

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Bakalářská diplomová práce

**Koreláty druhového bohatství českých pavouků:
analýza atlasových dat**

Jiří Hedrich

Školitel: Mgr. Martin Konvička, PhD.

České Budějovice 2008

Hedrich J., 2008: Koreláty druhového bohatství českých pavouků: analýza atlasových dat. [The correlates of species richness of czech spiders: the analysis of atlas data. Bc. Thesis, in Czech] – 25 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Incomplete data represent a major problem in macroecology. Working with data from grid mapping of spiders of the Czech Republic, I studied general usefulness of such data. I worked with species richness only, studied using regression methods. Based on the results, northwestern Bohemia and southern Moravia should host the richest spiders' fauna in the country.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 3. 1. 2008

Jiří Hedrich

Poděkování:

V první řadě děkuji svému školiteli Martinu Konvičkovi za zajímavé téma a hlavně za bezmeznou trpělivost se mnou, Vlastimilu Růžičkovi za poskytnutí dat, bez kterých by tato práce nevznikla. Zdeňku Fricovi patří můj dík za pomoc při vyhodnocování dat a mým rodičům za umožnění studia na této škole. Také chci poděkovat Miladě za nemalou podporu.

OBSAH

ÚVOD	2
METODIKA	5
DATA	5
DVĚ ÚROVNĚ ANALÝZ.....	6
PREDIKTORY DRUHOVÉ BOHATOSTI.....	7
VYKRESLENÍ MODELŮ NA MAPĚ	7
VÝSLEDKY	9
DRUHOVÉ BOHATSTVÍ	9
PREDIKCE DRUHOVĚ BOHATÝCH POLÍ.....	11
DISKUSE	18
CO Z MODELŮ VYŠLO	18
ZHODNOCENÍ PRO PRÁCI S NEÚPLNÝMI ATLASY.....	19
HODNOTA SÍŤOVÝCH MAP	19
ZÁVĚR	21
LITERATURA	22

ÚVOD

Makroekologie se zabývá studiem vztahů mezi organismy a jejich prostředím ve značně velkých časoprostorových měřítkách. Toto odvětví ekologie popisuje a vysvětluje statistické vzorce početnosti, rozšíření a druhové rozmanitosti (Brown & Maurer 1989; Brown 1995; Blackburn & Gaston 1998; Gaston & Blackburn 2000). Charakteristický je pro ni „top down“ přístup (Whittaker et al. 2001). Tato idea se snaží porozumět obecným zákonitostem zkoumáním vlastností systému jako celku. To se dá přirovnat k vidění lesa jako skupiny stromů. Klasické makroekologické otázky zahrnují např. změny počtu druhů se zeměpisnou šířkou, vztah mezi velikostí areálu a denzitou populací, velikostí těla a velikostí areálu, vztah druhového bohatství k energii dopadající na sledované území, prostorové překryvy mezi centry diverzity různých skupin (Lund & Rahbek 2002), ale např. i vztahy mezi trofickou diverzitou společenstev a heterogenitou prostředí (Pearson & Dyer 2006). Prostorový záběr makroekologie může být různý, od krajin majících stovky km² (Guisan & Hofer 2003; Storch et al. 2003) po celé kontinenty (Konvička et al. 2006; Guo & Ricklefs 2000; Jetz & Rahbek 2001) a svět (Orme 2006). Důležitou aktivitou je též studium, jak se mění význam různých prediktorů s měnící se prostorovou škálou (Fuller et al. 2007).

Hlavním cílem ekologie je určit příčinu latitudinálního gradientu druhového bohatství v globálním pojetí (Brown 1981; Rosenzweig 1995). Avšak neexistuje jednotný vzorec, který by vysvětlil druhové bohatství pro kteroukoliv skupinu organismů. Pro různé skupiny organismů jsou proto určující rozdílné prediktory druhové bohatosti. Rozdílné procesy spojující energii s početností rostlin a živočichů mají na diverzitu až sekundární vliv (Clarke & Gaston 2006). Například u cévnatých rostlin jsou nejdůležitějšími prediktory teplota, potenciální evapotranspirace popř. složení matečné horniny (Moser et al. 2005). Pro ptáky zase platí jako nejvíce efektivní prediktory topografická variabilita a teplota (Davies et al. 2007). Prediktory jsou ale značně provázané a jeden může ovlivňovat druhý. Jako příklad může posloužit hypotéza produktivní energie, která predikuje, že druhové bohatství konzumentů je určováno energií proudící potravními sítěmi a začínající rostlinnou produkcí a biomasou (Wright 1983; Wright et al. 1993). Ta ale zase závisí na

dostupnosti vody, tepla a světla (Waide et al. 1999).

Jelikož makroekologie pracuje na velkých prostorových škálách, nebyl její rozvoj možný do chvíle, než se objevily obsáhlé a spolehlivé síťové atlasy (Sharrock 1976), jakož i další široce přístupná data, například údaje o početnosti v rámci jednotlivých populací, údaje o změnách početnosti v čase apod. Tato data však existují pouze pro několik málo dobře známých a také populárních skupin organismů, jakými jsou ptáci (Jetz & Rahbek 2002; Thomas et al. 2004), savci (Tognelli & Kelt 2004), denní motýli (Thomas et al. 2004) a vyšší rostliny (Guo & Ricklefs 2000; Thomas et al. 2004; Qian et al. 2007). Protože mají pro každé pole čtvercové sítě dostatek údajů, lze je bez obav použít pro analýzy. Tato „závislost na datech“ však omezuje celou makroekologii na několik málo skupin. Klíčovou otázkou je, zda se zákonitosti, opakovaně zjišťované na ptácích, motýlech či vyšších rostlinách, projeví i po studiu dalších skupin.

Samozřejmě existují i jiné skupiny organismů, pro něž badatelé v průběhu času shromáždili obrovské balíky dat. Vesměs se jedná o skupiny z nějakého důvodu intenzívně sledované – protože zahrnují škodlivé organismy (Zintzaras & Tsitsipis 2003), v některém období a oblasti byly prosazovány jako bioindikační skupina (Buchar 1983; Pearce & Venier 2006), nebo jsou prostě jen populární mezi milovníky přírody a sběrateli (Keil & Konvička 2005). Co se týče formy dat, může jít opět o síťové mapy, ale i check-listy, webové databáze a podobně. Zejména v posledních letech se s méně sledovanými skupinami v makroekologických analýzách setkáváme stále častěji, příkladem jsou práce o pídalkách korejského poloostrova (Choi 2006) nebo srovnání hned několika takových skupin v Dánsku (Lund & Rahbek 2002). Ovšem zásadním problémem, který znesnadňuje interpretaci analýz založených na neúplných datech, je právě jejich neúplnost. Nabízí se otázka, zda lze taková neúplná data použít pro kladení otázek, co rozhoduje o výskytu druhů na Zemi, a zda takto získané výsledky dávají smysl.

Skupinou, která v ČR zapadá do výše uvedených kritérií, jsou pavouci, kteří byli po jistou dobu dost prosazováni jako vhodný bioindikátor (Buchar 1983; Pearce & Venier 2006). V ČR tento zájem vyústil ve vznik síťového atlasu (Buchar & Růžička 2002: dále Atlas), který je unikátní v evropském kontextu, současně je však klasickým „neúplným“ atlasem. V této práci podrobuji Atlas základní analýze,

zaměřené na environmentální prediktory druhové bohatosti.

Mým cílem bylo:

- 1) na příkladu síťového atlasu českých pavouků ověřit použití řídkce probádaných skupin pro makroekologickou analýzu
- 2) v prostředí čtvercové sítě studovat vlivy prediktorů svázaných s geografii, klimatem atp. na druhové bohatství pavouků
- 3) pokusit se statisticky oddělit vlivy nestejněměrné prosbírání od environmentálních vlivů
- 4) podle výsledných modelů predikovat druhově bohaté čtverce
- 5) zhodnotit, zda atlasové dobré čtverce korespondují se čtverci, které jako dobré predikovaly moje modely

METODIKA

Data

Údaje o distribuci zájmové skupiny živočichů byly získány ze síťového atlasu pavouků (Buchar & Růžička 2002). Atlas je koncipován na principu rozdělení České republiky na obdélníkovou síť souřadnic pro síťové mapování organismů. Jeden obdélník má velikost 10' zeměpisné délky (což představuje cca 11.2 km) a 6' zeměpisné šířky (asi 12 km). Při zpracování Atlasu autoři použili veškeré literární údaje o arachnofauně České republiky obsažené v české arachnologické bibliografii i veškeré nepublikované údaje, které shromáždili členové Arachnologické sekce České společnosti entomologické.

Pro potřeby práce byla použita databáze obsahující pouze počty záznamů jednotlivých druhů na každé z mapových polí. Jedná se celkem o 494 012 údajů o výskytu 830 druhů u nás žijících pavouků, příslušejících ke 37 čeledím (k 31. prosinci 2000). Byť se počet údajů zdá být vysoký, území republiky je pokryto značně nerovnoměrně. Průměr na pole činí 888.51 údajů (SE = 99.62), ale medián činí 124, maximum a minimum 23 007 a 1 údaj.

Jako vysvětlující proměnné byly použity údaje o zastoupení tzv. „biotopů“ v jednotlivých mapových polích, získané dálkovým průzkumem země v rámci projektu CORINE. Klasifikace biotopů rozlišuje celkem šestnáct takových biotopů (ve skutečnosti se jedná o kategorie zemského pokryvu) a udává jejich procentní podíl v síťové mapě (srov. Storch et al. 2003). Dále byla pro každé pole získaná tzv. průměrná hodnota klimatu, získaná váženým průměrem zastoupených klimatických zón. Dalšími charakteristikami polí pak byla jejich latitudinální a longitudinální pozice, rozloha, maximální a minimální nadmořská výška a jejich rozdíl (Tabulka 1).

Tabulka 1. Seznam zkratk všech vysvětlujících proměnných použitých v analýzách a vysvětlení jejich významu.

Kategorie	Jméno	Popis
zeměpisné proměnné	ALTMIN	minimální nadmořská výška
	ROZLOHA	rozloha
	JIH	zeměpisná šířka počítaná od severu k jihu
	VYCHOD	zeměpisná délka
	ALTMAX	maximální nadmořská výška
biotopové proměnné	LIST	listnaté lesy
	JEHL	jehličnaté lesy
	SMIS	smíšené lesy
	VODA	stojaté vody
	REKY	řeky
	POLE	pole
	ZELEN	rozptýlená zeleň
	URBAN	urbánní biotopy
	SURBAN	suburbánní zeleň, vsi
	STAVBY	staveniště, doly, ruderály, holé plochy, atd.
	KROVI	křoviny a lesíky, zárost na pasekách
	VRES	vřesoviště
	SKALY	skály
	MOCALY	močály a rašeliniště
	SADY	sady a vinice
LOUKY	louky	
klimatická proměnná	KLIMA	vážený průměr klimatu (stupnice 1-13, od nejchladnějšího po nejteplejší)
topografická heterogenita	ROZDIL	rozdíl min. a max. nadmořské výšky

Protože biotopová a klimatická data nebyla k dispozici pro všechna pole (chyběla pro určitý počet hraničních polí zasahujících do ČR jen zčásti), činil celkový počet analyzovatelných polí 536; v nichž bylo k dispozici 488 799 záznamů.

Dvě úrovně analýz

Pro účely srovnání jsem si nejprve veškerá síťová pole rozdělil na *dobré čtverce* a *všechny čtverce*. Pro *dobré čtverce* jsem použil kritérium 1000 záznamů pro vytvoření dat, vyjadřující dobře prozkoumaná pole (na nelogaritmované škále se totiž přibližně u této hodnoty objevuje asymptotické lomení). Takových polí bylo celkem 100. Dále jsem tedy pracoval na dvou úrovních – úrovni *všech čtverců* a úrovni *dobrých čtverců*.

Prediktory druhové bohatosti

Druhovou bohatost na pole jsem analyzoval regresními metodami, konkrétně metodou zobecněných lineárních modelů v programu R (Dalgaard 2002).

Počty druhů a kusů jsem před analýzami logaritmoval, procenta (biotopová data) jsem transformoval pomocí funkce:

$$x' = \arcsin(x^{-0.5})$$

Dále jsem standardizoval hodnoty všech proměnných, a to tak, že jsem od každé hodnoty odečetl průměr dané proměnné a vydělil ji směrodatnou odchylkou. Touto standardizací získají všechny hodnoty celkový součet rovný nule, což umožní přímé porovnání vztahů k proměnným měřeným na různých škálách.

Poté jsem sestrojil dvě skupiny modelů – *skupina s kontrolou* na počet záznamů a *skupina bez kontroly*. V prvním případě jsem postupoval následovně: (a) sestrojil jsem nulový model pro (logaritmovaný) počet druhů, a to s předpokládaným normálním rozložením chyb; (b) k němu jsem jako první prediktor přidal logaritmovaný počet záznamů; tím jsem vlastně získal reziduální variabilitu v počtu druhů po kontrole na počet záznamů; (c) tuto variabilitu jsem se pomocí postupné eliminace proměnných (*backward stepwise selection*) pokusil vysvětlit pomocí (c1) zeměpisných proměnných, (c2) biotopových proměnných, (c3) klimatických proměnných a (c4) topografické heterogenity, vyjádřené zde jako rozdíl mezi minimální a maximální nadmořskou výškou. V dalším kroku (d) jsem vytvořil model ze všech proměnných, a to metodou postupného výběru (funkce *step*) využívající AIC statistiky (*Akaike Information Criterion*).

V případě *skupiny bez kontroly* jsem postupoval obdobně, až na to že z postupu je vynechán bod (b).

Vykreslení modelů na mapě

Zjištěné prediktory druhové bohatosti pavouků jsou zajímavé, ale ještě zajímavější je jejich vizualizace na mapě ČR, kde je patrné, které oblasti by měly být druhově

bohaté, bez ohledu na jejich prosbírání. Proto jsem použil hrubé hodnoty z nejlepších prediktorů biotopových charakteristik k namodelování situace v rámci České republiky, pomocí kterých jsem postupně vybíral čtverce, splňující tato kritéria.

Použil jsem modelu pro *všechny čtverce* a *dobré čtverce* a modeloval jsem situace s počty druhů jako vysvětlující proměnnou. Pro tento model jsem pak vyhledal nulový koeficient parametrů (pod nulou má negativní vliv, nad nulou pozitivní) v tom pořadí, v jakém vstupovaly do modelu. V dalším kroku jsem vykreslil všechny čtverce splňující tato kritéria (např. když měl nejlepší model pro rozdíl nadmořských výšek hraniční hodnotu rozdílu 250 a vztah byl pozitivní, zobrazili se pouze čtverce splňující kritérium „rozdíl > 250“).

Taková data se dají použít k predikci míst, v nichž by měla být největší druhová bohatost pavouků v rámci ČR, a tudíž by se do těch míst měl soustředit zájem arachnologů. Na tyto analýzy jsem použil programový balík ArcView GIS 3.2.

VÝSLEDKY

Druhové bohatství

Z Atlasu (Buchar & Růžička 2002) je patrné, že řada faunistických čtverců nebyla vůbec prozkoumána a množství dalších bylo prozkoumáno pouze povrchně (Mapa 1 a 2). Počet druhů pavouků podle očekávání stoupal s počtem záznamů, jejich vynesení ukazovalo charakteristický lomený tvar typický pro logaritmické závislosti. Po zlogaritmování jsem získal vysoce signifikantní log-log závislost ($b = 0.59$, $F_{1,534} = 3912.4$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.88$ – Graf 1). Protože asymptotické lomení se na nelogaritmované škále objevuje někde u 1000 záznamů, zvolil jsem toto kritérium pro dobře prozkoumaný čtverec. Vynesení počtů druhů ve skupinách *všechny čtverce* a *dobré čtverce* (Graf 2) ukázalo, že ve skupině *všechny čtverce* je počet druhů silně nevyrovnaný. Ve většině polí bylo zjištěno jen málo druhů, ale existovala i pole s velkým počtem druhů. Průměr a medián počtu druhů pro *všechny čtverce* činil 62.95 (± 35.66 SD) a 37, pro *dobré čtverce* pak 168.45 (± 39.85) a 157.

Skupina s kontrolou. Fitováním druhů proti kusům jsem pro obě úrovně analýz v této skupině získal *Ikusu* model, který posloužil jako porovnávací model pro všechny zmíněné regrese této skupiny. Výsledky pro počet druhů se lišily mezi oběma úrovněmi.

Pro *dobré čtverce* (Tabulka 2) vysvětlil počet záznamů jen asi 20% variability. Po odfiltrování variability v počtu sběrů vysvětlily zeměpis a biotopy téměř shodné procento variability ve výskytu pavouků. Z hlediska zeměpisu počet druhů pavouků klesá od severu k jihu a s rostoucí nadmořskou výškou, dále zde existuje konvexní polynomiální vztah k zeměpisné délce (maximum druhů je zhruba ve středu ČR – Graf 3). Co se týče biotopů, tak s rostoucím procentem smíšených lesů a také sadů a vinic v mapovém poli roste druhová početnost pavouků. Vliv klimatu a topografické heterogenity na počet druhů nebyl signifikantní. *Nejllepší model* vytvořený postupným výběrem ze všech proměnných vysvětlil něco přes 23% variability. Počet druhů pavouků narůstá s rostoucím podílem smíšených lesů, sadů a vinic, rozptýlené zeleně, močálů a rašelinišť, urbánních biotopů a také skal. Efekt

má také již zmíněný polynom zeměpisné délky.

Pro *všechny čtverce* (Tabulka 3) vysvětlil počet záznamů téměř 90% variability. Po jeho odfiltrování vysvětlil zeměpis necelé 1% celkové variability, přičemž počet druhů roste směrem k jihu a s rostoucí nadmořskou výškou a klesá směrem na východ. Biotopové proměnné vysvětlily jen asi 0.5% variability a odhalily pozitivní vztah počtu druhů k listnatým lesům a rozptýlené zeleni a negativní vztah ke křovinám a lesíkům. Počet druhů též stoupá s teplejším klimatem. Signifikantní se ovšem k počtu druhů nejevil vztah k topografické heterogenitě. *Nejlepší model* vysvětlil pouze asi 1% celkové variability a kromě výše zmíněných vlivů ještě ukázal záporný vliv polí a stojatých vod.

Skupina bez kontroly. Zde jsem, jak je zmíněno výše, nepoužil model *Ikusu* a za model porovnávací sloužil klasický model nulový. Výsledky pro počet druhů se mezi úrovněmi také lišily.

Pro *dobré čtverce* (Tabulka 4) nebyl model se zeměpisnými proměnnými signifikantní. Biotopy vysvětlily pouhé 0.2% variability počtu kusů. Vlivy klimatu a topografické heterogenity byly, stejně jako ve skupině *s kontrolou*, nesignifikantní. Nejlepší model vysvětlil, podobně jako biotopy, asi 0.2% variability. Spolu s modelem biotopovým zde počet druhů pavouků narůstá s listnatými a smíšenými lesy, s urbánními biotopy a naopak ubývá se staveništi, holými plochami a podobnými habitaty.

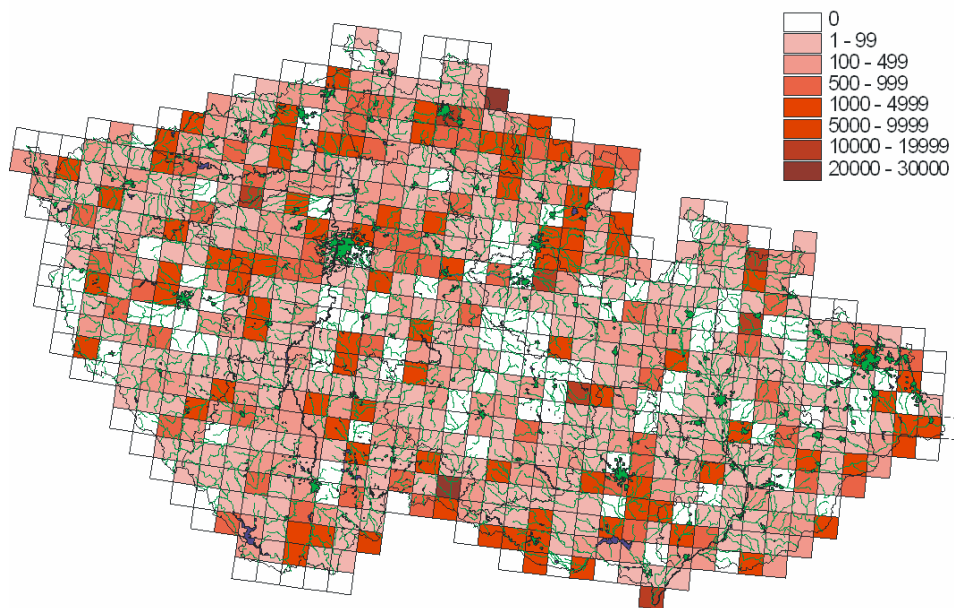
Pro *všechny čtverce* (Tabulka 5) vysvětlily zeměpisné prediktory jen 0.06% variability. Záporný vliv zde má zeměpisná šířka a také zeměpisná délka a její polynom, kladný vliv polynom nadmořské výšky a součin zeměpisné šířky a délky. Biotopové proměnné vysvětlily 0.14% variability a poukázaly na kladný vliv všech druhů lesů, řek, rozptýlené zeleně, vřesovišť, močálů a rašelinišť, skal, stavenišť a urbánních biotopů. Jediný záporný vliv měla suburbánní zeleň a vsi. Vážený průměr klimatu opět nevyšel signifikantně. Heterogenita vysvětlila slabou jednu setinu procenta variability. *Nejlepší model* objasnil 0.21% variability. Z jeho obsahu vyplynul záporný efekt polynomu zeměpisné délky i šířky a také polí. Naopak početnost pavouků se zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou a teplejším klimatem. Kladný vliv měly rovněž listnaté lesy, rozptýlená zeleň, řeky, močály, vřesoviště, skály, staveniště a urbánní biotopy.

Predikce druhově bohatých polí

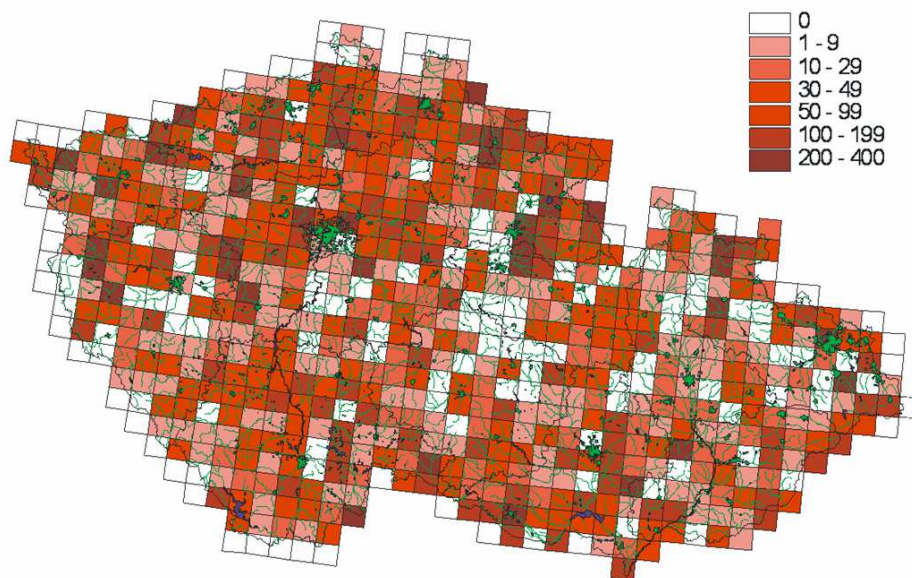
Použitím výsledných modelů pro predikování polí s vysokou druhovou bohatostí pavouků pomocí biotopových modelů jsem se dopracoval k následujícím výsledkům.

Skupina s kontrolou. Po zpracování biotopových proměnných jsem opět došel k rozdílným výsledkům pro každou úroveň. U *dobrych čtverců* (Mapa 3) je patrné, že nejvíce druhů by mělo být ve středních Čechách a v několika rozptýlených mapových polích na západě a jihu Čech a na jižní a jihovýchodní Moravě. Mapka pro *všechny čtverce* (Mapa 4) ukazuje již jasněji pravděpodobnou větší hojnost druhů v severozápadních, středních a jižních Čechách a na jižní a jihovýchodní Moravě. Několik druhově bohatých míst je podle mapky i na severní Moravě a na Karvinsku.

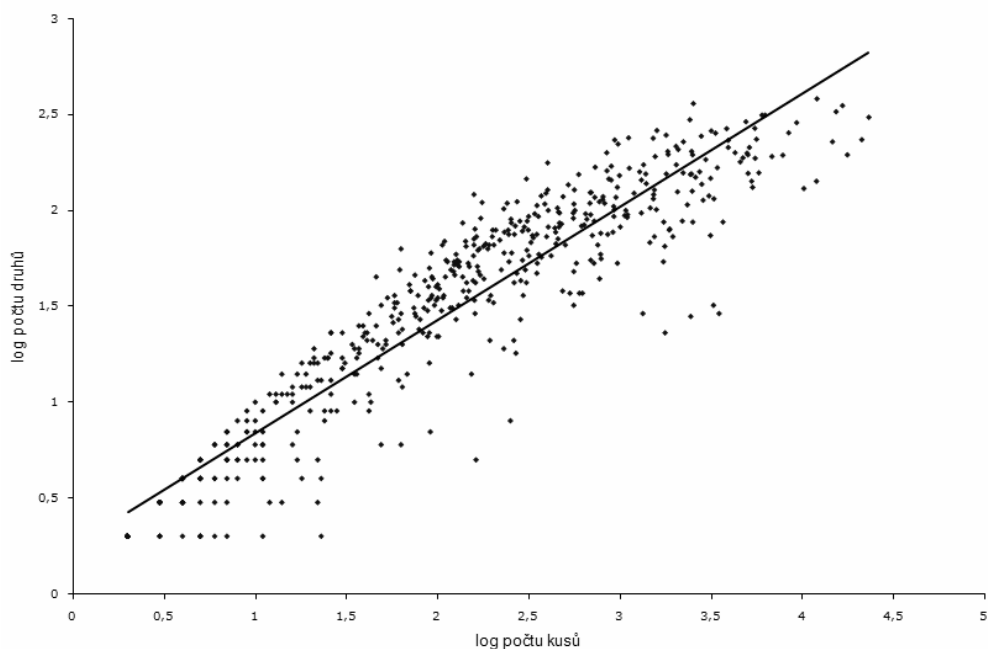
Skupina bez kontroly. Pro obě úrovně se bohužel při použití všech biotopových proměnných nevykreslil žádný čtverec.



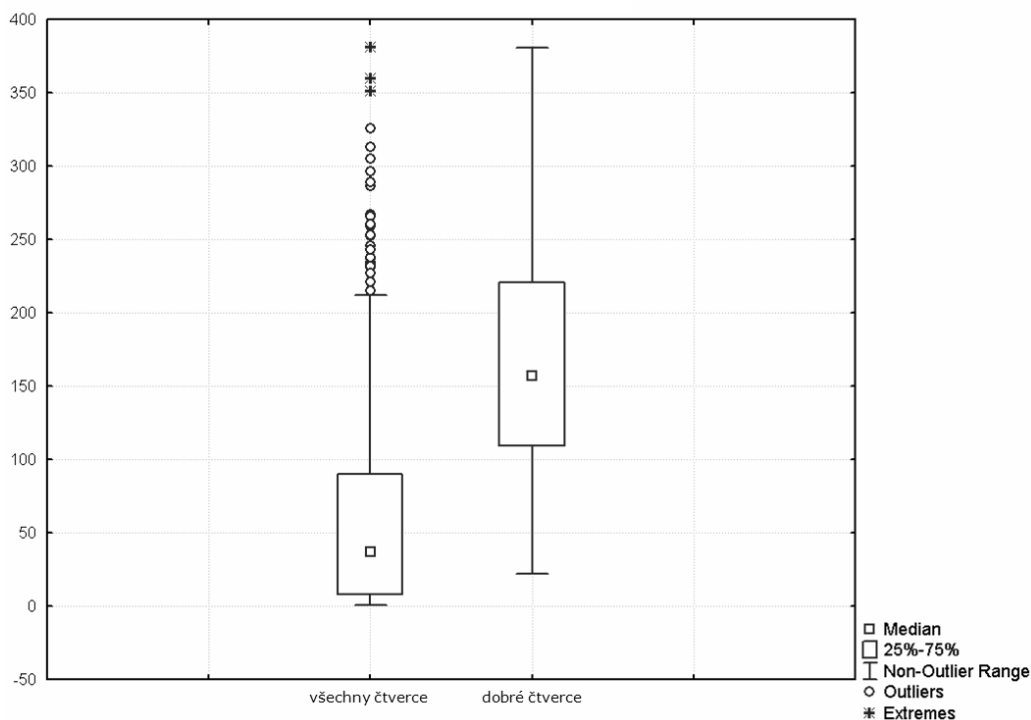
Mapa 1. Počet záznamů pavouků na každé mapové pole (celkem 494 012 záznamů, průměr_{pole} = 888.51 (SE = 99.62), medián = 124).



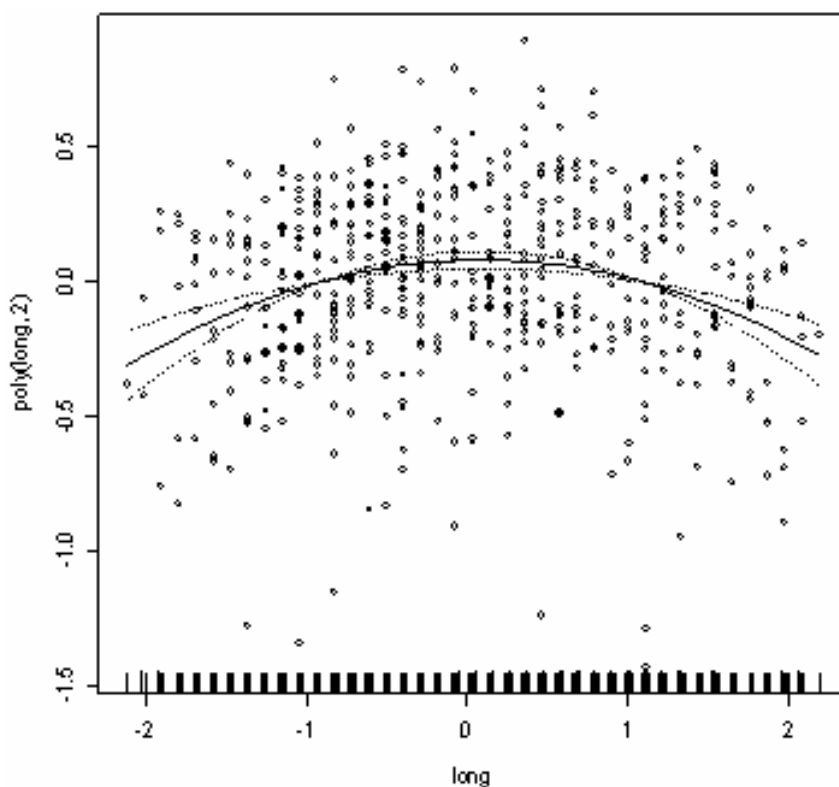
Mapa 2. Počty druhů pavouků na každé mapové pole.



Graf 1. Závislost \log_{10} druhové početnosti pavouků na \log_{10} počtu kusů pavouků ve všech 536 čtvercích mapové sítě ($b = 0.59$, $F_{1,534} = 3912.4$, $p < 0.0001$, $R^2 = 0.88$).



Graf 2. Krabicový diagram ukazující vyrovnanost dat vlevo ve *všech* čtvercích (průměr = 62.95 (\pm 35.66 SD), medián = 37) a vpravo v *dobrých* čtvercích (průměr = 168.45 (\pm 39.85 SD), medián = 157). Vlevo je patrná značná nevyrovnanost dat.



Graf 3. Diagram konvexního polynomiálního vztahu k zeměpisné délce vyvolaný funkcí *plot.gam* v programu R (z obdenných diagramů jsem odečítal koeficienty pro vykreslování modelů do mapek).

Tabulka 2. Výsledky regresních modelů skupiny s kontrolou pro data z dobrých čtverců proti environmentálním vysvětlujícím proměnným^a.

model	log druhu	df _#	Cp _x	D ² _§	p
Null	~ +1	99	100.63	-	-
Log kusu	~ lkusu	1. 98	83.31	19.1	****
Zeměpis	~ lkusu -JIH -ALTMAX +(JIH*ALTMAX) -(VYCHOD) ²	6. 93	80.87	9.9 (12.2)	*
Biotopy	~ lkusu +SMIS +SADY	3. 96	76.97	9.1 (11.2)	**
KLIMA	-	-	-	-	N. S.
Heterogenita	-	-	-	-	N. S.
Best	~ lkusu +SMIS -(VYCHOD) ² +SADY +ZELEN +MOCALY +URBAN +SKALY	9. 90	69.54	23.4 (28.9)	***

* < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001; **** < 0,0001

^a zobecněné lineární modely (GLM) s gaussovou distribucí

[#] počet stupňů volnosti, dopočet pro model: Null

^x hodnota Cp statistiky

[§] residuální deviance pro model: Null, v závorkách jsou % vysvětlené variability pro model: Log kusu

Tabulka 3. Výsledky regresních modelů skupiny s kontrolou pro data ze všech čtverců proti environmentálním vysvětlujícím proměnným_a.

model	log druhu	df#	Cp _x	D ² _§	p
Null	~ +1	535	535.24	–	–
Log kusu	~ lkusu	1. 53	64.74	88.0	****
Zeměpis	~ lkusu +JIH –VYCHOD +ALTMAX +(JIH*VYCHOD) +(JIH*ALTMAX) –(JIH) ² –(VYCHOD) ²	8. 53	61.72	0.9 (7.1)	****
Biotopy	~ lkusu +LIST +ZELEN –KROVI	4. 53	63.32	0.4 (3.3)	***
KLIMA	~ lkusu +KLIMA	2. 53	63.25	0.3 (2.7)	***
Heterogenita	–	–	–	–	N. S.
Best	~ lkusu +KLIMA +ZELEN –(VYCHOD) ² ±(JIH) ² –POLE +LIST –KROVI –VODY	11. 52	60.12	1.3 (10.5)	****

* < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001; **** < 0,0001

a zobecněné lineární modely (GLM) s gaussovou distribucí

počet stupňů volnosti, dopočet pro model: Null

x hodnota Cp statistiky

§ residuální deviance pro model: Null, v závorkách jsou % vysvětlené variability pro model: Log kusu

Tabulka 4. Výsledky regresních modelů skupiny bez kontroly pro data z dobrých čtverců proti environmentálním vysvětlujícím proměnným_a.

model	log druhu	df#	Cp _x	D ² _§	p
Null	~ +1	99	100.92	–	–
Zeměpis	–	–	–	–	N. S.
Biotopy	~ +1 +LIST +SMIS +ZELEN +URBAN –STAVBY +VRESY +MOCALY +SADY	91	93.05	0.22	**
KLIMA	–	–	–	–	N. S.
Heterogenita	–	–	–	–	N. S.
Best	~ +SMIS +VODY –JIH –STAVBY +URBAN +LIST	93	87.57	0.23	***

* < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001; **** < 0,0001

a zobecněné lineární modely (GLM) s gaussovou distribucí

počet stupňů volnosti, dopočet pro model: Null

x hodnota Cp statistiky

§ residuální deviance pro model: Null

Tabulka 5. Výsledky regresních modelů skupiny bez kontroly pro data ze všech čtverců proti environmentálním vysvětlujícím proměnným_a.

model	log druhu	df#	Cp _x	D ² _§	p
Null	~ +1	535	536.90	-	-
Zeměpis	~ +1 -JIH -VYCHOD +(JIH*VYCHOD) -(VYCHOD) ² +(ALTMAX) ²	529	516.84	0.06	****
Biotopy	~ +1 +LIST +JEHL +SMIS +REKY +ZELEN +URBAN -SURBAN +STAVBY +VRESY +SKALY +MOCALY	524	482.09	0.14	****
KLIMA	-	-	-	-	N. S.
Heterogenita	~ +1 +ROZDIL	534	531.32	0.01	**
Best	~ -(VYCHOD) ² -POLE +STAVBY +REKY +SKALY -(JIH) ² +LIST +MOCALY +VRESY +ZELEN +URBAN +KLIMA +ALTMAX	520	449.44	0.21	****

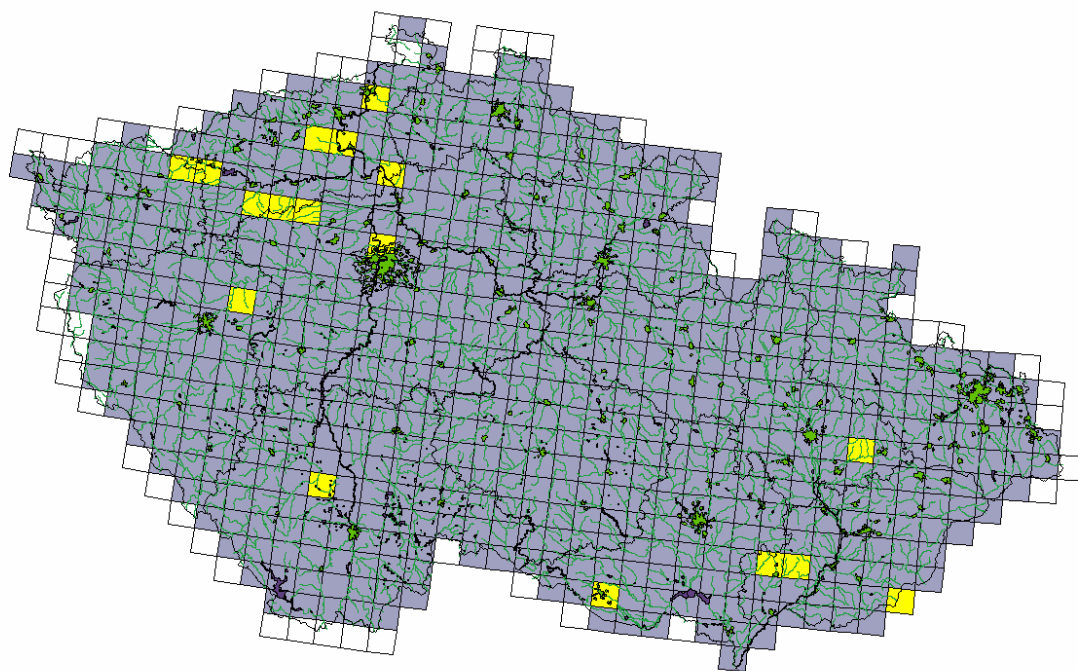
* < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001; **** < 0,0001

a zobecněné lineární modely (GLM) s gaussovou distribucí

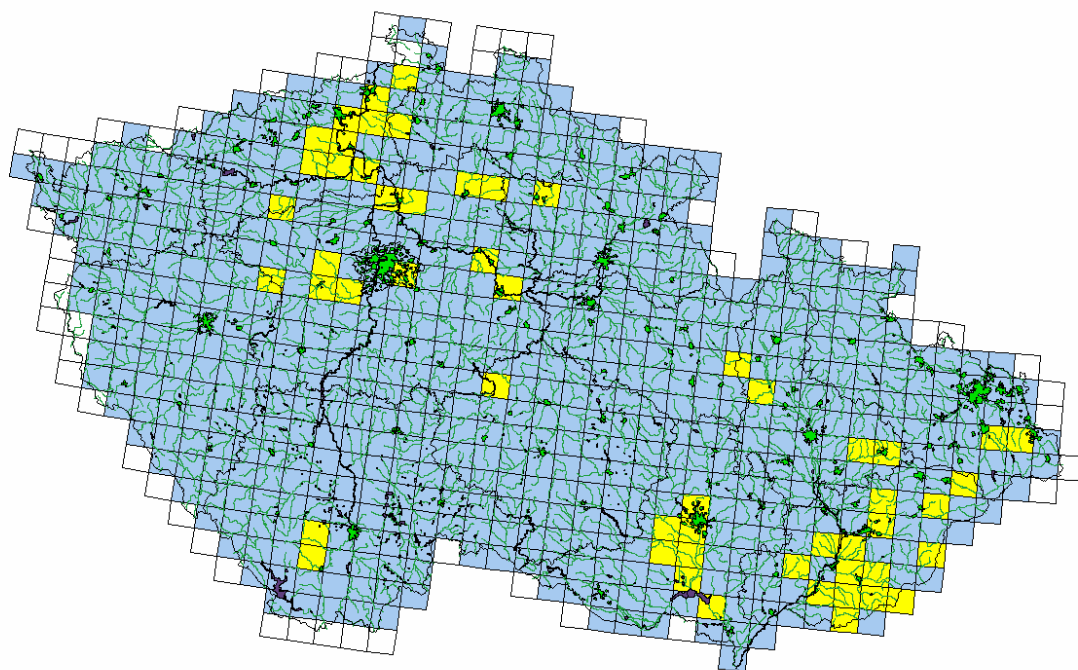
počet stupňů volnosti, dopočet pro model: Null

x hodnota Cp statistiky

§ residuální deviance pro model: Null



Mapa 3. Predikce druhově nejbohatších polí (žlutě) vypočítaných z biotopového modelu *skupiny s kontrolou z dobrých čtverců*.



Mapa 4. Predikce druhově nejbohatších polí (žlutě) vypočítaných z biotopového modelu *skupiny s kontrolou ze všech čtverců*.

DISKUSE

Co z modelů vyšlo

U obou skupin dat měly výsledné modely různé proměnné, ale v některých se přece jenom shodovaly.

U skupiny s kontrolou nepřekvapuje, že pro *dobré* i *všechny čtverce* byla nejvíce vysvětlující proměnnou jejich prosbírání. Obě úrovně si byly také částečně podobné v obsahu některých modelů. V zeměpisných modelech měl u obou kladný vliv na početnost součin zeměpisné šířky a maximální nadmořské výšky a naopak záporný vliv měl polynomiální vztah k zeměpisné délce. U nejlepších modelů byl také pro obě úrovně zjištěn tento záporný polynomiální vztah.

Z mapek pro *všechny čtverce* je patrné, že oblasti největší druhové diverzity se kryjí s oblastmi Českého a Panonského termofytika, což jsou oblasti obecně na druhy dosti bohaté. Mapky pro *dobré čtverce* ukazovali podivné výsledky, jejichž zdůvodnění je obsahem následující kapitoly.

Pro skupinu bez kontroly platí, že obě úrovně se dost shodovaly v proměnných biotopových modelů. Konkrétně zde byly zjištěny kladné vlivy listnatých lesů, smíšených lesů, rozptýlené zeleně, urbánních biotopů, vřesovišť a močálů a rašelinišť.

Oproti předchozí skupině se zde mapky pro žádný biotopový model vůbec nepodařilo vykreslit. Důvodem bylo překvapivě právě to, že modely této skupiny nebyly kontrolovány na počet záznamů, tedy na stupeň prosbírání toho kterého čtverce.

Nejčastější proměnnou obsaženou ve všech 4 úrovních byla rozptýlená zeleň (vždy s kladným efektem). Ve 3 úrovních byly častými prediktory s kladným vlivem listnaté a smíšené lesy. Záporný efekt měl u 3 úrovní také polynomiální vztah k zeměpisné délce.

Zhodnocení pro práci s neúplnými atlasy

I když je vysvětlená variabilita v modelech tak nízká, jsou modely schopny najít oblasti s velkým počtem druhů. Ovšem toto platí jen pod podmínkou, že vycházejí ze všech údajů, což je obvyklé (např. Peterson & Martinez-Meyer 2007). Přestože někteří autoři doporučují pracovat jen s dobrými poli (např. Telfer et al. 2002), moje výsledné modely úrovně *dobrých čtverců* neoplývaly velkou schopností predikce a spíše měly tendenci generovat nesmyslné údaje.

Důvodem je skutečnost, že pokud konstruujeme regrese a v množině dat hledáme signál, máme práci ztíženou tím, že data zároveň obsahují i šum. Uvažujme obecnou rovnici lineární regrese:

$$Y \sim b + \underline{a} x + \text{Error}$$

Přibývá-li dat, tak pokud obsahují nějaký signál \underline{a} , pak tento ve větších datech posilujeme – samozřejmě spolu se šumem. Pokud ale předem vyčlením část dat (s předpokladem, že jsou z větší části šum), aniž bych věděl, které to jsou (s ohledem na signál/šum), riskuji, že ztratím větší či menší podíl signálních dat za určitého nárůstu dat šumových. Situace je např. obdobou debat o vhodnosti různých znaků ve fylogenetické analýze (např. Zrzavý 1997) – jestliže předem nevím, co je signál a co šum, neměl bych žádná data vyhazovat.

Zatímco modely druhového bohatství obsahovaly koproměnnou na prosbírnost (*Ikusu*), tak mapky již jsou jen z environmentálních proměnných po odfiltrování šumu. I když samotné environmentální proměnné vysvětlily velmi málo variability, tak i přesto dávaly mapky vytvořené ze *skupiny s kontrolou* biologicky smysluplný obraz. Toto ale, jak se zdá, platilo, jen když bylo použito *všech čtverců*. Při použití *dobrých čtverců*, kde se pracovalo na mnohem menší vysvětlené variabilitě, nedávaly výsledky smysl.

Hodnota síťových map

Rozsáhlé síťové atlasy nejsou jen pouhou sbírkou faunistických dat terénních biologů, jsou také velice nápomocny k pochopení mnohých vztahů, týkající se mimo jiné vnitrodruhových a mezidruhových rozdílů v početnosti různých druhů

organismů, jejich populační hustoty a rozšíření, časoprostorového kolísání populací i rozdílů v druhovém bohatství. Díky těmto zásadním jevům se také mohla plně rozvíjet makroekologie, která je velmi důležitá pro porozumění mnoha různých skutečností. K tomu, aby se podařilo interpretovat jakékoli závěry, je ale potřeba data vhodně zpracovat. Ale při dnešní úrovni poznání, dalo by se říct, již nemá smysl data takovýchto atlasů vyhodnocovat, protože většina poznatků takových analýz je již známa a tudíž je možno snadno dohledat v dostupných literárních zdrojích.

Důležitost síťových map mimo jiné spočívá v prostém monitorování výskytu různých druhů rostlin i živočichů. Pomocí takovýchto údajů je možné posoudit stupeň ohrožení konkrétních druhů a lze pak účinněji zareagovat náležitým opatřením, třeba ochranou zranitelného druhu nebo celého jeho stanoviště. Neustále vznikající síťové atlasy, mapy i celé databáze jsou tak cennou pomůckou ochrany přírody a v ní zainteresovaných lidí. A nejen jich.

ZÁVĚR

Druhová bohatost pavouků podle očekávání stoupala s počtem záznamů, tj. s prosbírností. Ze zeměpisných proměnných je nejvíce zastoupenou proměnnou polynomiální vztah k zeměpisné délce se záporným vlivem na diverzitu. U modelů biotopových má kladný vliv na vysvětlenou variabilitu přítomnost rozptýlené zeleně, jakož i listnatých a smíšených lesů. U nejlepších modelů se účastní všechny výše jmenované prediktory. Po aplikaci biotopových modelů jako prediktorů druhově nejbohatších polí se ukázalo, že by největší diverzita pavouků měla být v severozápadních a středních Čechách a na jižní Moravě.

Jelikož neúplná data nejsou v analýzách příliš přesvědčivá, nelze než podporovat další faunistické výzkumy a vytvářet co nejvíce dat kompletních.

LITERATURA

Blackburn TM, Gaston KJ (1998) Some methodological issues in macroecology. *The American Naturalist* 151:68–83

Brown JH (1981) Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21:877–888

Brown JH (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago

Brown JH, Maurer BA (1989) Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145–1150

Buchar J (1983) Artenklassifikation der Arachnofauna Bohmens als Mittel zur Bioindikation der Umweltqualität. *Fauna Bohemiae Septentrionalis* 8:119–135

Buchar J, Růžička V (2002) *Catalogue of spiders of the Czech Republic* (ed Merret P). Peres Publishers, Praha

Clarke A, Gaston KJ (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:2257–2266

Dalgaard P (2002) *Introductory Statistics with R*. Springer

Davies RG, Orme CDL, Storch D, Olson VA, Thomas GH, Ross SG, Ding TS, Rasmussen PC, Bennett PM, Owens IPF, Blackburn TM, Gaston KJ (2007) Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:1189–1197

Fuller RJ, Gaston KJ, Quine CP (2007) Living on the edge: British and Irish woodland birds in a European context. *Ibis* 149:53–63

Gaston KJ, Blackburn TM (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell, Oxford

Guisan A, Hofer U (2003) Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *Journal of Biogeography* 30:1233–1243

Guo Q, Ricklefs RE (2000) Species richness in plant genera disjunct between temperate eastern Asia and North America. *Botanical Journal of the Linnean Society*

134:401–423

Choi SW (2006) Patterns of species description and species richness of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) on the Korean peninsula. *Zoological Science* 23:155–160

Jetz W, Rahbek C (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *The Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98:5661–5666

Jetz W, Rahbek C (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* 297:1548–1551

Keil P, Konvička M (2005) Local species richness of Central European hoverflies (Diptera: Syrphidae): a lesson taught by local faunal lists. *Diversity and Distributions* 11:417–426

Konvička M, Fric Z, Beneš J (2006) Butterfly extinctions in European states: do socioeconomic conditions matter more than physical geography? *Global Ecology and Biogeography* 15:82–92

Lund MP, Rahbek C (2002) Cross-taxon congruence in complementarity and conservation of temperate biodiversity. *Animal Conservation* 5:163–171

Moser D, Dullinger S, Englisch T, Niklfeld H, Plutzer C, Sauberer N, Zechmeister HG, Grabherr G (2005) Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography* 32:1117–1127

Orme CDL, Davies RG, Olson VA, Thomas GH, Ding TS, Rasmussen PC, Ridgely RS, Stattersfield AJ, Bennett PM, Owens IPF, Blackburn TM, Gaston KJ (2006) Global patterns of geographic range size in birds. *Plos Biology* 4:1276–1283

Pearce JL, Venier LA (2006) The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators* 6:780–793

Pearson CV, Dyer LA (2006) Trophic diversity in two grassland ecosystems. *Journal of Insect Science* 6:25

Peterson AT, Martinez-Meyer E (2007) Geographic evaluation of conservation status of African forest squirrels (Sciuridae) considering land use change and climate change: the importance of point data. *Biodiversity and Conservation* 16:3939–3950

Qian H, Fridley JD, Palmer MW (2007) The latitudinal gradient of species-area relationships for vascular plants of North America. *American Naturalist* 170:690–701

Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge

Sharrock JTR (1976) *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. T & AD Poyser, London

Storch D, Konvička M, Beneš J, Martinková J, Gaston KJ (2003) Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography* 30:1195–1205

Storch D, Sizing AL, Gaston KJ (2003) Geometry of the species-area relationship in central European birds: testing the mechanism. *Journal of Animal Ecology* 72:509–519

Telfer MG, Preston CD, Rothery P (2002) A general method for measuring relative change in range size from biological atlas data. *Biological Conservation* 107:99–109

Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, Preston CD, Greenwood JJD, Asher J, Fox R, Clarke RT, Lawton JH (2004) Comparative losses of British butterflies, birds and plants and the global extinction crisis. *Science* 303:1879–1881

Tognelli MF, Kelt DA (2004) Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography* 27:427–436

Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach GC, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between net primary productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:257–300

Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453–470

Wright DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41:496–506

Wright DH, Currie DJ, Maurer BA (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: *Species diversity in ecological communities* (eds Ricklefs RE, Schluter D). University of Chicago Press, Chicago

Zintzaras E, Tsitsipis JA (2003) Centaur database: an information system for aphid surveys and pest control. *Journal of Applied Entomology* 127:534–539

Zrzavy J (1997) Phylogenetics and ecology: all characters should be included in the cladistic analysis. *Oikos* 80:186–192