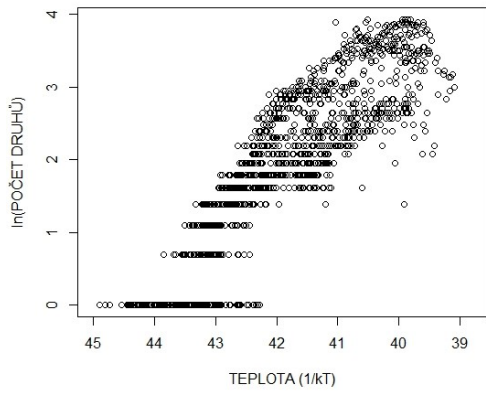
Motýli Severní Amerika (zima)



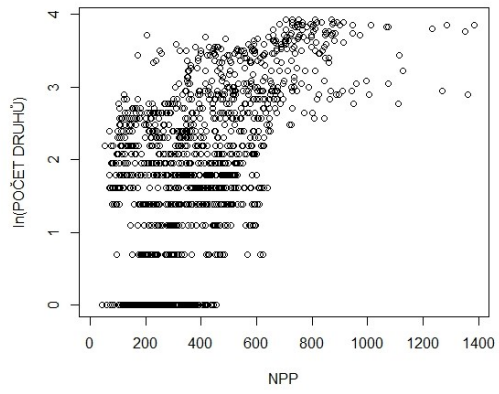
Motýli Severní Amerika (zima)



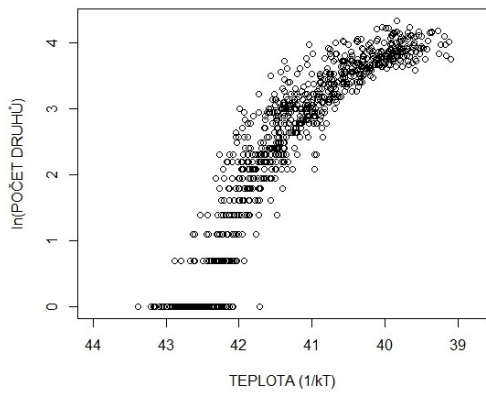
Oboživelníci Severní Amerika



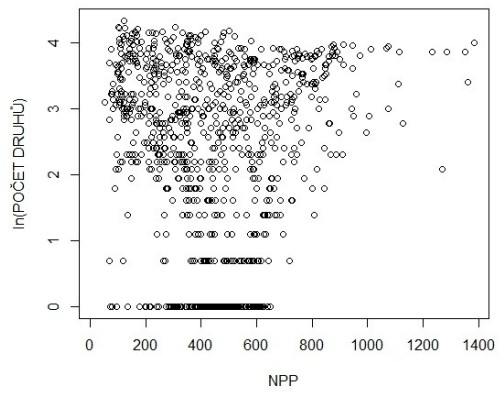
Oboživelníci Severní Amerika



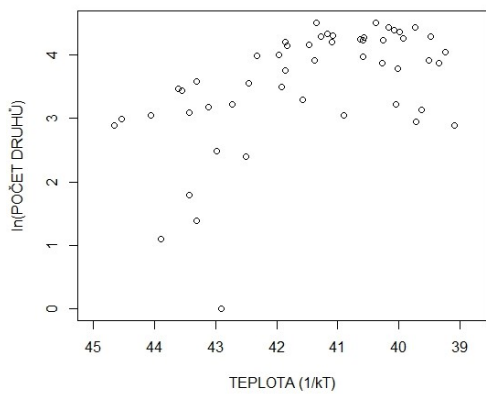
Plazi Severní Amerika



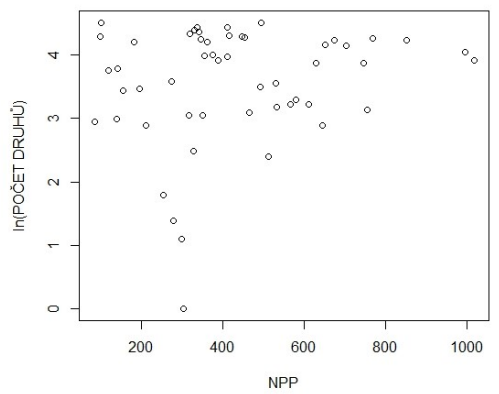
Plazi Severní Amerika



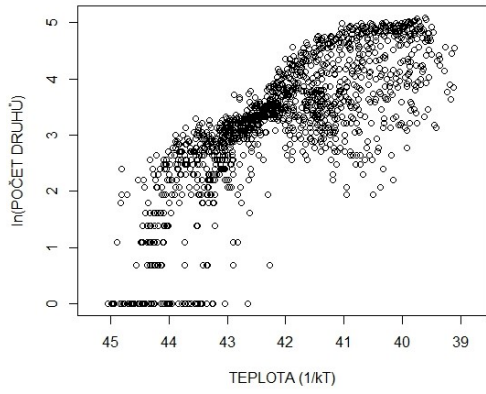
Sarčaťata Severní Amerika



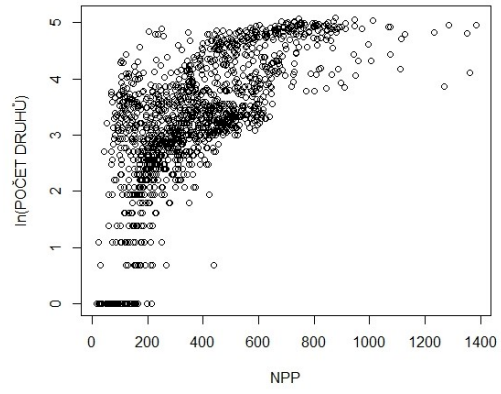
Sarčaťata Severní Amerika



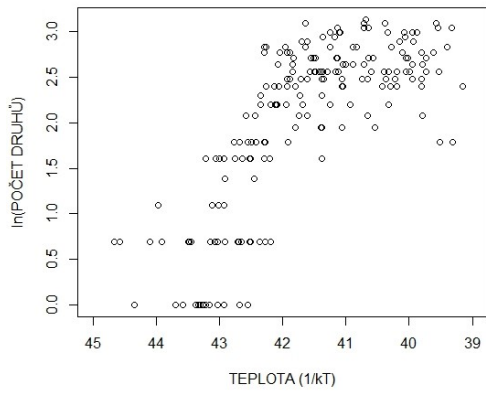
Stromy Severní Amerika



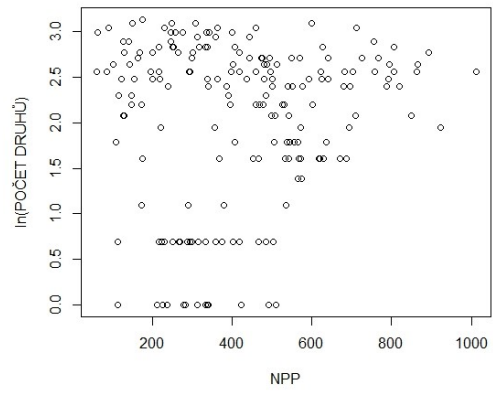
Stromy Severní Amerika



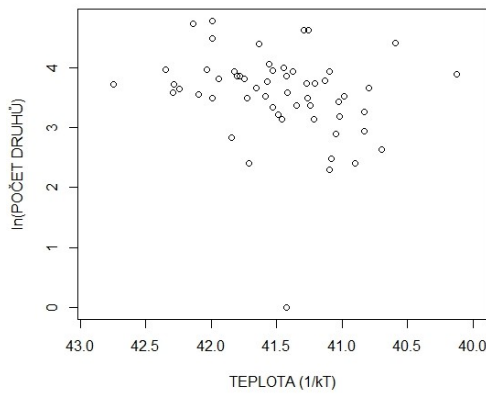
Svižníci Severní Amerika



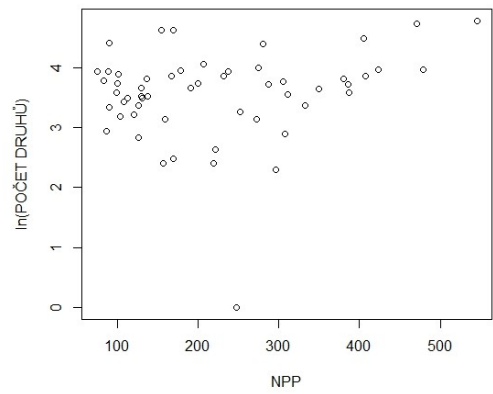
Svižníci Severní Amerika



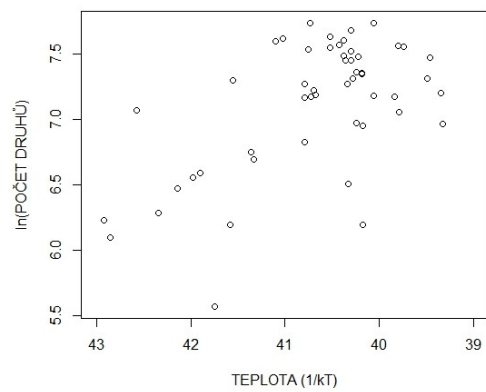
Mravenci Colorado a Nevada



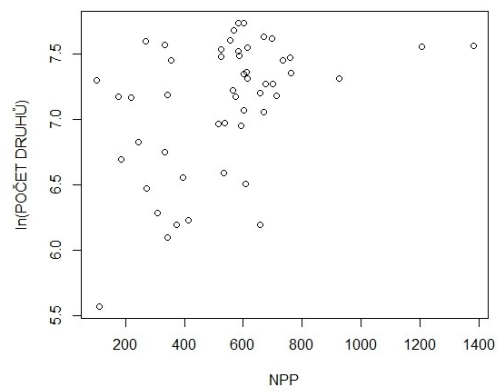
Mravenci Colorado a Nevada

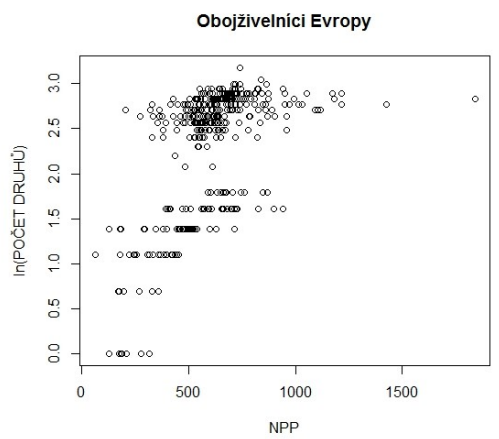
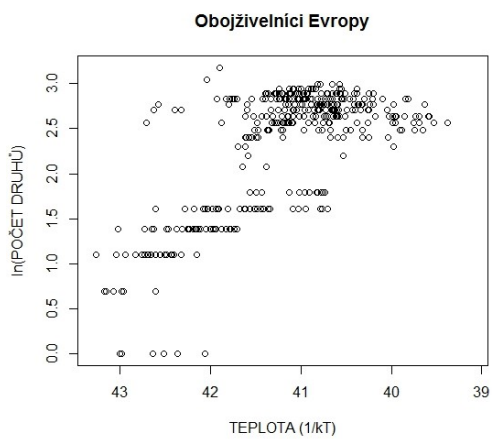
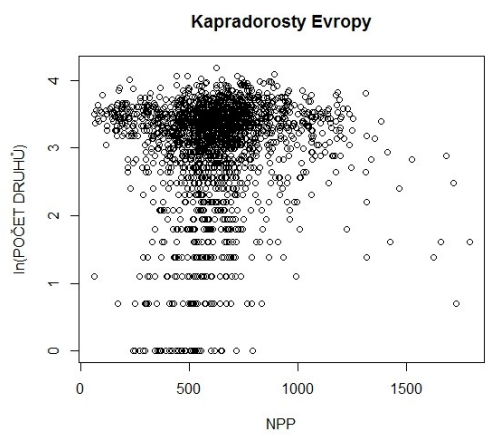
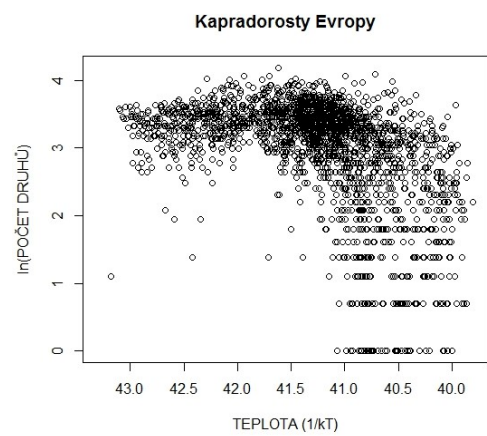
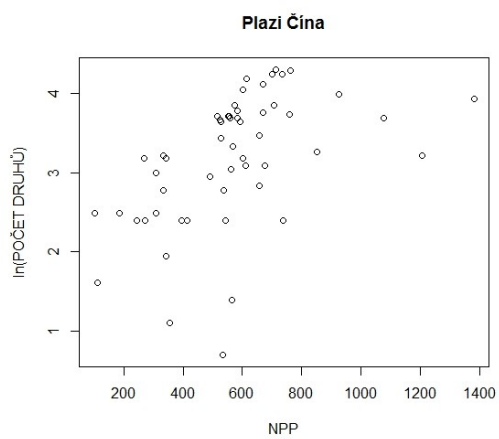
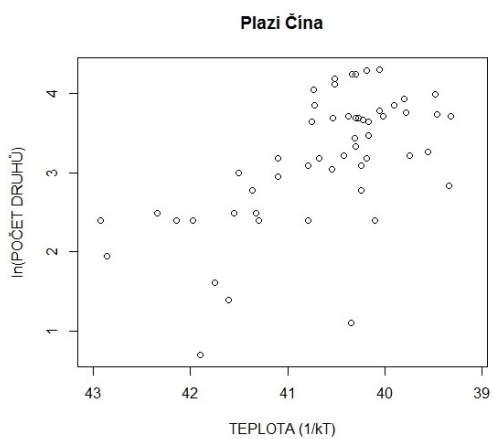
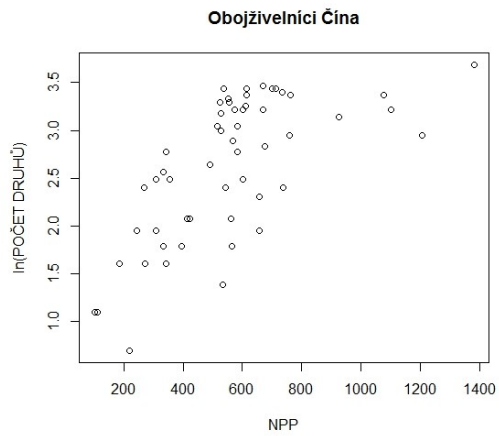
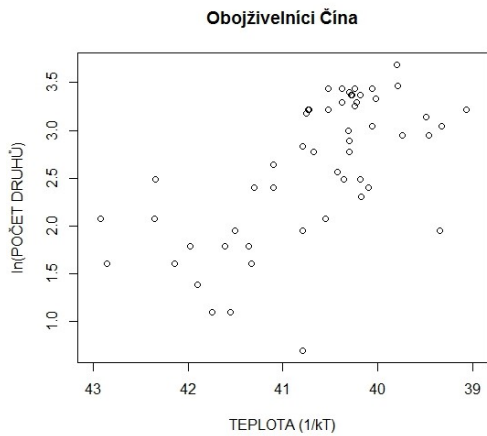


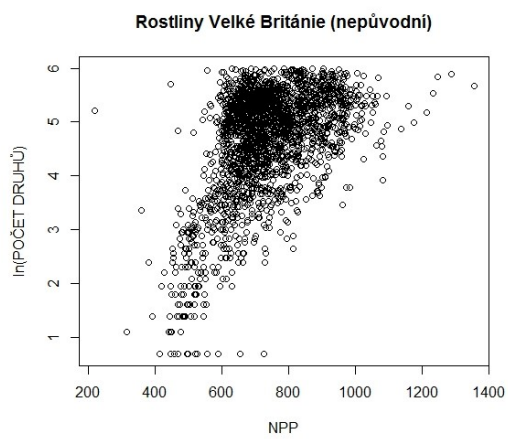
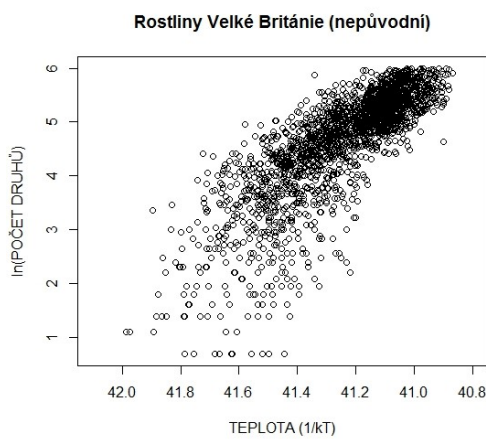
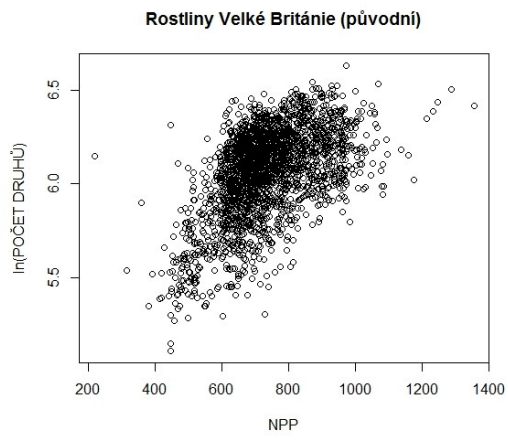
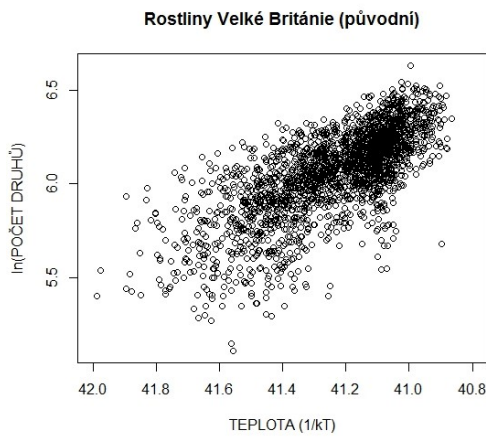
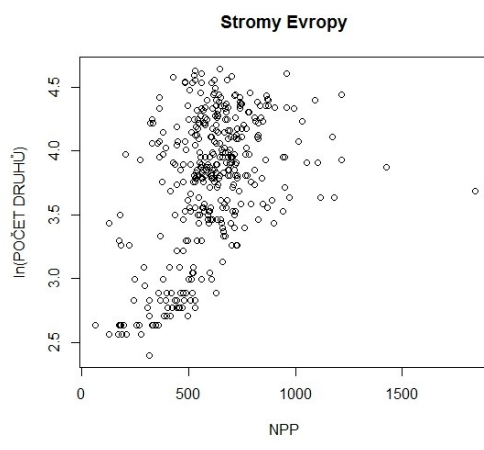
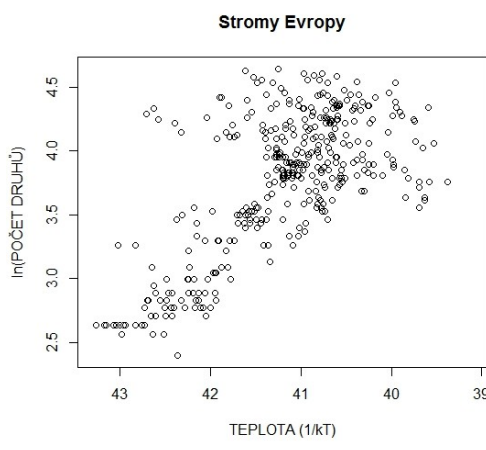
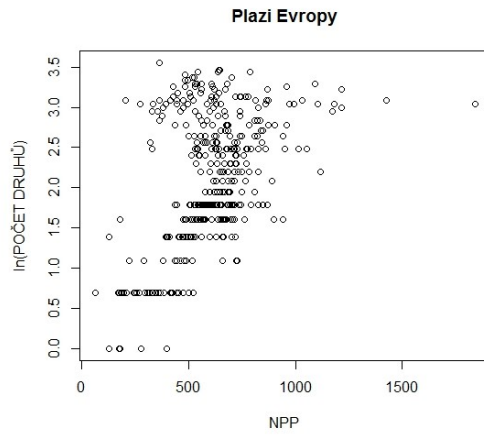
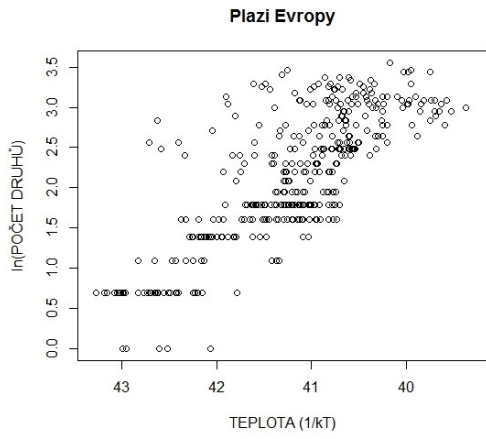
Krytosemenné Čína



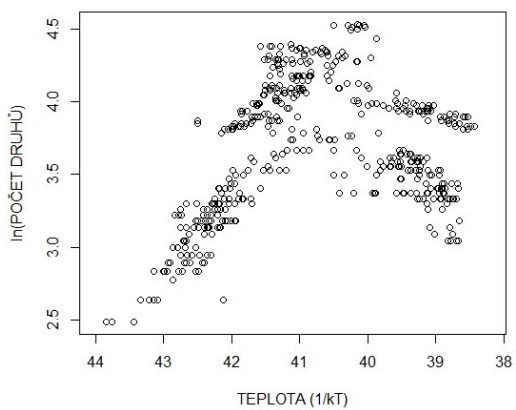
Krytosemenné Čína



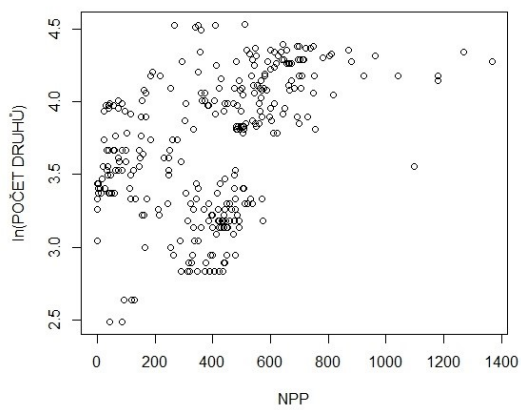




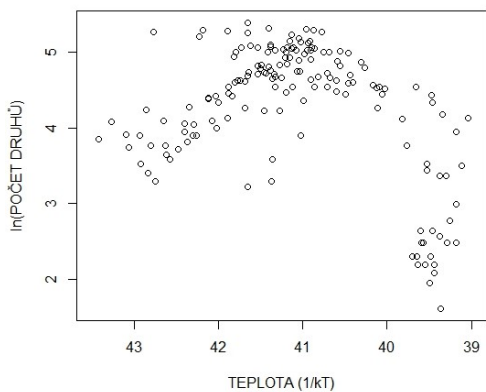
Eupelmidae západní Palearkt



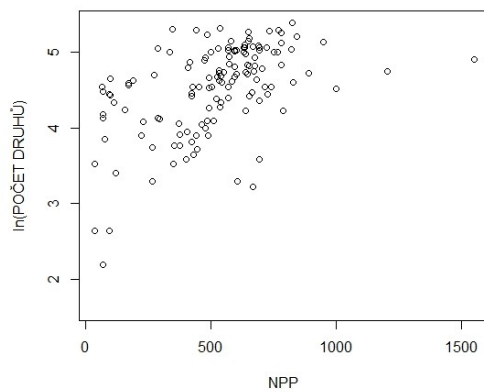
Eupelmidae západní Palearkt



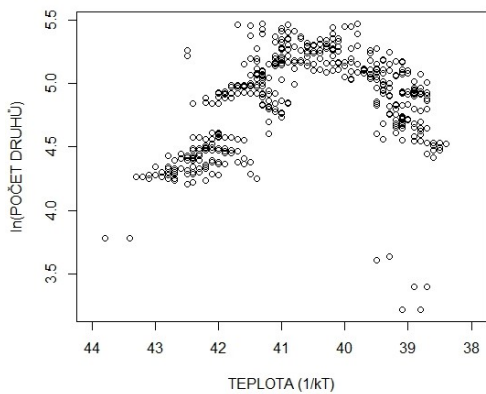
Motýli západní Palearkt



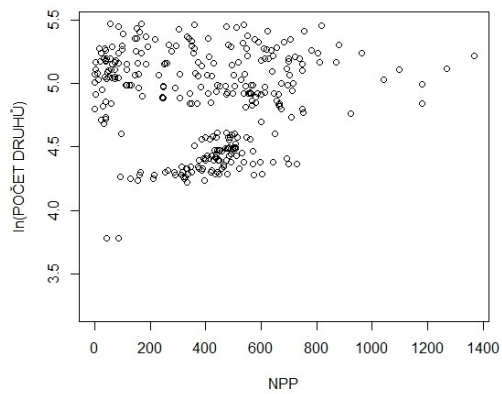
Motýli západní Palearkt



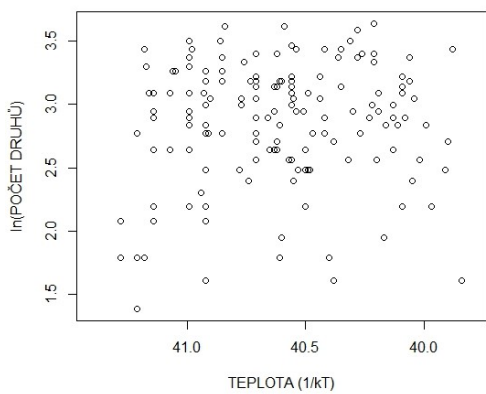
Vrubounovití západní Palearkt



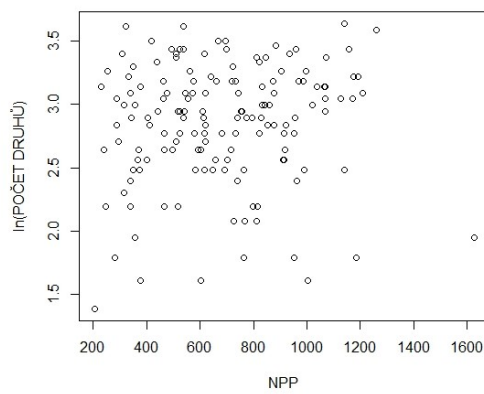
Vrubounovití západní Palearkt



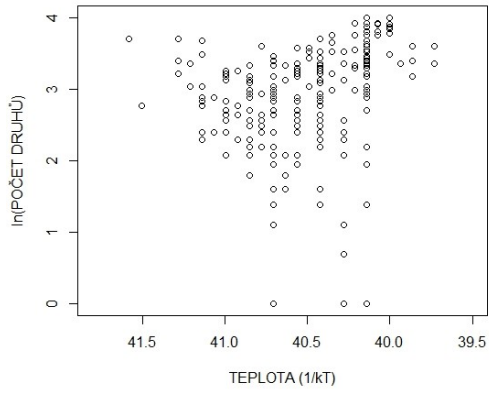
Vrubounovití Španělsko a Francie



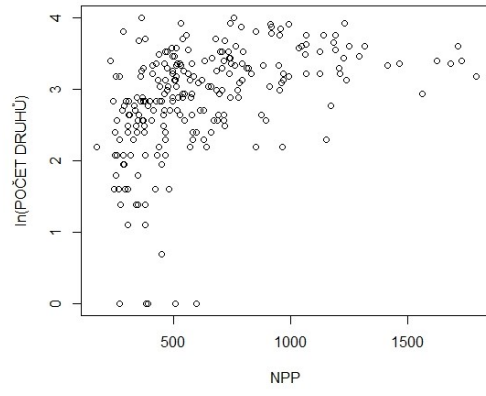
Vrubounovití Španělsko a Francie



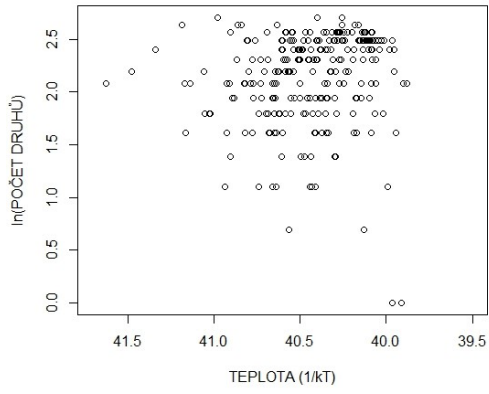
Kapradorosty Pyrenejský poloostrov



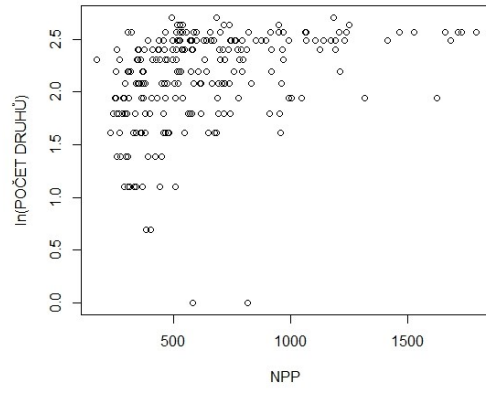
Kapradorosty Pyrenejský poloostrov



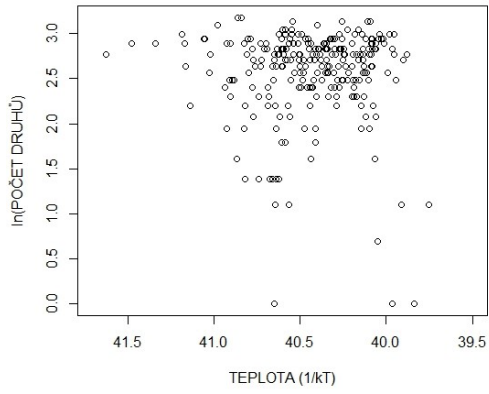
Oboživelníci Pyrenejský poloostrov



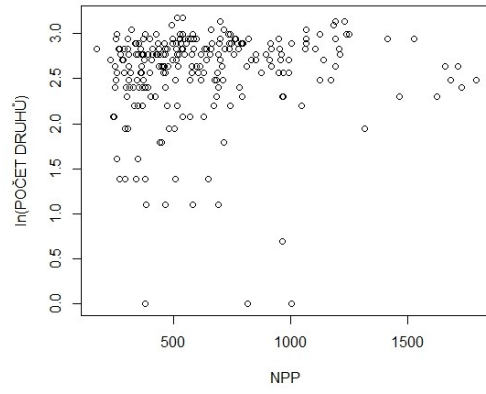
Oboživelníci Pyrenejský poloostrov



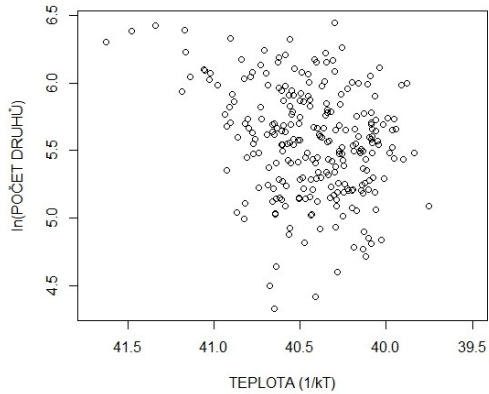
Plazi Pyrenejský poloostrov



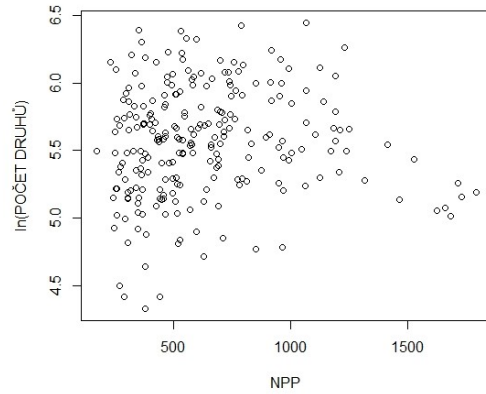
Plazi Pyrenejský poloostrov

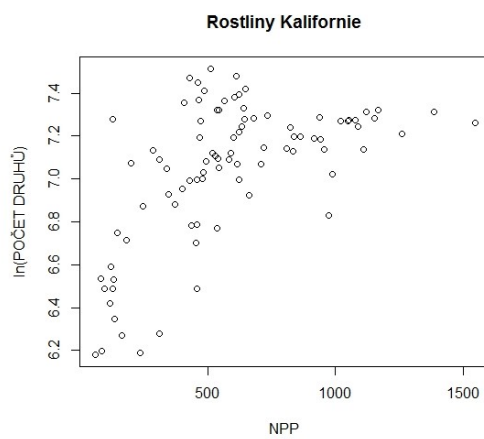
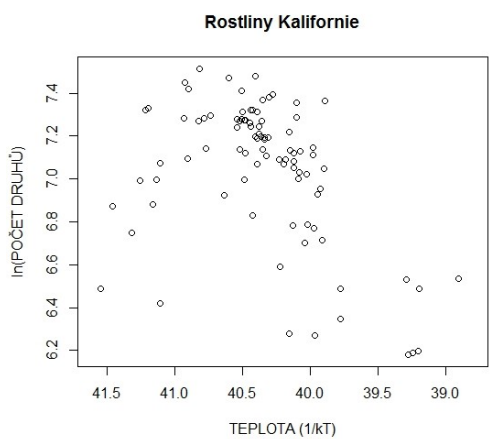
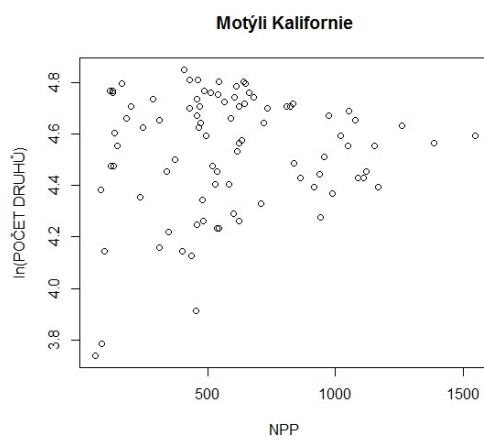
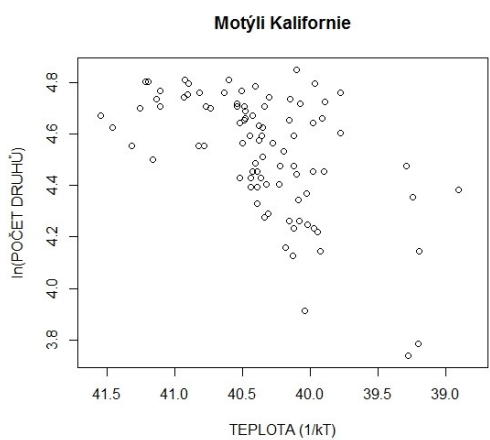
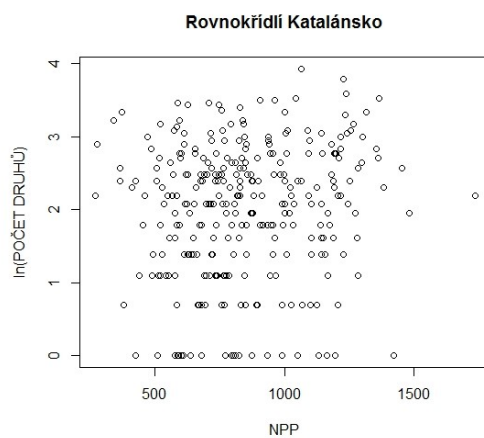
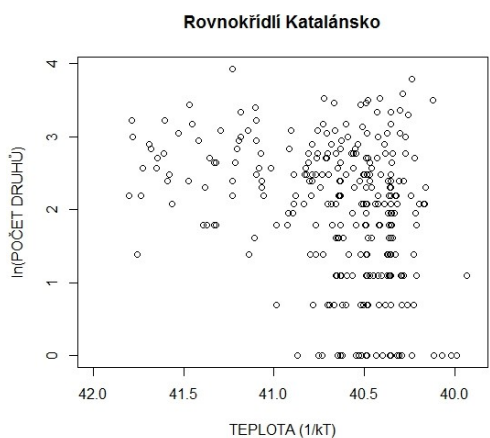
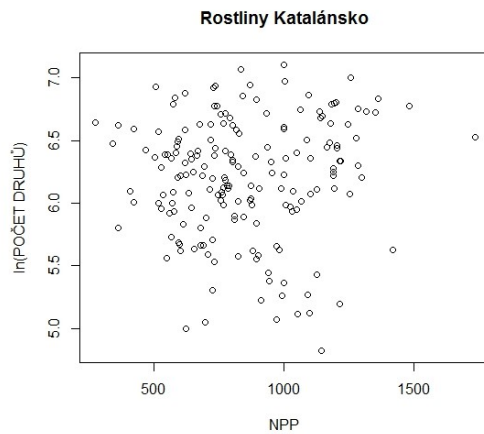
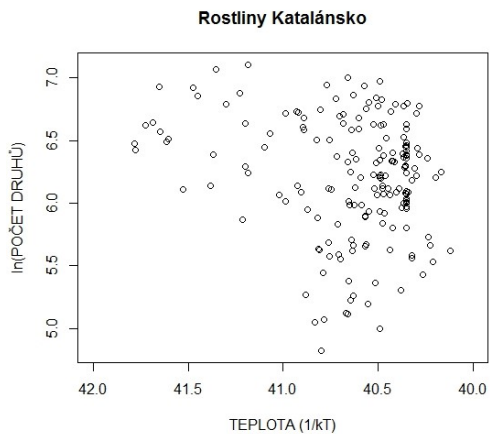


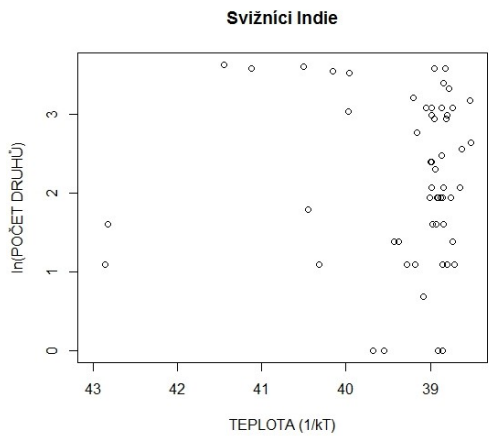
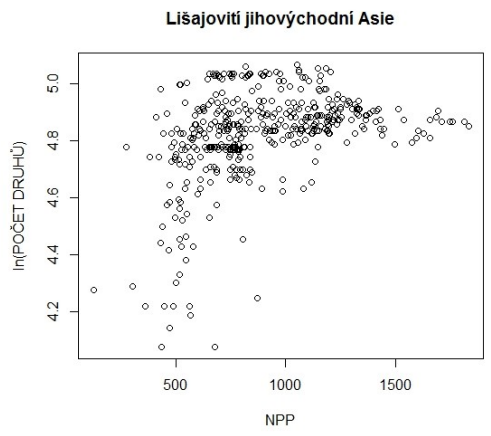
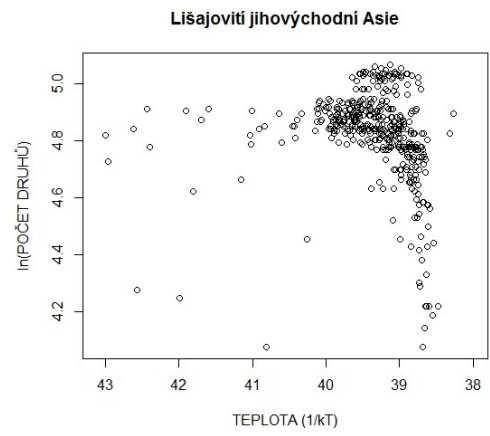
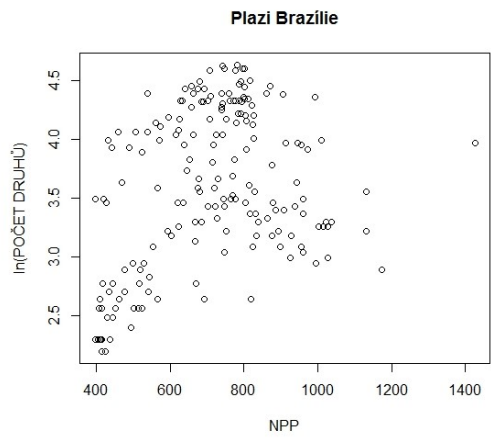
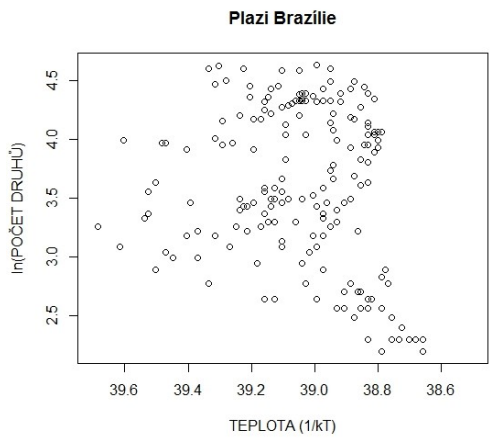
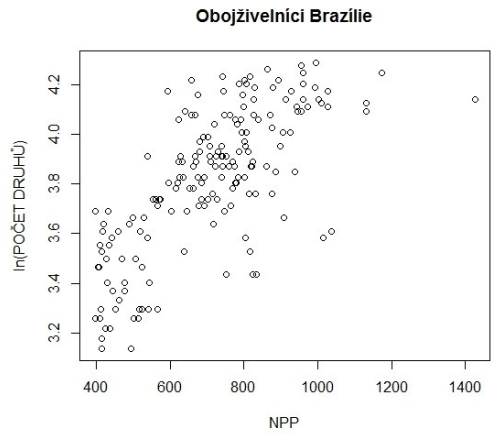
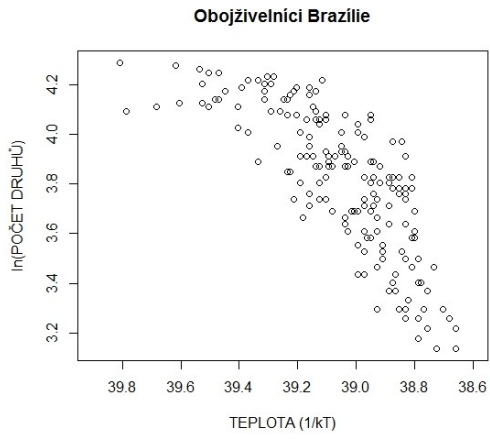
Semenné rostliny Pyrenejský poloostrov

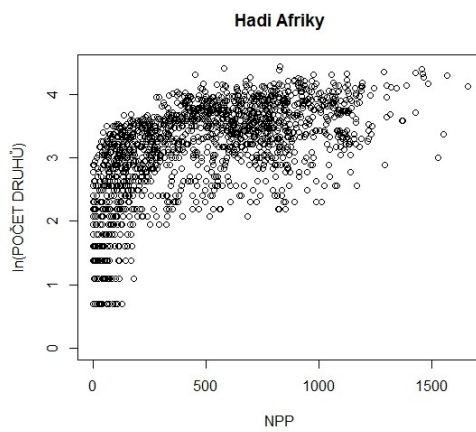
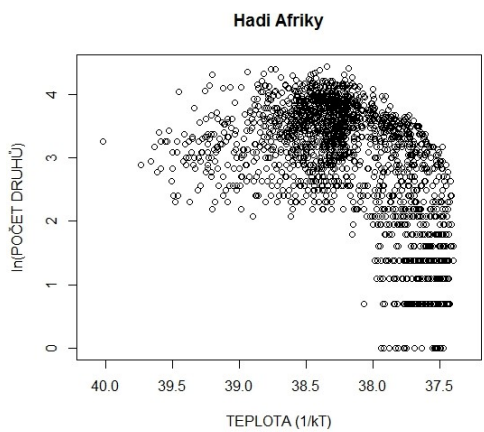
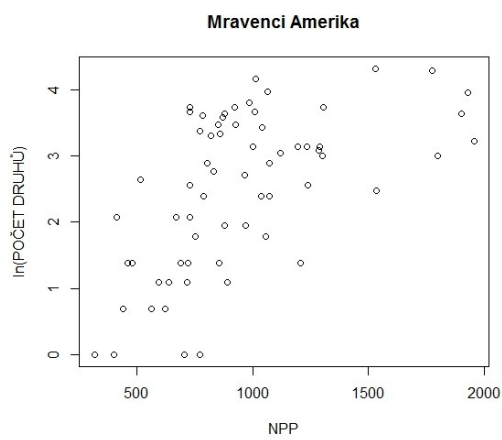
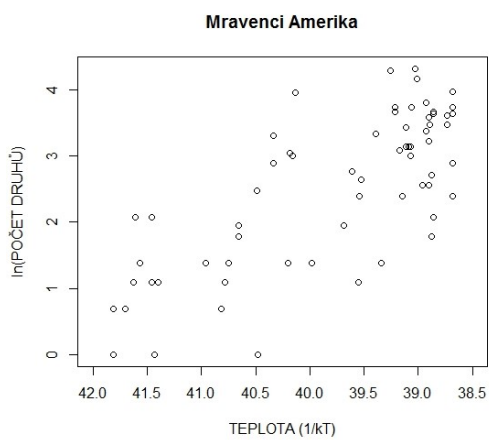
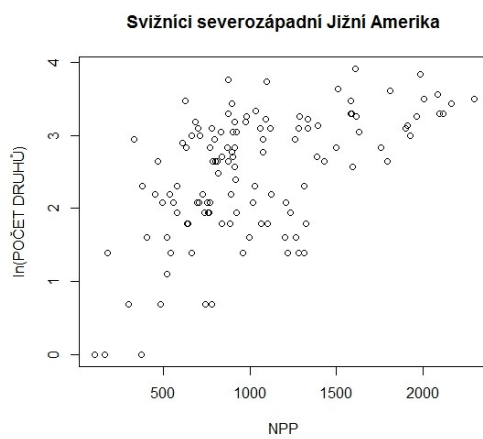
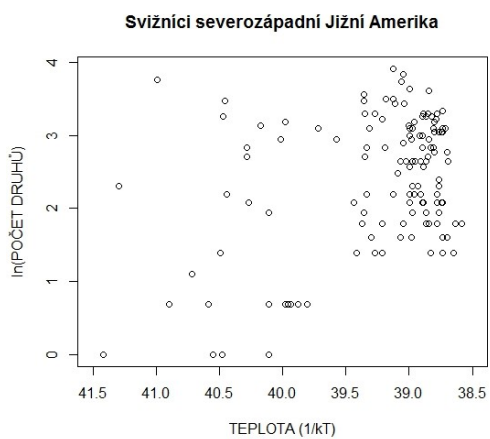
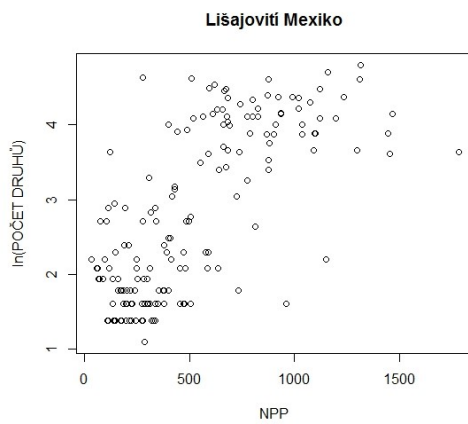
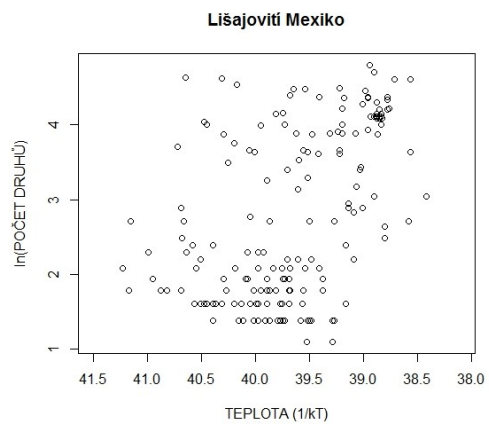


Semenné rostliny Pyrenejský poloostrov

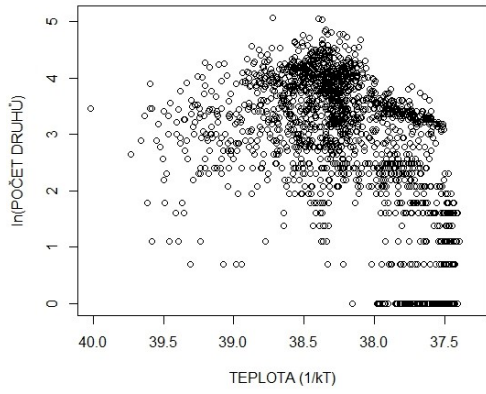




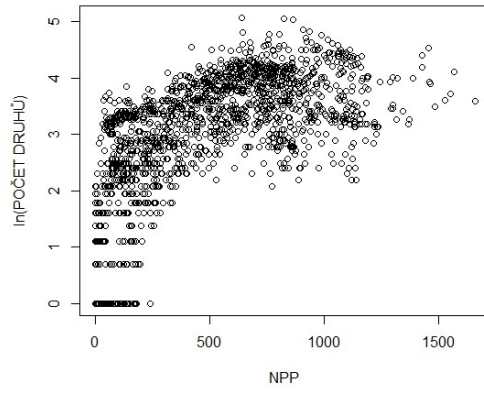




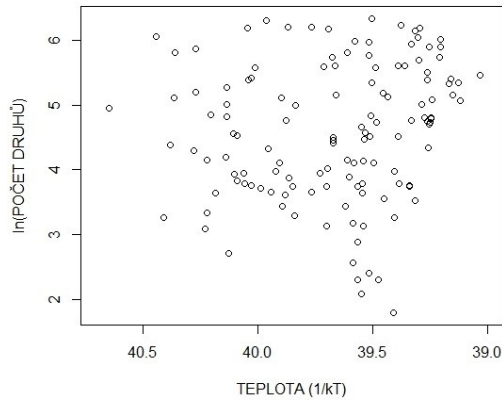
Obojživelníci Afriky



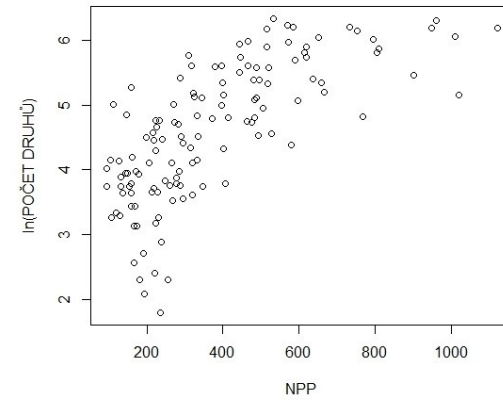
Obojživelníci Afriky



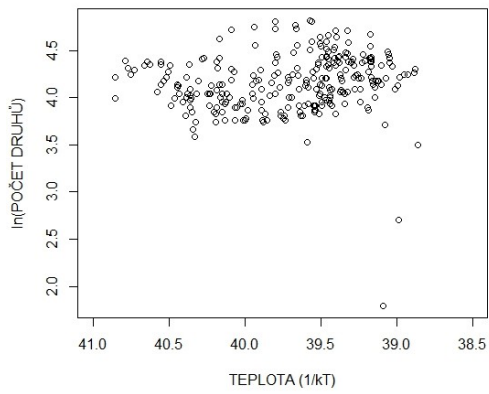
Dřeviny jižní Afrika



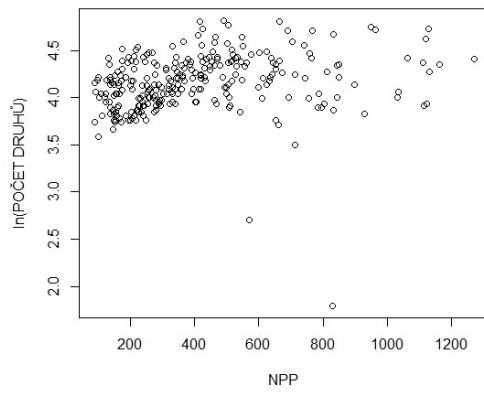
Dřeviny jižní Afrika



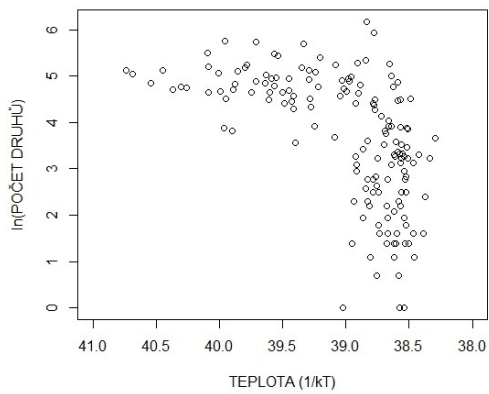
Plazi jižní Afrika



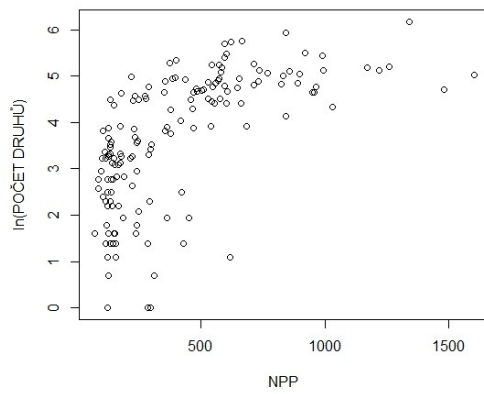
Plazi jižní Afrika

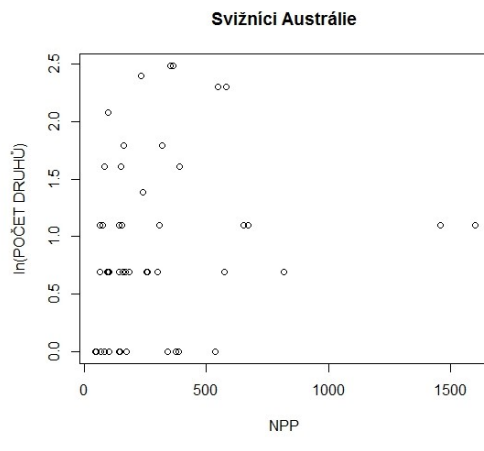
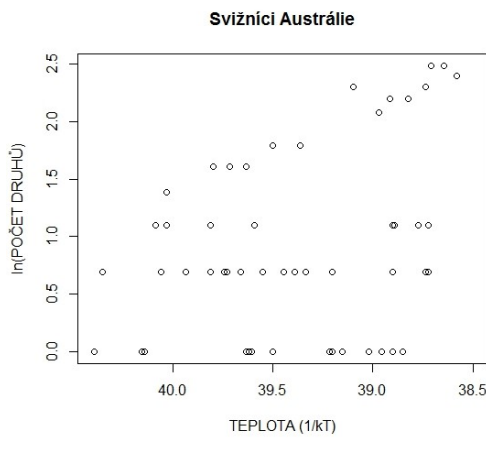
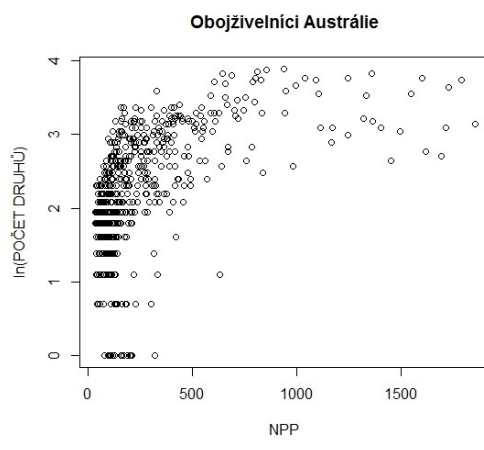
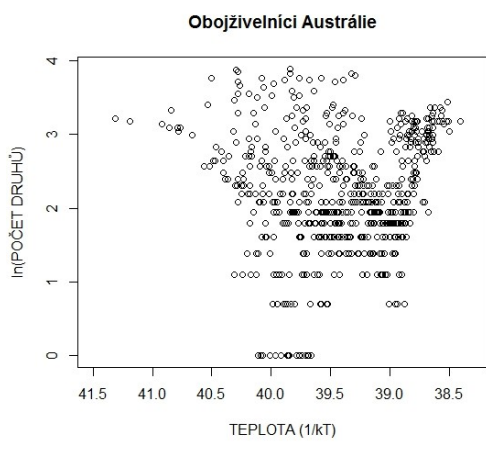
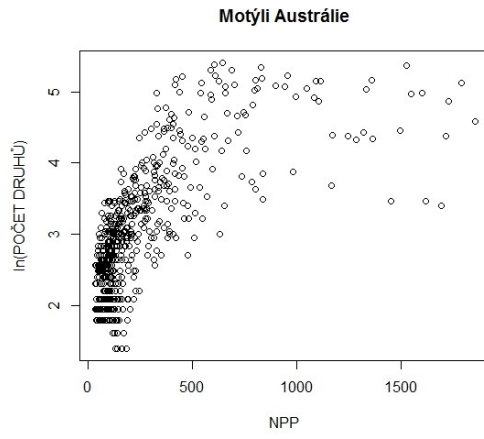
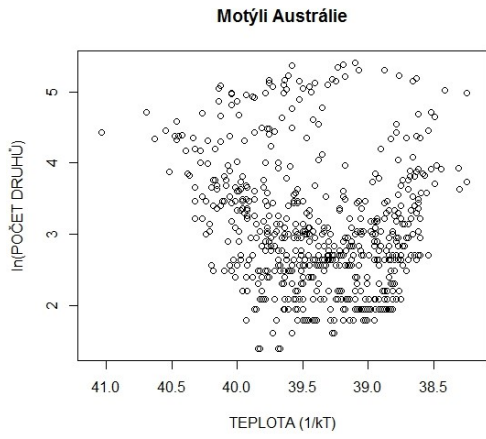


Stromy Keňa

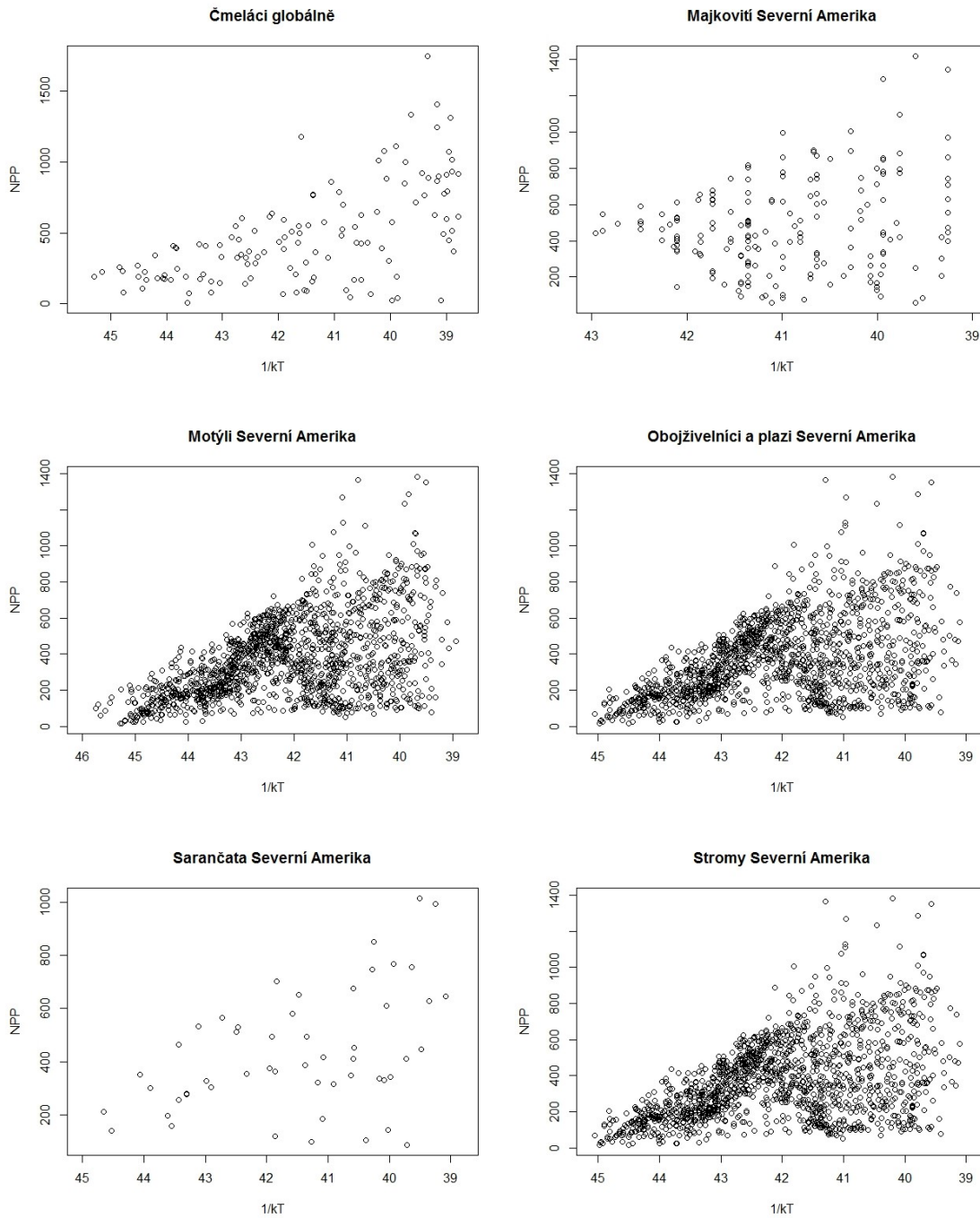


Stromy Keňa

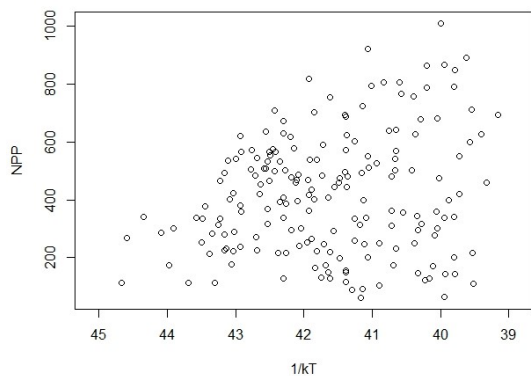




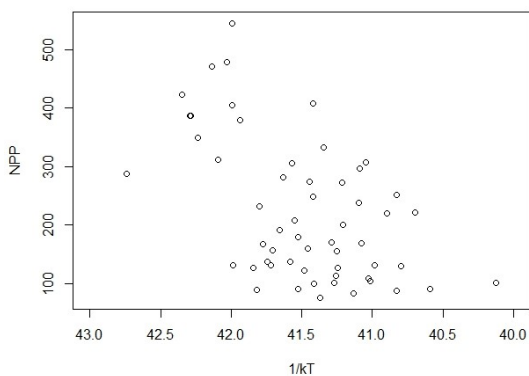
Příloha 3. Vztah mezi teplotou ($1/kT$, eV^{-1}) a produktivitou ($gC\ m^{-2}\ rok^{-1}$) pro každý datový soubor (řazeny stejně jako v tabulce v příloze 1). Hodnoty teploty v eV^{-1} jsou řazeny sestupně, aby směrem doprava teplota (v kelvinech či stupních Celsia) stoupala.



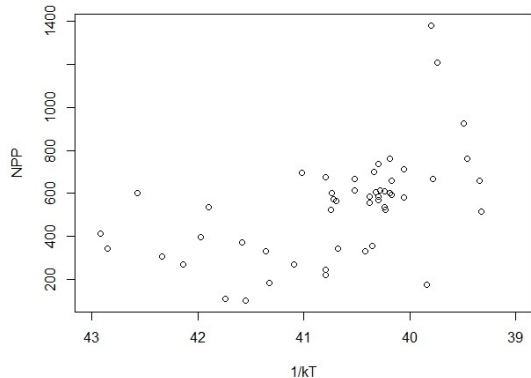
Svižníci Severní Amerika



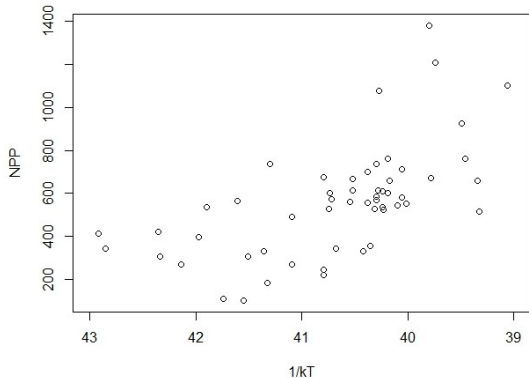
Mravenci Colorado a Nevada



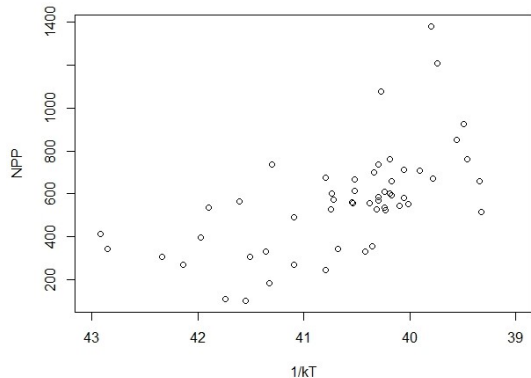
Krytosemenné Čína



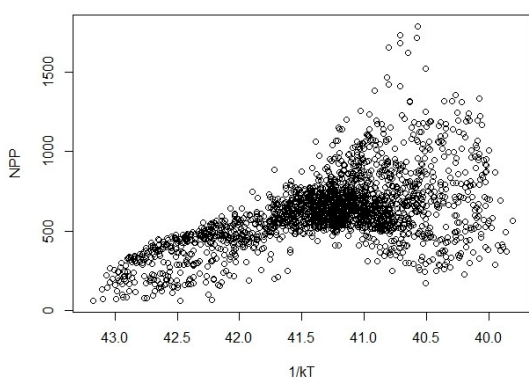
Obojživelníci Čína



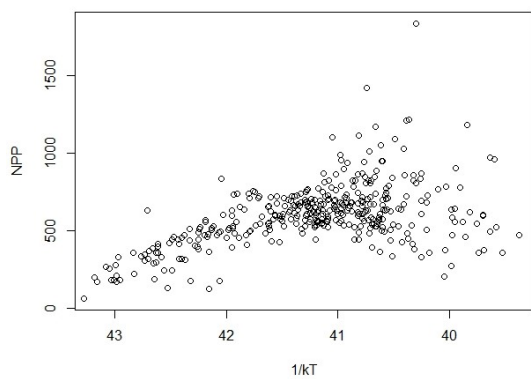
Plazi Čína



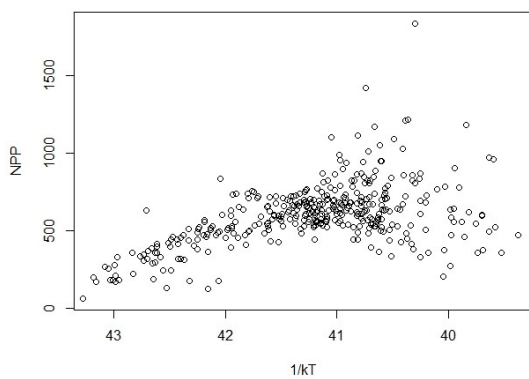
Kapradorosty Evropa



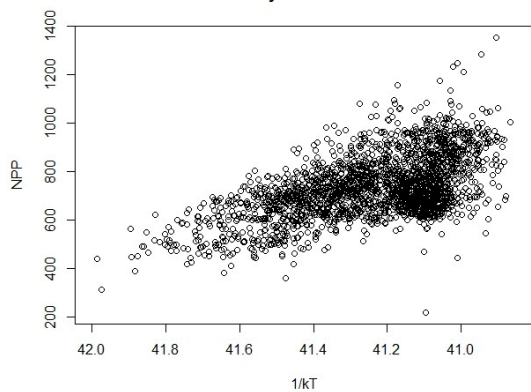
Obojživelníci a plazi Evropa



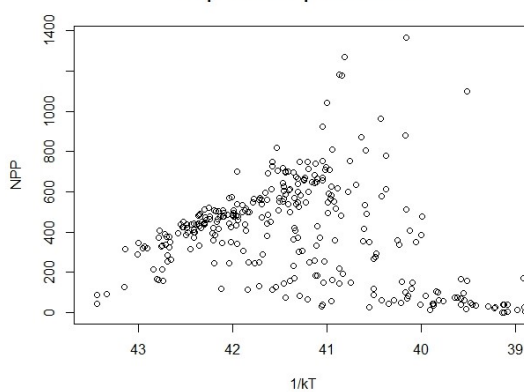
Stromy Evropa



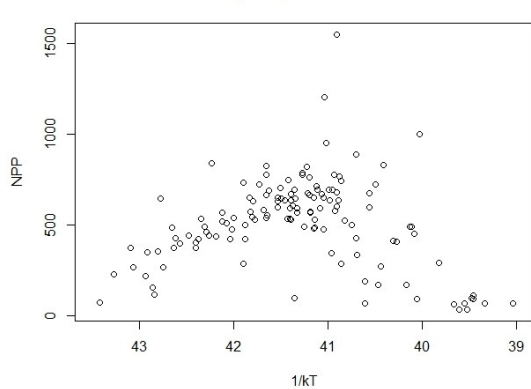
Rostliny Velká Británie



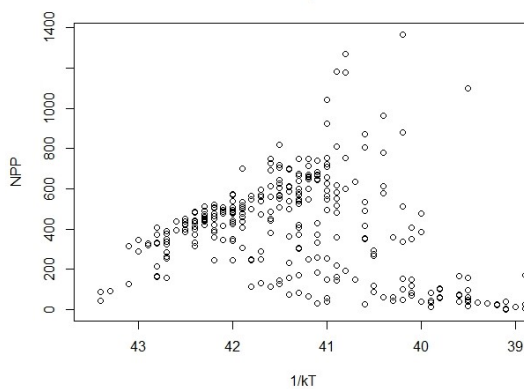
Eupelmidae západní Palearkt



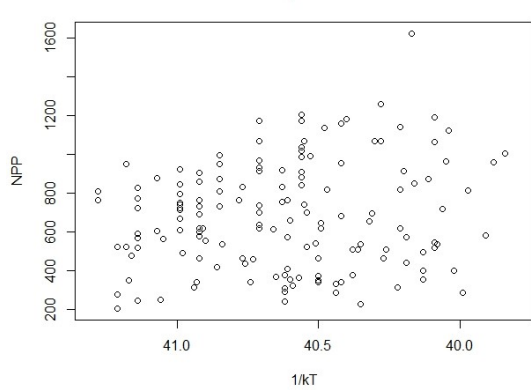
Motýli západní Palearkt



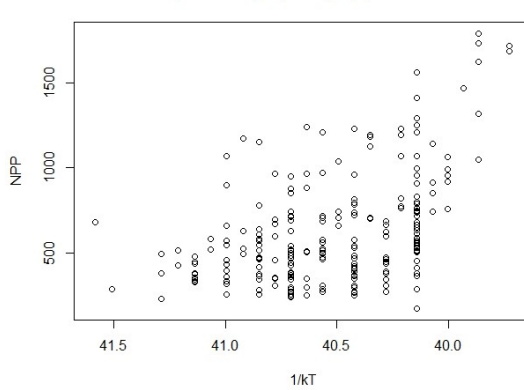
Vrubounovití západní Palearkt



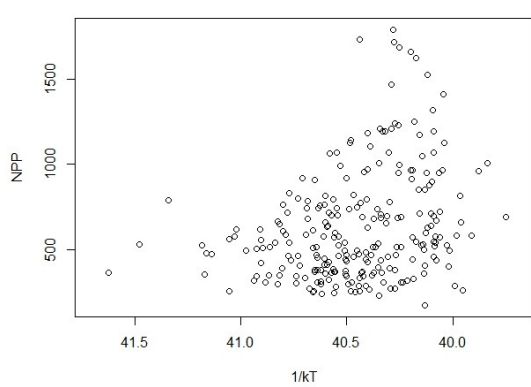
Vrubounovití Španělsko a Francie



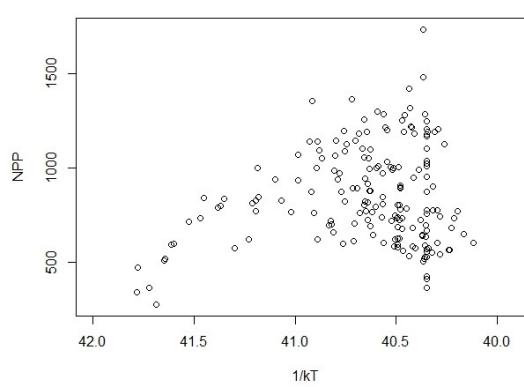
Kapradorosty Pyrenejský poloostrov



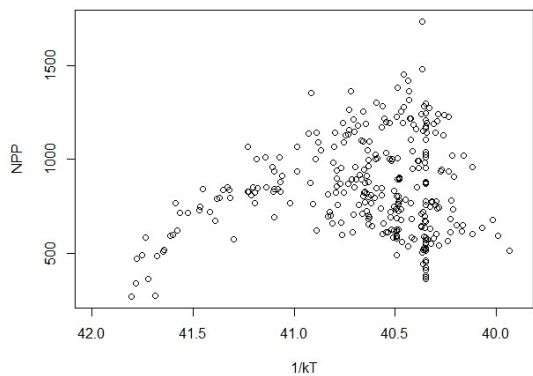
Obojživelníci, plazi a semenné rostliny Pyrenejský poloostrov



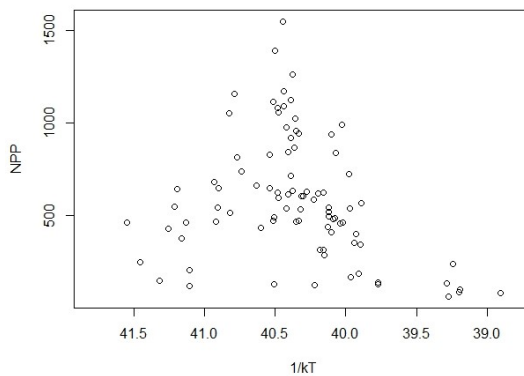
Rostliny Katalánsko



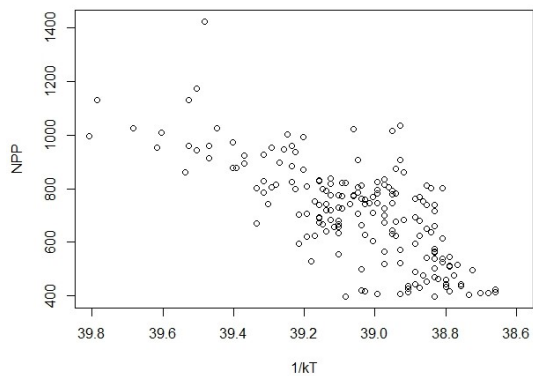
Rovnokřídli Katalánsko



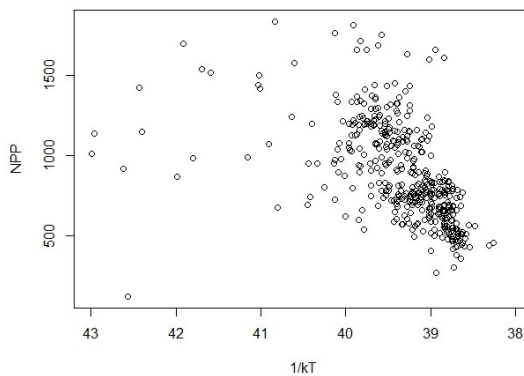
Motýli a rostliny Kalifornie



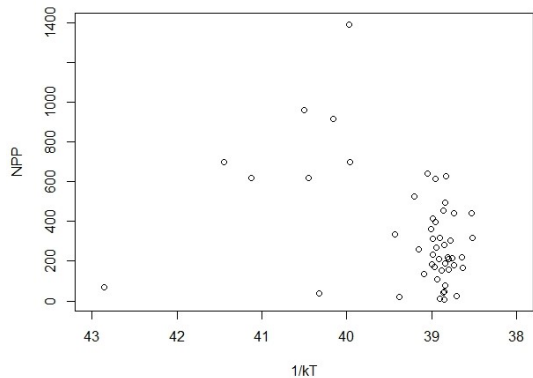
Obojživelníci a plazi Brazílie (cerrado)



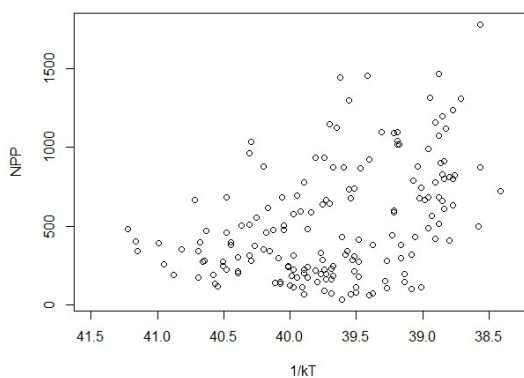
Lišajovití jihovýchodní Asie



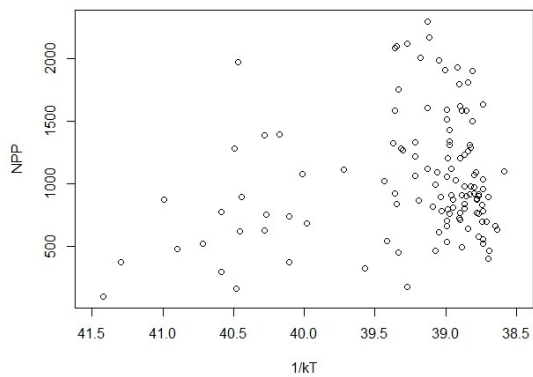
Svižníci Indie



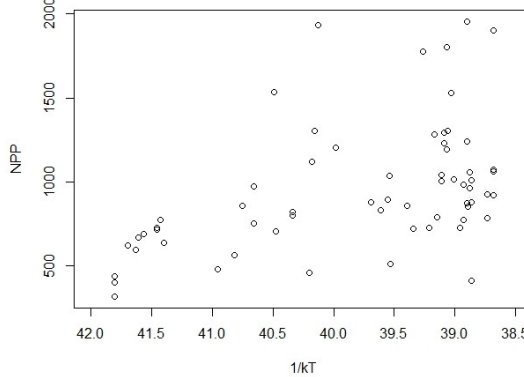
Lišajovití Mexiko



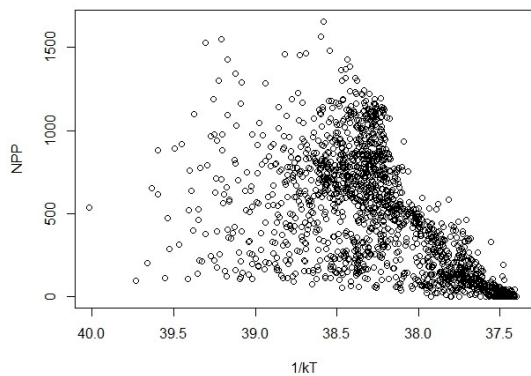
Svižníci severozápadní Jižní Amerika



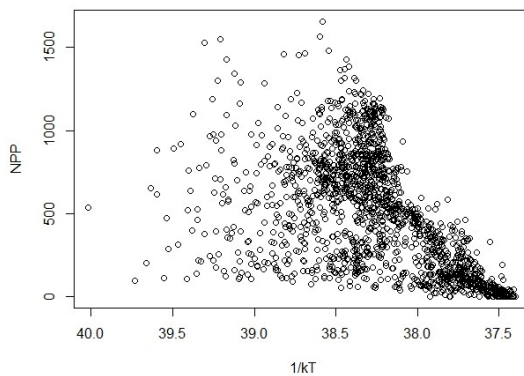
Mravenci Amerika



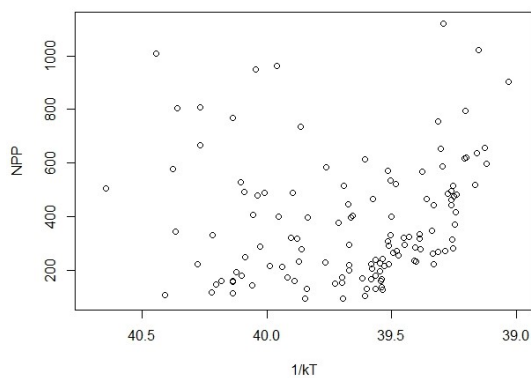
Hadi Afrika



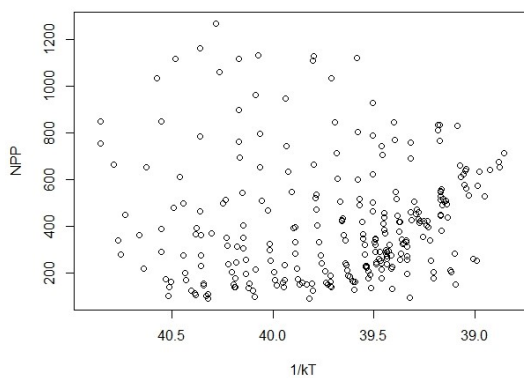
Obojživelníci Afrika



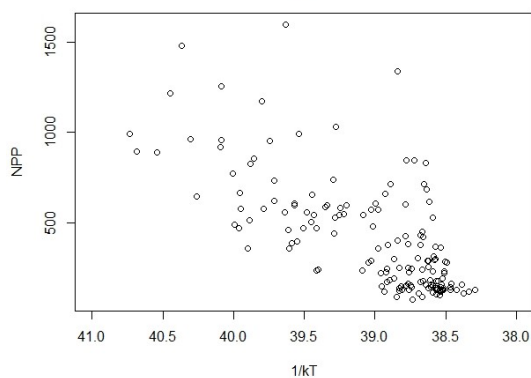
Dřeviny jižní Afrika



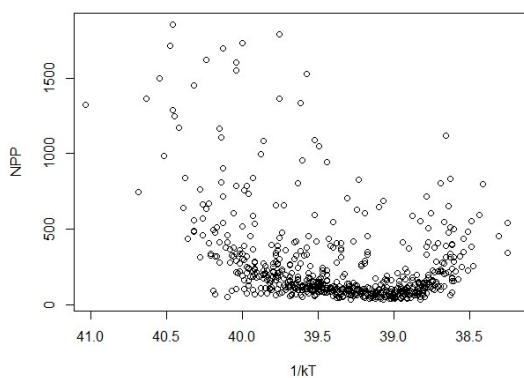
Plazi jižní Afrika



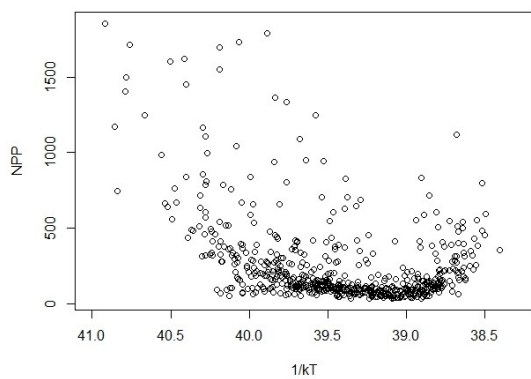
Stromy Keňa



Motýli Austrálie



Obojživelníci Austrálie



Svižníci Austrálie

