

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Funkční diverzita ptačích společenstev na ostrovech
Océánie**

Bakalářská práce

Adéla Kotounová

Školitelka: Mgr. Kateřina Sam, PhD., Biologické centrum AV ČR

České Budějovice 2017

Kotounová A., 2017: Funkční diverzita ptačích společenstev na ostrovech Oceánie. [Functional diversity of bird communities on the islands of Oceania. Bc. Thesis, in Czech.] – 53 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Abstract:

Functional diversity is important part of biodiversity. It describes how organisms influence environment and how organisms respond to changes in the environment. First, I reviewed current knowledge, because the research of functional diversity accumulates exponentially, and new indexes appear quickly. The functional diversity is mostly calculated for plant communities, for which we have majority of available information. These are nowadays the most available information. To fill knowledge gaps, I aimed to describe the functional diversity of bird communities on the islands of Oceania.

Prohlášení:

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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 práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích

Datum:

Podpis:

Adéla Kotounová

Poděkování:

Nejprve bych chtěla poděkovat prof. RNDr. Janu Lepšovi, CSc. a Francescu de Bellovi za jejich odborné rady a konzultace. Dále bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Kateřině Sam, PhD. za odborné vedení, věcné připomínky, vstřícnost při konzultacích a pomoc při vypracování bakalářské práce. Velký dík také patří mé rodině a přátelům, kteří mě po celou dobu studia podporovali.

Obsah

Teoretická část.....	1
1 Úvod.....	1
2 Funkční diverzita	1
3 Funkční charakteristiky	2
4 Výběr a příprava funkčních charakteristik	3
5 Funkční charakteristiky pro studium ptačích společenstev	5
6 Další úpravy dat.....	10
7 Měření funkční diverzity	11
8 Nespojité způsoby měření funkční diverzity	11
9 Spojité způsoby měření funkční diverzity	12
9.1 Funkční bohatost (<i>Functional Richness – FR</i>).....	12
9.2 Funkční vyrovnanost (<i>Functional Evenness - FE</i>).....	15
9.3 Funkční rozdílnost (<i>Functional Divergence - FD</i>).....	16
10 Závěr teoretické části.....	19
PRAKTICKÁ ČÁST	20
11 Úvod.....	20
12 Materiál a metodika.....	21
12.1 Získávané funkční charakteristiky.....	22
13 Výsledky.....	30
14 Diskuze.....	38
15 Závěr.....	44
16 Přílohy	45
17 Literatura	47

Teoretická část

1 Úvod

Živá příroda okolo nás vykazuje neskutečnou diverzitu, nebo-li biodiverzitu. Pod pojmem biodiverzita rozumíme rozmanitost na různých úrovních - genetické, populační či druhové. Důležitým aspektem biodiverzity je i funkční diverzita (Tilman 2001). Funkční diverzita je často nedocenená a je jí v literatuře věnována mnohem menší pozornost, přestože se zdá být klíčovým aspektem určujícím fungování ekosystémů a ovlivňuje je větší měrou než samotná druhová bohatost. V posledních dekádách však výzkum funkční diverzity pokročil mílovými kroky, a počet publikací se rapidně akumuluje.

Historicky byla funkční diverzita využívána k řešení dvou hlavních otázek (a) jak organismy ovlivňují ekosystém a (b) jak organismy reagují na změnu prostředí (Hooper a kol. 2002). V dnešní době se aplikace značně rozšířily na výzkum toho, jak se společenstva utvářejí (Diaz a kol. 1998, Kraft a kol. 2008, Cornwell a Ackerly 2009), na to jaké jsou strategie organismů při vyrovnávání se s extrémními podmínkami (Raunkiaer 1934, Grime 1974, Westoby 1998, Lavergne a kol. 2003, Golodets a kol. 2009), a na mezidruhovou kompetici (Grime 1973) a ochranu přírody (Petchey a Gaston 2002).

Ve své práci jsem se pokusila shrnout poznatky o obecných aspektech dané problematiky a zaměřila se na definice a charakteristiky funkční diverzity, způsoby měření funkční diverzity a metodické přístupy. V teoretické části jsem se více zaměřila na funkční charakteristiky ptáků spíše než rostlin. V praktické části bakalářské práce jsem se pak zaměřila na vlastní výpočet funkční diverzity ptačích společenstev na ostrovech Oceánie.

2 Funkční diverzita

V současné době je možné v literatuře najít mnoho definicí **funkční diverzity** (*Functional Diversity - FD*). Funkční diverzita je složkou biodiverzity, která se zabývá tím, co organismy ve společenství a v ekosystému dělají (Petchey a Gaston 2006), tj. jejich funkcí. Pod pojmem funkční diverzita tak rozumíme (1) funkční rozmanitost společenstev (Tesfaye a kol. 2003), (2) počet funkčních skupin organismů ve společenství (Díaz a Cabido 1997), (3) hodnotu a rozsah funkčních charakteristik organismů přítomných v ekosystému (Owen L. Petchey 2002)

a konečně (4) *FD* může být také definována jako počet, typ a rozsah hodnot funkcí uskutečňovaných organismy, které ovlivňují fungování ekosystému. Tento poslední pojem je však často používán bez jakékoli definice nebo odkazu na definici (Petchey a Gaston 2006). V ekosystému nebo společenství může být funkční diverzitou popisováno několik různých aspektů, jako je složitost potravních sítí, různorodostí ve funkčních znacích a v počtu přítomných funkčních skupin (Mason 2005, Laureto a kol. 2015). Všechny organismy přítomné v ekosystému mají určité vlastnosti, kterými ovlivňují jeden nebo více aspektů fungování ekosystému. Těmto vlastnostem se pro potřeby měření funkční diverzity říká funkční charakteristiky nebo znaky (Tilman 2001).

3 Funkční charakteristiky

Funkční charakteristiky (znaky) jsou charakteristické vlastnosti jednotlivých druhů, které jsou specifické pro ovlivňování fungování ekosystému a jsou relevantní ve vztahu k životnímu prostředí. Funkčním znakem je tedy myšlena určitá vlastnost nebo fenotypový znak druhu, který se přímo týká procesů v ekosystému (Naeem a Wright 2003). Vybrat tyto znaky může být velmi obtížné a záleží tedy na vědeckých otázkách, které jsou v dané studii pokládány (Laureto a kol. 2015). Při studiu funkční diverzity je velmi důležité právě zaměření se na výběr vhodných znaků, jejich počet a typ (Petchey a Gaston 2006). Při použití několika málo znaků může jeden z nich vést ke zvýšení funkční druhové jedinečnosti, zatímco když použijeme více znaků, pak jeden bude zvyšovat pravděpodobnost zaznamenání redundance druhů (Laureto a kol. 2015). Potřebné znalosti ke stanovení určitých znaků jsou to, (1) jak konkrétní organismus interaguje s prostředím a ostatními organismy a také to, (2) jak se znak mění v rámci ekologických gradientů. Tyto znalosti lze získat z různých zdrojů, např. z odborné literatury, pozorovacími nebo experimentálními studiemi. V praxi to bohužel často vypadá, tak že máme k dispozici malé množství velmi kvalitních informací nebo naopak velké množství informací, které už tak kvalitní nejsou. Příkladem velmi kvalitních informací jsou přímé informace o využívání zdrojů (Petchey a Gaston 2006). Příklady funkčních charakteristik mohou být velikost listů, velikost semen, typ fotosyntézy, odolnost vůči herbivornímu okusu, atd. u rostlin nebo velikost těla, velikost vajec, způsob přijímání potravy, typ potravy, počet mláďat ve vrhu atd. u živočichů. Hodnota funkčních charakteristik definuje jejich přítomnost (či absenci) a relativní početnost ve studovaném společenství. Rozsah funkčních charakteristik definuje jejich extrémní hodnoty (Díaz a Cabido 2001).

4 Výběr a příprava funkčních charakteristik

Funkční charakteristiky můžeme rozdělit na dva typy: spojité a nespojité (tj. kategorické). Každý z těchto typů se vyhodnocuje jiným způsobem. Jak již bylo řečeno výše, nejdůležitějším aspektem je správný výběr funkčních charakteristik, které jsou důležité pro funkci ekosystému a eliminace nevhodných charakteristik přinášejících pouze nadbytečně informace pro studovaný problém. Čím lépe je definován studovaný problém, tím snáze lze identifikovat správné funkční charakteristiky. Prakticky je téměř nemožné zajistit, že výběr nebude subjektivní a ovlivněn spíše dostupnými charakteristikami než jejich skutečnou potřebností (Naeem a Wright 2003). Nejistota při identifikaci vhodných charakteristik poukazuje na to, že by se s nimi mělo zacházet spíše jako s hypotézami a jejich potřebnost testovat (Mason a kol. 2003, Petchey a kol. 2004). Nicméně, potřebné testy jsou stále ještě vyvíjeny a v praxi se s nimi setkáme velmi zřídka (Petchey a Gaston 2006). Pro studium interakcí mezi druhy a jejich funkcí je nutné mít informace nejen o interakcích mezi jednotlivými organismy, ale i mezi organismy a gradientem prostředí (Petchey a Gaston 2006).

Pro potřeby organismů se za důležité považují behaviorální charakteristiky (tj. to jak a jakou potravu hledá organismus). Charakteristiky toho jakou potravu organismus hledá, jsou specificky důležité proto, abychom zjistili, jak organismus bude reagovat na případnou změnu životních podmínek (např. vymizení potravy) (Luck a kol. 2012, Luck a kol. 2013). V tomto ohledu se funkční znaky pro živočichy diametrálně liší od funkčních znaků rostlin, které jsou spíše morfologické, fenologické a nikdy ne behaviorální (Luck a kol. 2012). Vzhledem k tomu, jak složité je sbírání behaviorálních dat, autoři studií zabývajících se živočichy doporučují z praktického hlediska spíše studovat dostupnou literaturu a sesbírat co nejvíce behaviorálních znaků, spíše než vyjít do terénu a měření jednotlivých druhů opakovaně (Luck a kol. 2012). Toto doporučení pro živočichy se tedy zdá být přímo v rozporu s doporučeními pro sběr funkčních dat pro rostliny.

Počet funkčních charakteristik stejně tak jako korelace mezi nimi může změnit míru redundance, kterou společenstvo vykazuje. Větší množství charakteristik často vytváří méně redundantní společenstva (protože funkční diverzita je citlivá na změnu druhové bohatosti) a

méně funkčních znaků často vytváří redundantnější společenstva (změny v druhové bohatosti mají menší efekt na funkční diverzitu) (Petchey 2002, Laureto a kol. 2015).

Při získávání funkčních charakteristik je potřebné mít spíše menší počet kvalitních charakteristik, než velký počet charakteristik nekvalitních. Nejlepší je získávat charakteristiky přímým pozorováním (Holmes a kol. 1979). Otázkou bývá, jestli je potřebné postihnout variabilitu individuí daného druhu nebo jestli je průměrná hodnota pro druh dostačující. Variabilitu v rámci druhů lze postihnout klasifikováním do věkových či velikostních tříd či rozdělením dat na základě pohlaví. Ve mnou zkoumaných pracích zabývajících se ptačími společenstvy jsem se ani jednou nesetkala s vyjadřováním variability v rámci druhu.

Pro kombinaci různých funkčních znaků do jednoho indexu funkční diverzity potřebujeme nejdříve dostat všechna data na porovnatelnou škálu. To znamená, že potřebujeme proceduru, která by nám umožnila porovnat váhu těla, délku křídla, počet vajec i velikost areálu rozšíření ptačích druhů. Tento úkol bývá často řešen také při mnohorozměrných analýzách (Lepš a Šmilauer 2003), kde se nejčastěji využívá transformace dat (např. logaritmování) nebo standardizace. Logaritmování má nicméně při výpočtu funkční diverzity několik nevýhod, na které narážíme při absenci znaku (nulu nelze logaritmovat a přidání byt' malé hodnoty může při výpočtu funkčního prostoru dělat problémy), potřebě logaritmovat fenologická data či poměry stabilních izotopů (Lepš a kol. 2006).

Běžněji používanou úpravou je proto standardizace kvantitativních hodnot funkčních charakteristik (Lepš a kol. 2006). Při standardizaci získají dané charakteristiky průměrnou hodnotu nula a směrodatnou odchylku (SD) rovnu jedné (Petchey a Gaston 2006). Měli bychom si být nicméně vědomi toho, že standardizace je závislá na velikosti společenstva se, kterým pracujeme (tj. přidáním nových druhů do společenstva se změní i naše výpočty).

Dalším důležitým krokem přípravy dat je objektivní vážení jednotlivých funkčních charakteristik (Petchey a Gaston 2006). Pokud bychom například měřili 10 morfologických znaků, tři behaviorální a pouze jeden fyziologický, dávali bychom vlastně větší váhu morfologickým znakům oproti znakům z dalších dvou skupin. V tomto případě by bylo vhodné snížit důležitost některých z morfologických znaků (Petchey a Gaston 2006). Dalším příkladem může být „fuzzy“ nebo-li „dummy“ kódování, kdy je jedna funkční charakteristika rozkódována do několika samostatných faktorů, u nichž je opět nutné snížit váhu. Pokud jsou nicméně funkční charakteristiky korelované, je lepší některé z nich vyloučit spíše než je podvážit (Francesco de Bello, osobní konzultace). Vhodným případem pro nutné vážení je ale

například situace, kdy máme dvě charakteristiky, u kterých jsme si vědomi závislosti, ale potřebujeme či chceme je zachovat při výpočtu obě. Příkladem pro může být situace, kdy máme k dispozici velmi jemné škálování určité funkční charakteristiky, ale zároveň víme, že bychom toto škálování mohli převést i na hrubší škálu. V praxi je pak vhodné zachovat obě proměnné a přiřadit každé z nich poloviční váhu (Jan Lepš, osobní konzultace).

5 Funkční charakteristiky pro studium ptačích společenstev

V předešlých studiích zabývajících se funkční diverzitou u ptačích společenstev se objevila celá řada funkčních charakteristik. Některé dostupné práce, jejich autory a jimi použité funkční charakteristiky jsem shrnula v Tab. I. Z mého souhrnu je zřejmé, že funkční diverzita ptačích společenstev se v praxi často počítá z funkčních charakteristik jako je váha těla, několik behaviorálních charakteristik týkajících se příjmu potravy, způsobu rozmnožování a zřídka i charakteristik toho, jak druh vypadá.

Tab. I: Souhrn funkčních znaků používaných při výpočtu funkční diverzity ptačích společenstev.

Studie	Typ charakteristik	Funkční znak	Škálování
FD package příkladová data (Anonymous 2015)	Morfologické	Váha	g
		Délka těla	cm
	Behaviorální	Potravní specializace	5 guild
		Typ potravy 1	7 faktorů
		Typ potravy 2	8 faktorů
		Typ potravy 3	9 faktorů
		Typ potravy 4	10 faktorů
		Místo hledání potravy	6 faktorů
		Výška hledání potravy	5 faktorů
	Migrace	ano/ne	
Fenotypové	Barva těla	47 barev	
	Druhá barva těla	47 barev nebo Ne	
Luck a kol. 2012, Luck a kol. 2013	Morfologické	Váha	g
		Rozpětí křídel	pouze pro roznašeče semen
	Behaviorální	Funkce	opylovač/insektivor/roznašeč semen
		Habitat	faktor, neznámý počet
Sitters a kol. 2016a, Sitters a kol. 2016b	Morfologické	Váha	g
	Behaviorální	Potravní specializace	10 guild
		Místo hledání potravy	10 faktorů
		Substrát hledání potravy	10 faktorů
		Typ hnízda	11 faktorů
Velikost snůšky	počet vajec		
Ding a kol. 2013	Morfologické	Váha	g
	Behaviorální	Potravní specializace	4 guildy
		Způsob hledání potravy	4 způsoby
Schütz a Schulze 2015	Morfologické	Váha	g
		Substrát hledání potravy	4 faktory
	Behaviorální	Způsob hledání potravy	5 způsobů
		Potravní specializace	11 faktorů

Několik autorů studií o funkční diverzitě ptačích společenstev se již pokusilo podobným způsobem shrnout použitelné funkční charakteristiky pro ptačí druhy a stručně shrnuli, jaké funkce mohou dané funkční charakteristiky ve společenstvu či v systému zastávat (Tab. II).

Tab. II: Seznam ptačích charakteristik, které by mohly určovat druhovou odpověď na změny životního prostředí nebo vliv na fungování ekosystému. Dle Luck a kol. (2012).

Funkční znaky	Příklady jejich funkce
Morfologické	
Morfologie zobáku (např. délka, tvar, tloušťka)	Ovlivňuje efektivnost opylení, manipulace s plody a semeny, typ a určení polohy konzumované potravy.
Šířka rozevírání	Určuje velikost semen, které mohou být konzumovány a rozptýleny, a velikost dalších složek potravy (např. bezobratlí).
Morfologie křídla (např. rozpětí, tvar, zatížení, poměr mezi rozpětím a váhou těla)	Spojený s pohybovou kapacitou (např. lokální přelety, status rozšíření a migrace), který ovlivňuje využití zdroje, rozšíření semen a koloběh živin, a schopnost reakce na změny životního prostředí, které narušují krajinnou konektivitu nebo snižují hustotu zdrojů.
Tarsus/délka nohy	Může ovlivňovat potravní chování (např. kde v pobřežních oblastech brodiví ptáci hledají potravu) a tudíž i regulaci škůdců a koloběh živin.
Morfologie nohy (např. velikost a tvar)	Může ovlivňovat potravní chování (např. schopnost vodních ptáků potápět se) a v malém měřítku koloběh živin (např. hrabání v zemi, spojené s obracením půdy).
Velikost těla	Silně se vztahuje k celé řadě dalších znaků u ptáků, včetně metabolismu, potravního chování, dlouhověkosti a velikosti rozsahu domovského areálu.
Tvar těla	Může se týkat např. regulace škůdců zastrašováním (např. siluety dravců mohou změnit potravní chování malých obratlovců a snížit poškození škůdců na úrodě).

Opeření (barva/vzor)	Ovlivňuje estetický vzhled a může zvýšit atraktivitu ke kulturním službám jako je pozorování ptáků.
Fyziologické	
Fyziologie trávicího traktu	Střevní retenční čas může ovlivnit úspěch klíčení vyprazdňovat semena; kyselé výměšky v supím žaludku usnadňují krmení na rozkládajícím se odpadu.
Metabolismus (spotřeba energie)	Interaguje například s rostlinami produkující nektar. Ovlivňuje opylovače, aby navštívili kytku rychleji a ovlivnili tak tok genů mezi květinami.
Relativní velikost mozku	Týká se flexibility chování a může odrážet schopnost druhů se adaptovat k neobvyklému prostředí nebo změně životního prostředí (Sol a kol. 2002).
Životní strategie	
Strava (primární strava a rozsah stravy)	Ovlivňuje všechny aspekty potravního chování; ptáci se specializovanou potravou jsou náchylní ke změnám životního prostředí, které jsou často spojené s nedostupností primární potravy.
Potravní chování (např. způsob, substrát, poloha, manipulace a zpracování potravy)	Dopady všech aspektů zdrojů využívajících ptáky; ptáci se specifickým potravním chováním mohou být ovlivněni změnami životního prostředí (např. spásající dobytek může mít negativní dopad na ptáky hledající si potravu v křovinách) (Martin a Possingham 2005).
Hnízdní chování (např. typ hnízda, poloha, hnízdění - páry vs. kolonie)	Koloniálně hnízdící, mořští ptáci dopravují živiny z mořského do terestrického ekosystému a vytvářejí velké výživové koncentrace v konkrétních místech; ptáci hnízdící v dutinách jsou negativně ovlivněny kácením starých stromů (např. ztráta velkých, dutých stromů).

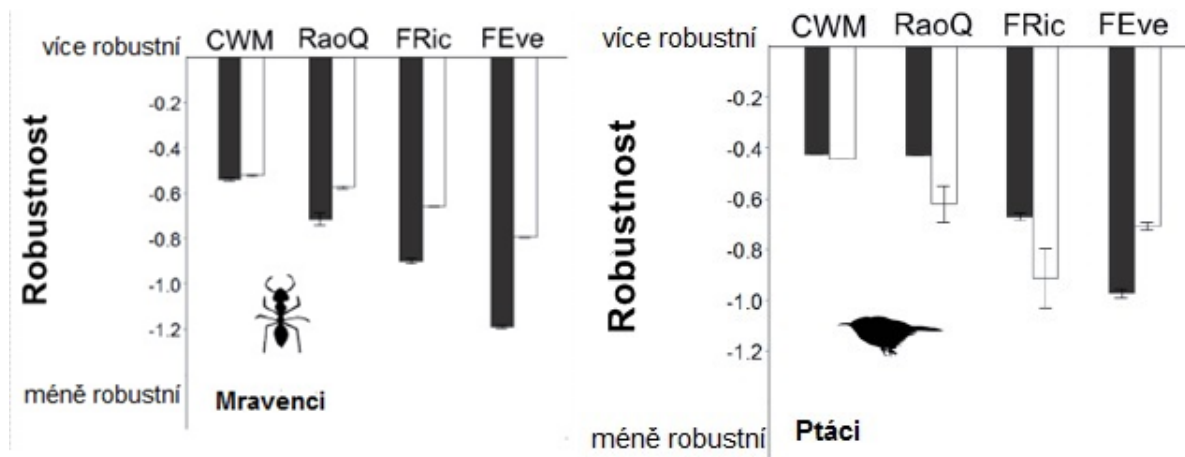
Sociální chování (samotářský, společenský)	Ptáci, kteří tvoří hejna, mohou mít větší vliv na využívání zdrojů (např. regulace přemnožení bezobratlých škůdců); ztráta habitatu a změna mohou narušit sociální dynamiku (např. interteritoriální interakce) kooperativních druhů (Luck 2002).
Pářící chování (např. páry, kooperativní rozmnožování)	Ztráta habitatu a fragmentace může narušit kooperativní rozmnožovací chování některých druhů (Luck 2002, 2003).
Rozmnožovací chování (např. sezónnost, doba prvního rozmnožování, péče o potomky a krmení potomků)	Reprodukce může probíhat ve stejnou dobu jako vývin plodin, přemnožení škůdců k maximalizování příspěvku některých druhů k regulaci škůdců (Mols a Visser 2007); změny klimatu mohou ovlivnit interakce mezi načasováním reprodukce a dostupností potravy (Both a Visser 2005).
Rozmnožovací úsilí (např. velikost snůšky, frekvence rozmnožování, plodnost)	Druhy s nízkou reprodukční rychlostí (např. malá snůška vajec, nepřilíš časté rozmnožování a nízká roční produktivita), a krátké přežívání jsou méně odolné ke změnám životního prostředí; druhy s velkou snůškou vajec a/nebo velkými vejci může být preferovaný pro poskytování jídla (např. pro konzumování vajec od domestikované a divoké drůbeže).
Přežívání (juvenil a dospělec)	Podobné jako rozmnožování.
Délka života	Dlouhá délka života může být pozitivně korelovaná s charakteristikami jako je malá velikost snůšky a nepřilíš časté rozmnožování, což vede ke snížené schopnosti reagovat na změny.
Využívání habitatu (primární habitat a rozsah využitých habitatů)	Určuje, kde budou ptáci vykonávat jejich aktivity; generalisté stanovišť se jeví odolnější ke změnám životního prostředí, protože mají větší možnosti využít habitat.
Velikost rozsahu domovského areálu	Může určovat areál rozšíření jednotlivých aktivit (konkrétně pro teritoriální druhy); ptáci, kteří potřebují zachovat větší domovský areál, mohou být náchylnější k

	úpadku a fragmentaci jejich preferovaného habitatu.
Lokální přelety	Létání během dne ovlivňuje příspěvek k jevům jako je opylování, regulace škůdců a rozptyl semen.
Strategie rozšíření (např. pohybové trasy, vzdálenost, vliv pohlaví)	Kde, kdy a jak daleko ptačí rozšíření může ovlivnit např. rozšíření semen; ptáci s omezenou schopností rozšíření (např. krátké vzdálenosti nebo omezení k určitému vegetačnímu typu) může trpět více ze snížené konektivity krajiny.
Migrační status (např. přezimující, částečně stěhovavý, sezóně stěhovavý, stěhovavý)	Může ve velkém měřítku ovlivnit koloběh živin a poskytování služeb napříč rozsáhlými areály.
Místo vyhledávané k sezení/přenocování	Kde ptáci sedí a vyprazdňují se, může ovlivnit klíčení semen a jejich přežití.

6 Další úpravy dat

Studie funkční diverzity jsou v praxi často závislé spíše na existujících datech, v nichž mohou být různé nedostatky a chybějící hodnoty. Velkým nedostatkem mohou být i informace o přítomnosti/nepřítomnosti vzácných druhů (tj. lehce přehlédnutelných při sčítání) organismů ve studovaných společenstvech. Většina indexů funkční diverzity je senzitivní právě na taková chybějící data. Respektive, nejhorší situace nastává, pokud má vzácný druh i extrémní hodnoty funkčních charakteristik. Jeho nezaznamenáním ve společenstvu se tyto funkční charakteristiky z analýzy vytratí. Zvažovány byly proto různé úpravy abundančních dat (pokud jsou tyto k dispozici) před tím, než je samotná funkční diverzita počítána. Transformace dat (např. logaritmická) může pomoci překonat problém s chybějícími hodnotami. Indexy funkční diverzity se stávají zpravidla méně přesné s narůstajícím počtem chybějících dat, s tím že různé indexy reagují na chybějící data různým způsobem. Transformace abundančních dat může vylepšit situaci tím, že setře rozdíly mezi hodně vzácnými a hodně běžnými druhy a hodnoty indexů se tak stanou přesnější a robustnější než před transformací (Májeková a kol. 2016). Pozitivní vliv logaritmování dat byl nicméně

prokázán u většiny (ale ne všech) indexů FD pro skupiny živočichů a rostlin (Májeková a kol. 2016).



Obr. 1: Efekt logaritmické transformace dat na různé indexy funkční diverzity pro ptáky a mravence Papui-Nové Guinei. Sloupcový graf (\pm 95% konfidenční intervaly) ukazuje výsledky lineárních smíšených modelů, kde data byla (bílé sloupce) či nebyla (černé sloupce) logaritmována. Negativnější hodnoty regrese znamenají větší citlivost indexu na chybějící data. Upraveno dle Májeková a kol. (2016).

7 Měření funkční diverzity

Funkční diverzita lze měřit pomocí spojitých nebo nespojitých (kategorických) indexů (Laureto a kol. 2015).

8 Nespojité způsoby měření funkční diverzity

Počet funkčních typů nebo skupin reprezentovaných druhem ve společenstvu je běžným měřítkem funkční diverzity. Tento způsob měření FD je očividně jediným možným, pokud máme k dispozici pouze kategorickou funkční klasifikaci (Petchey a Gaston 2006). Například, pokud jsou rostliny klasifikovány jako C3 trávy, C4 trávy, dusík-vázající a dusík nevážající byliny, pak je počet funkčních skupin reprezentovaných ve společenstvu jedinou možností, jak změřit funkční diverzitu. Diskrétní klasifikace funkčních znaků znamená, že může měřit

pouze diskrétní funkční diverzitu (Gitay a Noble 1997). Kontinuální proměnné mohou být využity k měření diskrétní/nespojité funkční diverzity. Nicméně, zde narážíme na problém toho, jak přesně a správně kontinuální proměnné rozdělit do jednotlivých kategorických skupin. Toto se může dělat pomocí postupů podobných těm ve fenetice. Hlavní nevýhodou této metody je to, že pravděpodobně to, že ignoruje funkční rozdíly, které jsou mezi organismy ve stejné funkční skupině a opomíjení takovýchto potenciálních rozdílů, je převážně náhodné (Petchey a Gaston 2006).

9 Spojité způsoby měření funkční diverzity

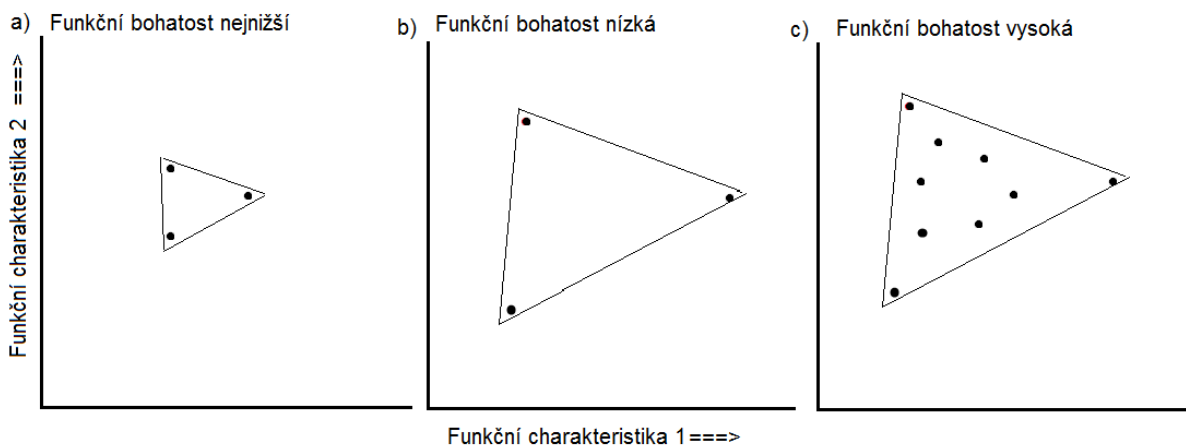
Funkční diverzita je obvykle popisována dvěma obecnými hledisky. Jedním z nich je, jak moc je současných druhů přítomných ve funkčním prostoru niky (**funkční bohatost – functional richness – FR**). Druhým hlediskem je, jak je tento prostor zaplněn (**funkční vyrovnanost – functional evenness – FE , funkční rozdílnost – functional divergence - FD**). Každá z těchto tří skupin indexů shrnuje několik vlastních (a stále se vyvíjejících) vlastních indexů. Pravidlem by mělo být, že (1) jednotlivé indexy reflektují slovní definici jejich vlastností, a že (2) jednotlivé typy (FR , FE , FD) indexů se snaží měřit rozdílné aspekty FD a neměly by být proto korelované v rámci společenstva.

Použití těchto indexů však naráží na výše zmiňované metodologické problémy s tím, jaké znaky vybrat, jak je upravit, jaké by to měly být, a jak je mezi sebou kombinovat. Samotné indexy představují poměrně složitou problematiku, protože ne všechny jsou srovnatelně vhodné pro různá data a studie. Je důležité vždy ověřit, jestli opravdu indexy měří právě to, co chceme popsat, jestli a jak jsou mezi sebou indexy nezávislé. Dále je nutné brát v potaz to, jestli má být diverzita měřena jednotlivými nebo vícerozměrnými znaky v datasetu a také to, jestli dataset obsahuje kategorické nebo spojité proměnné. Indexy měří různé aspekty funkční diverzity, a proto by měly být nezávislé v náhodném společenství. Každý z těchto tří typů indexů zahrnuje indexy pro jednorozměrný a mnohorozměrný prostor (Schleuter a kol. 2010).

9.1 Funkční bohatost (*Functional Richness – FR*)

Současnými známými indexy měřící funkční bohatost jsou: FR_R – *Functional Range*, FR_{I_s} (pro jednorozměrný prostor) a FR_v – *Functional Volume*, FR_D , FR_{I_m} , FR_{Ic} (pro

mnohorozměrný prostor). Tyto indexy měří, kolik prostoru niky je obýváno přítomnými druhy organismů. Ekology jsou často využívány k identifikaci toho, jak velký prostor niky není využíván (Mason a kol. 2005). Všechny indexy funkční bohatosti jsou přirozeně pozitivně korelované k počtu přítomných druhů. Čím více druhů se ve společenstvu nachází, tím větší obývají funkční prostor, za předpokladu, že jsou jednotlivé funkční znaky druhů náhodně distribuovány. Přestože mají některá společenství stejný počet druhů, tak se mohou lišit ve funkční bohatosti, což je zapříčiněno těsnějším seskupením funkčních charakteristik jednoho společenství na rozdíl od druhého (Schleuter a kol. 2010).



Obr. 2: Symbolické znázornění funkční bohatosti pro tři různě bohatá společenstva ve dvourozměrném prostoru (tj. sledujeme dvě funkční charakteristiky, např. velikost těla a počet obývaných typů prostředí). Tečky představují ptačí druhy a trojúhelníky funkční prostor jimi vyplněný. První společenstvo má málo podobnějších druhů a má tudíž nejmenší funkční bohatost (a). Druhé společenstvo má stejný počet druhů, ale tyto jsou si nepodobnější a vzdálenosti mezi nimi jsou větší. Má tedy větší funkční bohatost (b). Poslední společenstvo má více druhů než druhé, ale tyto jsou umístěny ve stejně velkém funkčním prostoru. Proto je funkční bohatost tohoto společenstva (c) větší než v případě (b). Do dvourozměrného prostoru převedeno dle Hillebrand a Matthiessen (2009).

Pro užití jednorozměrného měření funkční bohatosti byl navržen index, který se nazývá funkční rozsah (*Functional Range - FR_R*) (Mason a kol. 2005). Je to relativní rozsah sledovaného znaku přítomného v daném společenství v porovnání rozsahu daného znaku ve všech studovaných společenstvech. Jeho hodnota je omezena mezi nulou až jedničkou a je ji

proto možné porovnávat s ostatními váženými znaky. Hodnota FR_R však není pro danou lokalitu (tj. lokální společenstvo) absolutní a může se změnit, pokud se změní celkový rozsah hodnot všech společenstev. To se může stát, např. zahrneme-li do studie novou lokalitu s druhem, který se liší v hodnotách sledovaného znaku. FR_R sledovaného společenství se spočítá z druhově specifické průměrné hodnoty znaku, kdy se nejnižší průměrná hodnota znaku ve společenstvu odečítá od nejvyšší průměrné hodnoty ve studované lokalitě. A absolutní rozsah se spočítá obdobně přes všechny areály dohromady. Současný index FR_R však nejen, že nedokázal zohlednit variabilitu jedinců, ale ani se nedokázal vypořádat s chybějícími hodnotami.

Proto byl v roce 2009 navržen nový index nazvaný FR_{I_s} (Schleuter a kol. 2010), který je postaven na druhově specifické variabilitě znaku, spíše než na rozsahu znaku v rámci měřeného společenstva. FR_{I_s} tak zohledňuje variabilitu mezi jedinci. Při počítání FR_{I_s} je možné využít dvě matice pro funkční znaky druhů, obsahující maximální a minimální hodnoty znaků. Rozsah hodnot je však vždy závislý na počtu jednotlivých měření. Proto je doporučováno použití konzervativnějších hodnot (např. jejich desátý a devadesátý percentil), konfidenční intervaly nebo směrodatnou odchylku (Schleuter a kol. 2010).

Indexem pro mnohorozměrná měření funkčního rozsahu (FR_R) je funkční objem (FR_V – *Functional Volume*) (Cornwell a kol. 2006). FR_V počítá objem znaku v konvexním obalu (*convex hull*), tj. prostoru, který představuje nejmenší možný obal obklopující všechny druhy ve společenstvu (Villéger a kol. 2008). Pro výpočet tohoto indexu musí vždy počet druhů být vyšší než počet sledovaných znaků.

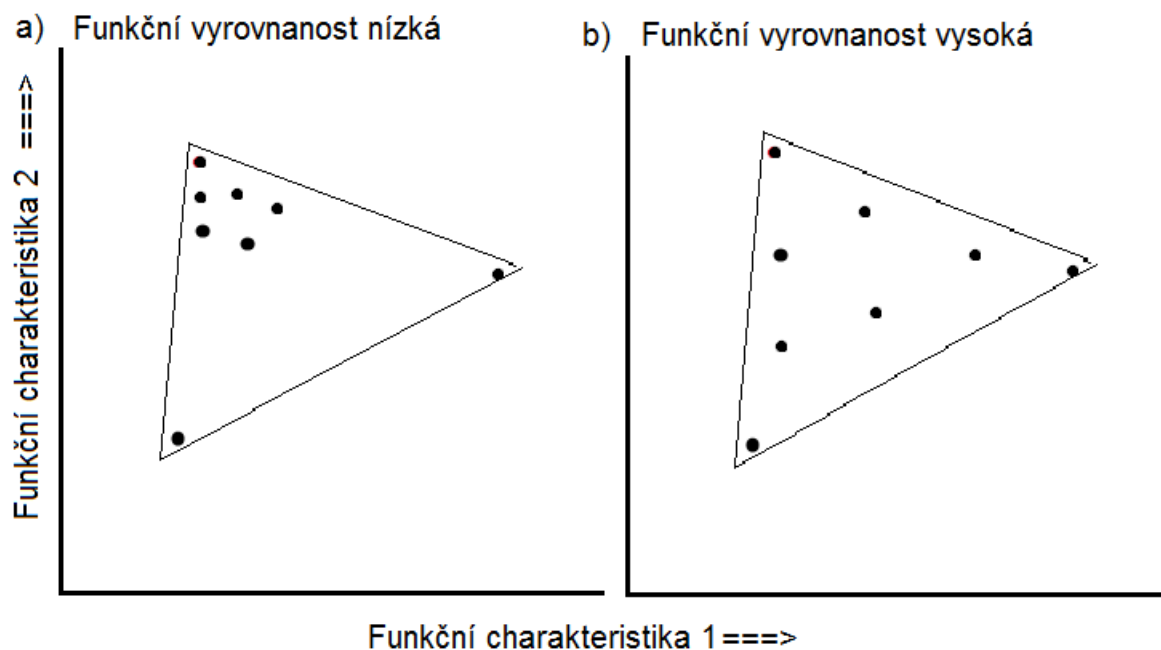
Dalším mnohorozměrným indexem je FR_D (Owen L. Petchey 2002), který je založený na délce větví dendrogramů. Tento index počítá míru druhové komplementarity, vycházející z matice vzdáleností pro jednotlivé znaky. Dendrogram je pak spočten pomocí hierarchického shlukování, kde funkční bohatost je délka větví jednotlivých druhů ve společenstvu (Schleuter a kol. 2010). Původní index FR_D byl později, v roce 2008, vylepšen a diskutován s ohledem na využívání „consensus tree“, který reprezentuje rozložení funkčních znaků v prostoru lépe než původní dendrogram (Owen L. Petchey 2002). Bohužel, ani FR_R ani FR_V opět nepočítají s chybějícími funkčními znaky v prostoru.

A proto byl navržen vícerozměrný index FR_{I_m} (Schleuter a kol. 2010). FR_{I_m} byl specificky navržen, aby počítal nejen s variabilitou jedinců, ale také s mezerami v mnohorozměrném prostoru funkčních znaků. Z výše jmenovaných indexů je v současné

době nejvíce využíván index FR_v (Cornwell a kol. 2006), který byl později upraven (Villéger a kol. 2008) a nakonec zabudován do *package FD* (Laliberté 2010) v programu R pod názvem *FRic*. Zde se *FRic* dočkal vylepšení teoreticky navrhované Villégerem a kol. (2008), a využívá analýzy hlavních os (PcoA) v Gowerově matici nepodobností v případě, že se musí vyrovnat s kvantitativními daty nebo případy, kdy v některých společenstvech máme méně druhů než měřených znaků. Přestože je tedy současný *FRic* užitečným indexem, je velmi citlivý na extrémní hodnoty znaků u vzácných druhů a nedokáže zohlednit abundanci druhů (tak jako to nedokázaly žádné z předešlých *FR* indexů) (Laliberté 2010).

9.2 Funkční vyrovnanost (*Functional Evenness - FE*)

Současně známými indexy měřící funkční vyrovnanost jsou: FE_S (pro jednorozměrný prostor) a FE_M (pro mnohorozměrný prostor). Funkční vyrovnanost měří, jestli je průměr znaků distribuován v obývaném prostoru rovnoměrně (se stejnou vzdáleností mezi nejbližšími sousedy a stejnou abundancí). Vysoký index *FE* značí pravidelnou distribuci a naopak nízký index značí přítomnost izolovaného shluku druhů a/nebo izolovanou abundanci. Obecně jsou indexy *FE* využívány, aby poukázaly na nízké nebo naopak vysoké využívání zdrojů (produktivitě, spolehlivosti a odolnosti vůči invazi) (Mason a kol. 2005). Index funkční vyrovnanosti bere při výpočtech ohled na abundanci druhů (Schleuter a kol. 2010).



Obr. 3: Symbolické znázornění funkční bohatosti pro dvě různě funkčně vyrovnaná společenstva ve dvourozměrném prostoru (tj. sledujeme dvě funkční charakteristiky, např. velikost těla a počet obývaných typů prostředí). Tečky představují ptačí druhy a trojúhelníky funkční prostor jimi vyplněný. Obě společenstva mají stejný počet druhů a velmi podobný celkový funkční prostor. Nicméně, v prvním společenstvu jsou si některé druhy více podobné, zatímco jiné druhy mají velmi odlišné znaky. Tj. společenstvo je funkčně málo vyrovnané. Druhé společenstvo (b) má vzdálenosti ve funkčním prostoru mezi jednotlivými druhy víceméně podobné a proto má i větší funkční vyrovnanost. Do dvourozměrného prostoru převedeno dle Hillebrand a Matthiessen (2009).

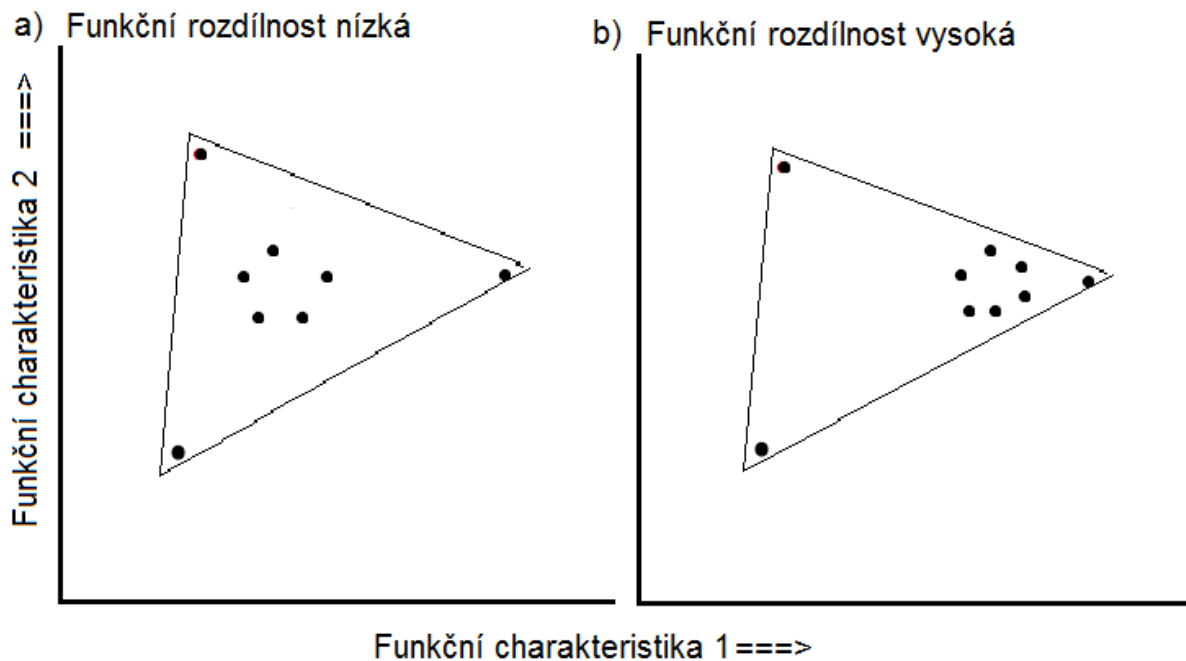
Pro jednorozměrné měření byl navržen index FE_s (Mouillot a kol. 2005), který měří každý znak zvlášť podle toho, jak jsou hodnoty znaků všech přítomných druhů distribuovány. Relativní vzdálenost mezi průměrem hodnot znaků se počítá a váží součtem relativních abundancí druhů. FE_s je roven jedné, když vzdálenost mezi nejbližším susedem je přesně $1/(S - 1)$, kde S je druhová bohatost, všechny druhy mají stejnou abundanci (Mouillot a kol. 2005). FE_s je tím nižší, čím více se společenství liší od optimální distribuce, co do abundance a odlišnosti znaků (Schleuter a kol. 2010). V mnohorozměrném prostoru je vyrovnaností společenstva průměr FE_s hodnot vypočítaných pro každý znak.

Vícerozměrným ekvivalentem pro FE_s je FE_M (Villéger a kol. 2008), která počítá s abundantně-váženými vzdálenostmi mezi všemi páry druhů, tak aby vytvořila minimální kostru (*MST – minimum spanning tree*), která spojuje všechny druhy v mnohorozměrném prostoru znaků (Schleuter a kol. 2010). Právě původní index FE_M (Laliberté 2010) je zabudován v současném package *FD* (Laliberté 2010) pod názvem FEve. Jedním z jeho nedostatků může být to, že neodhaduje rozptyl druhů ve funkčním prostoru. Namísto toho, se tento index zaměřuje na relativní rozptyl druhů v konvexním obalu bez ohledu na jeho aktuální objem (Laliberté 2010).

9.3 Funkční rozdílnost (*Functional Divergence - FD*)

Současně známými indexy měřící funkční rozdílnost jsou: FD_{var} , FD_{σ} a FD_s (pro jednorozměrný prostor) a FD_Q – *Rao's quadratic entropy*, FD_v a FD_{is} (pro mnohorozměrný prostor). Funkční rozdílnost měří variabilitu funkce druhů organismů a polohu jejich shluků v prostoru funkčních znaků. Vysoká hodnota FD znamená, že shluk druhů a/nebo jejich

abundancí je na okrajích funkčního prostoru, naopak nízká hodnota značí, že shluk druhů je v okolí průměrné hodnoty funkčního znaku.



Obr. 4: Symbolické znázornění funkční rozdílnosti pro dvě různá společenstva ve dvourozměrném prostoru (tj. sledujeme dvě funkční charakteristiky, např. velikost těla a počet obývaných typů prostředí). Tečky představují ptačí druhy a trojúhelníky funkční prostor jimi vyplněný. Obě společenstva mají stejný počet druhů a velmi podobný celkový funkční prostor. Nicméně, v prvním společenstvu (a) jsou shluky druhů ve středu funkčního prostoru společenstva a společenstvo má proto nízkou funkční rozdílnost. Druhé společenstvo (b) má shluk druhů při okraji funkčního prostoru společenstva. Proto má toto společenstvo vysokou hodnotu funkční rozdílnosti.

Indexy FD poukazují na stupeň diferenciacce zdrojů, tedy kompetice (Mason a kol. 2005) a také mohou poukazovat na převahu druhů s extrémními hodnotami funkčních znaků (Schleuter a kol. 2010). V jednorozměrném prostoru může být FD počítána jako abundantně-vážená funkční variabilita za použití průměrných hodnot znaku pro jednotlivé druhy (Mason a kol. 2003). Mason a kol. (2003) také navrhl transformování hodnot funkčního znaku pomocí logaritmu před počítáním variance (FD_{var}) a použití relativní abundance druhů jako vah. FD_{var} se počítá pro každý znak zvlášť, a při použití více jak jednoho znaku, je poté zprůměrována přes jednotlivé znaky. Další doporučovanou transformací bylo transformování dat přes arkustangens, aby se index vyhranil mezi nulou a jedničkou (Schleuter a kol. 2010). Protože ale index FD_{var} nebylo možné použít, když dataset obsahoval hodnoty znaků rovné nule, Lepš

a kol. (2006) navrhli index FD_{σ} , který používá prostou abundantně-váženou varianci bez logaritmické transformace. Jelikož je variance ale závislá na rozsahu měřených hodnot, tak by v případě, že je prostor znaků mnohorozměrný, měli být znaky standardizovány (Lepš a kol. 2006). Dalším navrženým indexem je FD_s (Schleuter a kol. 2010), který počítá rozsah z-tého percentilu ve srovnání k celkovému rozsahu každého znaku. Nízká hodnota FD_s znamená, že polovina jedinců ve společenstvu zaujímá velmi konfidentní funkční prostor, nezávisle na umístění shluku podél os znaků a naopak vysoká hodnota značí, že funkční prostor je hustěji obýván v obou jejich krajích (Schleuter a kol. 2010).

Mezi nejběžnější vícerozměrné indexy FD patří Rao kvadratická entropie FD_Q (Rao 1982, Champely a Chessel 2002, Ricotta 2005), která měří abundantně-váženou variabilitu nepodobností mezi páry druhů. Tento index je odvozen od Simpsonova indexu diverzity (Simpson 1949). Rao kvadratická entropie může být také použita při počítání jednotlivých znaků, jejichž průměr vede ke stejnému výsledku jako vícerozměrnému postupu, je-li vzdálenost měření nezměněna průměrováním (např. Euklidovská vzdálenost) (Lepš a kol. 2006). Dalším navrženým vícerozměrným indexem pro FD je FD_V (Villéger a kol. 2008), který je založený na gravitaci G druhů V konvexního obalu. Původně byl tento index pojmenován FD_m , nicméně kvůli jeho závislosti na vertexu V byl záhy označován i jako FD_V . FD_m počítá abundantně-vážené deviance Δd od průměrné vzdálenosti středu gravitace pro každý přítomný druh. Index je vymezen mezi nulou a jedničkou. Nízká hodnota FD_m značí, že druhy a/nebo jejich abundance jsou blízko středu gravitace a vysoká hodnota značí, že druhy a/nebo abundance jsou blíže k okraji konvexního obalu. Index vyžaduje splnění stejných podmínek jako FR_V (Schleuter a kol. 2010).

Funkční rozptyl (*Functional Dispersion* – FD_{is}) je nově navrženým indexem pro měření FD . Obzvláště pro měření s chybějícími hodnotami počtu znaků, které převyšují počet druhů nebo různými typy znaků (kvantitativní, semi-kvantitativní, kvalitativní). Index také dovoluje vážení jednotlivých znaků. Což je velmi důležité vylepšení oproti předchozím indexům, které se nedokázaly vyrovnat s kvantitativními znaky, které nedovolovaly použít jeden znak, nebo více znaků než je druhů, a nedokázaly počítat s chybějícími hodnotami (Villéger a kol. 2008). FD_{is} má několik potřebných vlastností. Je to vlastně průměr vzdálenosti v mnohorozměrném prostoru znaku jednotlivých druhů k těžišti všech druhů. To může představovat druhovou abundanci posunutím polohy těžiště směrem k hojnějším druhům a vážení vzdáleností jednotlivých druhů podle jejich relativní abundance. V jednorozměrných měřeních může být disperze odhadnuta jako průměr absolutní odchylky,

suma čtvercových odchylek, variance, směrodatná odchylka nebo rozsah mezi ostatními (Laliberté 2010).

Pro mnohorozměrná měření byl navržen mnohorozměrný index funkční rozptyl (FR_{is}) (Anderson a kol. 2006). Je to průměrná vzdálenost daného druhu k těžišti všech druhů ve společenstvu (Anderson a kol. 2006). Ve společenství musí být alespoň dva druhy, aby mohl být funkční rozptyl vypočítán. Pro společenství, která mají pouze jeden druh, bylo navrženo, aby FD_{is} byla nula (Laliberté 2010).

10 Závěr teoretické části

Základním předpokladem pro pochopení problematiky funkční diverzity, je zaměření se na propojení funkčních charakteristik organismů a intenzitou a rozsahem ekosystémových procesů. Klíčovým předpokladem je výběr správných funkčních charakteristik a posouzení jejich důležitosti. Nicméně, metodologické práce zabývající se správným přístupem tohoto posouzení se stále ještě vyvíjejí (Petchey a Gaston 2006). Nezávisle na výběru funkčních charakteristik existuje mnoho způsobů měření funkční diverzity a ještě více různých indexů, které se postupem času vyvíjely (Laliberté 2010). Spojité způsoby měření funkční diverzity jsou zpravidla vhodnější než nespojitě způsoby. Jejich výhodou je, že lépe postihnou funkční rozdíly určující příslušnost k funkčním skupinám. Zároveň dovedou postihnout jemnější rozdíly. Typy dat, kde jsou k dispozici informace o abundancích jednotlivých druhů, jsou lepší a poskytují širší analytické možnosti a často robustnější výsledky (Petchey a Gaston 2006). Přestože některé indexy byly vyvinuty pro data, kde máme abundance jednotlivých druhů k dispozici, zvládají se vypořádat i se situacemi, kdy jim tato data nedodáme. Například, oba indexy FD_{is} a $RaoQ$ jsou jen mírně ovlivněny druhovou bohatostí (Laliberté 2010). Indexy FD_{div} a FE_{ve} naopak na abundanci druhů závislé nejsou, přestože u nich byla prokázána mírná závislost na extrémní hodnoty ve funkčním prostoru (Pakeman 2014).

PRAKTICKÁ ČÁST

11 Úvod

MacArthurova a Wilsonova (1967) teorie ostrovní biogeografie je často používána jako základní model k pochopení efektu fragmentace životního prostředí (Laurance 2008). Teorie říká, že počet druhů na jednotlivých ostrovech (mezi něž patří i fragmenty), je výsledkem dynamické rovnováhy mezi vymíráním (závislým na velikosti) a na kolonizaci (závislé na izolovanosti). Proto by menší a/nebo více izolované ostrovy měli mít méně druhů než ostrovy větší a/nebo lépe přístupné (MacArthur a Wilson 2015). V jednoduchosti můžeme říci, že zvětší-li se plocha blízkého ostrova desetkrát, můžeme očekávat dvakrát větší počet druhů. Tento vztah mezi druhovou bohatostí a velikostí ostrova je popsán exponenciální funkcí: $S = c \cdot A^z$, kde S představuje počet druhů, c konstantu pro jednotlivé taxony a je závislá na jejich schopnosti šířit se, A velikost ostrova a exponent z odpovídá sklonu funkce (tj. přímky v log-log či log-normálním prostoru). Přes značné rozšíření a použitelnost této teorie v ochraně přírody a ekologii obecně, jsou stále jasnější nedostatky této teorie (Lomolino 2000).

Například, teorie ostrovní biogeografie nedokáže popsat trendy ve složení společenstev na jednotlivých ostrovech, protože předpokládá, že všechny druhy jsou si rovné (MacArthur a Wilson 2015). Právě proto dokáže předpovídat kolik druhů, bude na ostrovech, ale nedokáže predikovat, jaké druhy budou přítomny. Právě podobné nedostatky vyvolaly snahy o zavedení dalších parametrů, jako jsou rozdíly v kompozici společenstev a ekologické rozdíly mezi druhy (Lomolino 2000). Gravel a kol. (2011) například vzal v úvahu potravní sítě a vytvořil druhově specifický model výskytu druhů na ostrovech, které imigrací a vymíráním ovlivňovaly zpětnou vazbou místní potravní vazby. Nicméně, velmi málo studií se zaměřilo na teorii ostrovní geografie (anebo i efekt fragmentace) na další komponenty biodiverzity, kterými je například funkční diverzita (Laurance 2008). Několik studií zabývajících se funkční diverzitou na ostrovech nicméně přeci jen existuje.

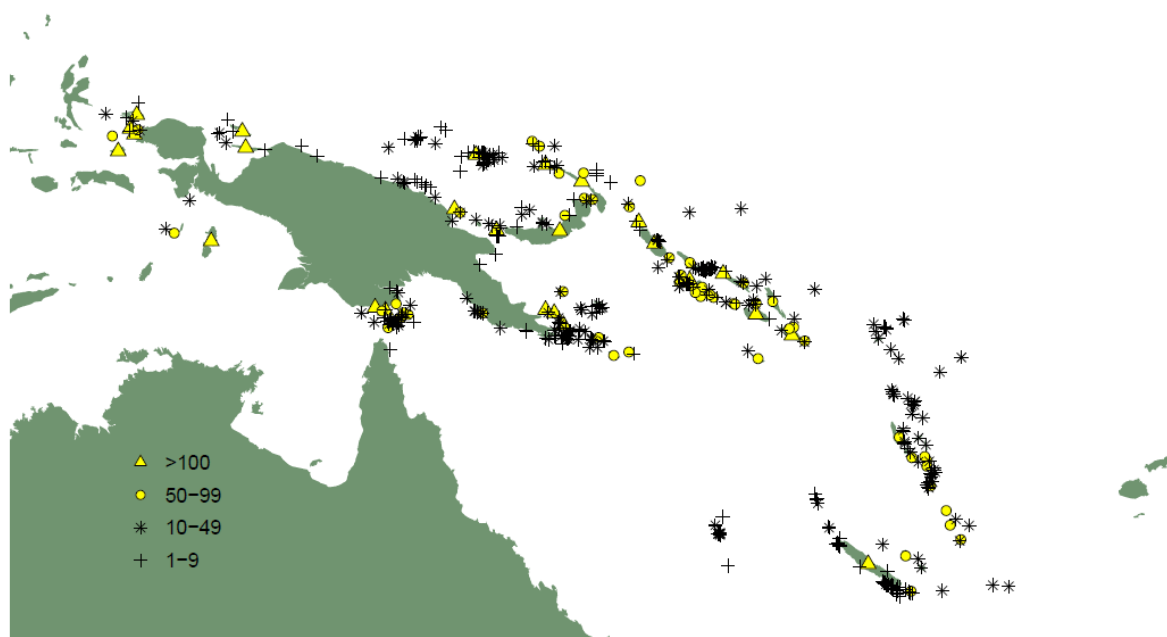
Jednou z nich je studie Whittakera a kol. (2014) studující funkční diverzitu pavouků a brouků na devíti Azorských ostrovech. Dalším příkladem je studie od Stata a kol. (2008), která počítá funkční diverzitu obrněnek na Havajských ostrovech. Také Ding a kol. (2013) studoval funkční diverzitu na ptácích na ostrůvcích vytvořených ve vodní nádrži, která byla vytvořena přehrazením řeky Xin'anjiang. Další studie se zabývaly spíše ostrovy *sensu lato* - tj.

fragmenty (Ulrich a kol. 2016) či smyšlenými „ostrovy“ vytvořenými různě velkými botanickými snímky v rámci různých lučních společenstev (Karadimou a kol. 2016).

V praktické části mojí bakalářské práce jsem se proto zaměřila na funkční diverzitu společenstev ptáků na většině ostrovů v Oceánii. Tento byl v minulosti diskutován s ohledem na druhovou bohatost a teorii ostrovní biogeografie již mnohokrát (např. Diamond 1973, Gressit 2012). Moje studie má dva hlavní cíle. Za první, v praxi si ověřit vztah mezi různými indexy používanými k výpočtu funkční diverzity a prověřit vztah mezi druhovou bohatostí a danými indexy funkční diverzity. Za druhé, studovat vliv velikosti plochy ostrova na druhovou a funkční diverzitu.

12 Materiál a metodika

Studijní systém: Jako studijní systém jsem si vybrala společenstva ptáků na ostrovech, ostrůvcích a atolech v části Oceánie (Obr. 5). Oceánie zahrnuje přes 20 000 tichomořských ostrovů a z politických i jiných důvodů se k ní počítá také Austrálie, která je ovšem z tektonického hlediska plně samostatným kontinentem. Já jsem ve své studii neuvažovala ani Austrálii, Nový Zéland, Fiji a ani Tasmánii. Přičemž ostrov Nová Guinea jsem v této analýze považovala za pevninu, ke které vztahuji některé z analýz.



Obr. 5: Mapa zobrazující studované ostrovy a jejich druhovou bohatost.

Data o výskytu ptáků: Data o výskytu ptačích druhů jsem získala z webových stránek projektu “Bird Checklists for Melanesian Islands” (<http://birdsofmelanesia.net/>). Seznamy ptáků v rámci tohoto projektu jsou neustále aktualizovány a já jsem svá primární data obdržela přímo od autora (Mika Tarburtona) v květnu 2016. Primární data jsem porovnávala s údaji z další literatury, zejména knihy “The birds of Northern Melanesia” (Mayr a Diamond 2001) a databázi GBIF (www.gbif.org), do kterých jsem nahlížela v průběhu roku 2016. Jména a rozšíření uvedených ptačích druhů jsem aktualizovala podle “IOC World Bird List v6.4”, který jsem z webových stránek (<http://www.worldbirdnames.org>) získala v listopadu 2016.

Data o funkčních charakteristikách ptačích druhů: Většinu dat jsem získala z Bird Life International (www.birdlife.org), poté co jsem si specifická data vyžádala od koordinátorů sekce “Data Zone”. Specificky, kolegové z Bird Life International mi poskytli informace pro 1048 druhů ptáků, které se nacházely v mojí původní databázi. Informace o některých funkčních znacích pro některé druhy však chyběly a proto jsem je doplňovala různými způsoby či jejich kombinacemi.

12.1 Získávané funkční charakteristiky

Hmotnost (numerická proměnná): Udávaná v gramech pro průměrného samce daného druhu. Pro druhy, ke kterým jsem neměla dostupné informace, jsem doplnila průměrnou hmotnost daného rodu. Takto jsem dopočetla hodnoty pro 9 % druhů ptáků. Rozsah hodnot byl od 4,5 g do 40 333 g s průměrem 329 g. Hmotnost ptačího těla má silný vliv na metabolismus, potravním chování, délkou života a velikost domácího areálu. V rámci ekosystému se předpokládá, že větší jedinci by měli mít větší funkci (např. tím, že sežerou více potravy) (DeLong a kol. 2015).

Prostředí (faktoriální proměnná): Prostředí (*habitat*), ve kterém se jednotlivé ptačí druhy preferenčně vyskytují, byly zadány jako faktory. Byly definovány jako (1) nepůvodní, (2) pobřeží, (3) pralesy, (4) louky, (5) planiny, (6) břehy, (7) skály, (8) savany, (9) křoviny,

(10) mokřady a (11) lesy. Preferované prostředí určuje, kde bude daný druh provádět své aktivity. U druhů s méně specifickými preferencemi se předpokládá, že budou méně náchylní ke změnám prostředí, budou se lépe adaptovat na fragmentovanou krajinu.

Počet obývaných prostředí (numerická proměnná): Proměnná nabývala hodnot 1 – 9, přičemž by mohla nabýt až hodnoty 11. Tato proměnná specificky určuje, kolik typů prostředí je daný druh schopen obývat. Je tudíž vázaný na předešlou proměnnou, ale není s ní korelován.

“Dummy” charakteristiky obývaného prostředí: Jednotlivé typy prostředí (N = 10) byly rozkódovány jako jednotlivé proměnné a byly jim přiděleny hodnoty (1 – 10) na základě preference daných druhů. Vyšší hodnoty představovaly vyšší preference. Například, *Accipiter cirrocephalus* byl definován jako lesní pták, který obývá až čtyři typy prostředí (měl číslo 4 v proměnné Počet obývaných prostředí): primární lesy obývá nejčastěji = měl přiděleno 10 v “dummy proměnné les”, méně často jiné typy lesních porostů = měl přiděleno 9 v dummy proměnné nesoucí název “jiné typy lesních porostů”, ještě méně často savany = 8 a úplně nejméně obývá zemědělskou krajinu = 7 v této “dummy” proměnné. Ve všech ostatních proměnných měl přiděleno 0. Tomuto kódování charakteristik se v odborné literatuře říká “fuzzy coding”. Toto kódování určuje na jemnější škále to, která prostředí a s jakou pravděpodobností, bude daný druh obývat. Protože je silně vázán na proměnnou „Prostředí“, tak byl při vlastních analýzách podvážen tak, aby všechny faktory této proměnné měly poloviční váhu a s proměnnou „prostředí“ tak tvořily jeden celek.

Stromové patro (faktoriální proměnná): Povedlo se mi zjistit jen pro 349 druhů ptáků z celkových 680 druhů, proto jsem proměnné nakonec v analýzách nepoužila. Dle několika studií (Pakeman 2014, Májeková a kol. 2016) by se jako funkční charakteristiky neměly používat, pokud u nich máme data jen pro méně než 80% druhů. V praxi však dochází k deformaci indexů někdy i při menším počtu chybějících údajů (Májeková a kol. 2016).

Potravní specializace (faktoriální proměnná): Potrava, kterou jednotlivé druhy ptáků preferují, byly zadány jako faktory, kterých bylo celkem 37. Byly definovány dle Šekercioğlu a kol. (2004) viz Tab. III.

Tab. III: Přehled zkratk potravních specializací.

Kód potravní specializace	Popis dle Şekercioğlu a kol. (2004)
ANFR	Obratlovci, bezobratlí, ovoce (Vertebrates, Invertebrates, fruit)
ANSC	Obratlovci, mršiny, odpadky (Vertebrates, carcasses, refuse)
AQCA	Ryby, obratlovci, bezobratlí (Fish, Vertebrates, Invertebrates)
AQIN	Vodní bezobratlí (Aquatic Invertebrate)
DSIN	Semena, ovoce, bezobratlí (Seed, fruit, Invertebrates)
FL	Květiny, ovoce (Flowers, Fruit)
FLIN	Květiny, ovoce, bezobratlí (Flowers, fruit, Invertebrates)
FR	Ovoce (Fruit)
FRAN	Ovoce, bezobratlí, obratlovci (Fruit, Invertebrates, Vertebrates)
FRIN	Ovoce, bezobratlí (Fruit, Invertebrates)
FRSE	Ovoce, semena (Fruit, seeds)
FRVG	Ovoce, rostliny (Fruit, plant)
FS	Ryby (Fish)
FSIN	Ryby, bezobratlí (Fish, Invertebrate)
IN	Bezobratlí (Invertebrates)
INDS	Bezobratlí, semena, ovoce (Invertebrates, seed, fruit)
INFL	Bezobratlí, květiny, ovoce (Invertebrates, flowers, fruit)
INFR	Bezobratlí, ovoce (Invertebrates, fruit)
INFS	Bezobratlí, ryby (Invertebrate, fish)
INNE	Bezobratlí, nektar (Invertebrates, nectar)
INSE	Bezobratlí, semena (Invertebrates, seed)
INVE	Bezobratlí, obratlovci (Invertebrates, Vertebrates)
INVG	Bezobratlí, rostliny (Invertebrate, plant)
NE	Nektar (Nectar)
NEFR	Nektar, ovoce (Nectar, fruit)
NEIN	Nektar, bezobratlí (Nectar, Invertebrates)
OM	Všežravec (Omnivore)
SC	Mršiny, odpadky (Carcasses, refuse)
SE	Semena (Seed)
SEFR	Semena, ovoce (Seed, fruit)
SEIN	Semena, bezobratlí (Seed, Invertebrates)
SEVG	Semena, rostliny (Seed, plant)
VE	Obratlovci (Vertebrates)
VEIN	Obratlovci, bezobratlí (Vertebrates, Invertebrates)
VG	Rostliny (Plants)
VGIN	Rostliny, bezobratlí (Plant, Invertebrate)
VGSE	Rostliny a semena (Plant, seeds)

Počet typů přijímané potravy (numerická proměnná): Proměnná nabývala hodnot 1 – 9. Proměnná byla před analýzami standardizována. Podobně jako počet obývaných prostředí, tato proměnná specificky určuje, kolik typů potravy je daný druh schopen přijímat a jak je tedy schopen reagovat na potravní nabídku, která závisí na velikosti ostrova nebo změnách v potravní nabídce. Je tudíž vázaný na předešlou proměnnou, ale není s ní nijak korelován.

“Dummy” typy přijímané potravy: Jednotlivé typy potravy (N = 9) byly rozkódovány jako jednotlivé proměnné a byly jim přiděleny hodnoty (1 – 9) na základě potravní specializace daných druhů. Nulu obdržela potrava, která nebyla druhem nikdy přijímána. Toto kódování určuje na jemnější škále to, který typ potravy a s jakou pravděpodobností, bude daný druh přijímat. Protože se silně vázal na proměnnou „Potravní specializace“, tak byl při vlastních analýzách podvážen tak, aby všechny faktory této proměnné měly dohromady poloviční váhu a s proměnnou „Potravní specializace“ tak tvořily jeden celek.

Tab. IV: Příklady kódování „dummy“ proměnných pro typy přijímané potravy pro čtyři druhy ptáků.

Druh ptáka	Hmyz	Plody	Nektar	Semena	Obratlovci	Ryby	Mršiny
<i>Acanthiza murina</i>	8	7	0	6	0	0	0
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	8	7	0	0	6	0	0
<i>Acrocephalus stentoreus</i>	8	0	0	6	7	0	0
<i>Actenoides bougainvillei</i>	8	0	0	0	0	0	0

Typ hnízda (faktoriální proměnná): Typy hnízd, ve kterých jednotlivé druhy ptáků hnízdí. Některé druhy mohou preferovat více typů hnízd. Počet typů hnízd je 14, které byly zadány jako faktory. Nory/doupata (BU), miskovité hnízdo (CP), praskliny/trhliny (CR), dutiny (CV), uzavřené kulovité hnízdo (DM), mělké miskovité hnízdo (HC), bez hnízda (NO), využívání hnízd jiných druhů nebo hnízdní parazitizmus (O), ploché mělké hnízdo na platformě (viz. čápi) (PL), visící podlouhlé hnízdo (PN), mělké hnízdo s depresí pro vajíčka (velmi podobné typu PL) (SA), mělká prohlubeň v hlíně/písku (SC), kulovité visící

hnízdo (SP), inkubace vajec v hromadě teplo-produkujícího materiálu (viz. taboni) (M). Jednotlivé typy hnízd jsou zobrazeny na webových stránkách: <http://tailandfur.com/types-of-nests-of-different-bird-species>. Kategorizace ptačích hnízd dle Bird Life International je velmi jemná, a mezi typy hnízda existuje jakási hierarchie. Ta se mi bohužel nepovedla postihnout, protože není úplně jasné, jestli k sobě patří spíše hnízda podle tvaru či podle materiálu, či podle toho, jak aktivně je hnízdo stavěno. Po diskuzi s odborníky jsem se tedy rozhodla kategorizaci typů hnízd ponechat, tak jak ji Bird Life International identifikuje. Podobný počet typů hnízd (N = 11) byl již dříve při výpočtech funkční diverzity využíván. Hrubší kategorizace by měla mít dle všeho jen velmi minimální vliv na výpočty (Jan Lepš, osobní konzultace).

Substrát pro hnízdo (faktoriální proměnná): Typy substrátů preferovaných jednotlivými druhy ptáků pro stavbu hnízda byly zadány jako faktory. Bambus (A), budovy (B), pařezy (C), hlína (G), hnízda jiných živočichů, zpravidla hmyzu (N), sloupy, elektrická vedení (P), kamení (R), křoviny (S), stromy (T), voda (W) a tráva (Z). Tato proměnná charakterizuje, jestli daný ptačí druh dokáže najít vhodný substrát pro své hnízdo na ostrově dané velikosti. Ne všechny ostrovy poskytují širokou škálu hnízdních substrátů a maličké ostrůvky mohou být představovány třeba jen útesem, pár stromy a křovisky. Větší obydlené ostrovy, pak mohou hostit více druhů i díky tomu, že nabízejí další hnízdní možnosti.

Snůška minimální, maximální a průměrná (numerická): Tyto tři charakteristiky nabývaly hodnot $2.13 \pm SD 1.71$, $3.91 \pm SD 5.52$ a 2.97 ± 3.41 respektive. Při zkoumání funkčních charakteristik a jejich korelací jsem nicméně zjistila, že všechny jsou velmi těsně korelovány. Proto jsem při výpočtech použila nakonec pouze průměrnou velikost snůšky. Všechny tři funkční charakteristiky byly standardizovány. Předpokládá se, že druhy s většími snůškami by měli být schopné žít pouze na větších ostrovech se stabilnějším prostředím.

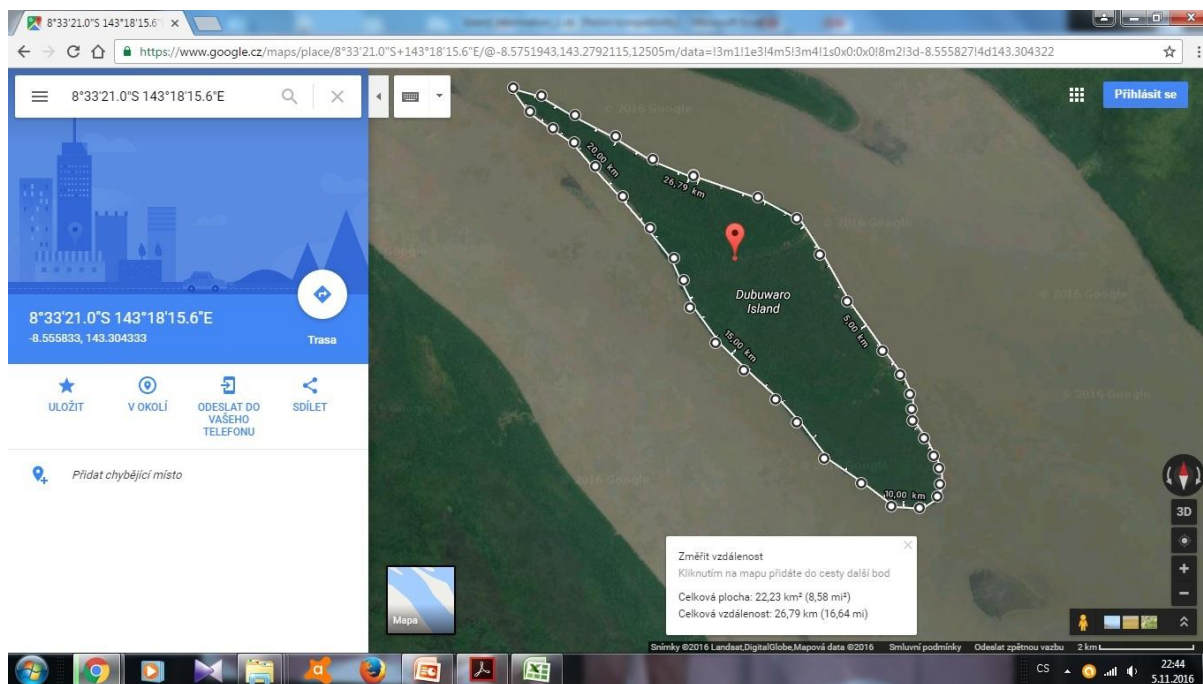
Areál obývaný v hnízdním období (numerická): Hodnota udávaná v km^2 . Rozsah těchto hodnot nabýval od jedné do $74\,700\,000 \text{ km}^2$ a kvůli velkému rozsahu těchto hodnoty byly zlogaritmovány. Velikost areálu má vliv na šíření semen v ekosystému, šíření parazitů a nemocí a představuje vlastně plochu, na které daný ptačí druh funguje (tj. aplikuje své funkční charakteristiky).

Areál obývaný mimo hnízdní období (numerická): Hodnota udávaná v km². Rozsah těchto hodnot byl od nuly do 57 200 000 km². A kvůli velkému rozsahu těchto hodnot byly zlogaritmovány. Areál obývaný mimo hnízdní období nekoreloval s velikostí areálu využívaného v hnízdním období. Důležitost této funkční charakteristiky je podobná jako u areálu obývaného v hnízdním období.

Index potenciálního rozšíření (numerická): Tento index nabýval hodnot 1 (ptáci s nejmenšími schopnostmi migrovat) – 5 (ptáci s největšími schopnostmi migrovat). Tento index nám byl poskytnut kolegy z Center of Macroecology, Evolution and Climate (jmenovitě prof. Jonem Fjeldsou) a bere v potaz, jak momentální rozšíření daného druhu, současné migrace ptáků, tak morfologické aspekty křídel a fylogenezi. Tento index nekoreloval signifikantně s velikostí areálu obývaného v hnízdním období ($r = 0.76$, $P = 0.08$; $r^2 = 0.58$). Index byl před vlastními analýzami standardizován. Tato funkční charakteristika má přímý vztah spíše se vzdáleností ostrovů, kterou jsem původně zamýšlela studovat, ale to jsem kvůli technickým problémům nestihla. Nicméně, lze předpokládat, že tento index je opět důležitý pro schopnost ptáka rozšířit semena, pyl, nemoci, atd.

Všechny použité funkčních charakteristiky byly před samotným výpočtem standardizovány.

Data o velikosti a poloze ostrovů: Jména ostrovů a jejich polohu (pro 82% původních ostrovů) jsem vyzískala spolu s původní databází o výskytu ptačích druhů. Pro zbývajících 18% ostrovů jsem na internetu dohledala polohu, případné alternativní názvy a za využití Google Maps jsem se utvrdila ve správnosti polohy daného ostrovu. 138 ostrovů z původních 674 se mi vůbec nepovedlo dohledat. Tyto jsem hned vyřadila z databáze. Všechny zbývající ostrovy jsem vyhledala na Goggle Maps a za pomoci dostupných nástrojů jsem změřila plochu ostrova (Obr. 6). Při měření plochy ostrova jsem se zaměřovala na zalesněné a zatravněné plochy. V potaz jsem nebrala písčité pláže. V případě skupin ostrůvků či atolů, (pro které jsme měli seznam ptáků pouze jako pro skupinu) jsem plochy jednotlivých ostrůvků sečetla. Velikost ostrovů jsem měřila v km² nebo na km² převedla.



Obr. 6: Obrázek dokumentující práci v Google Maps.

Dostupná databáze a její finální příprava: Úplně původní databáze čítala 1048 druhů ptáků vyskytujících se na 674 ostrovech. 150 druhů ptáků jsem identifikovala jako čistě mořských, nevázaných na pevninu mimo krátkou dobu hnízdění. Tyto mořské ptáky jsem z databáze odstranila. Dvacet ptačích druhů se v databázi vyskytovalo, jak pod novějším, tak pod starším názvem. Výskyt těchto druhů jsem sloučila a druhy přejmenovala podle současného názvosloví. U několika druhů ptáků zmiňovaných v databázi získané z Birds of Melanesia, se mi nepodařilo získat potvrzení o výskytu či dostatek funkčních znaků. Například White-eyed Starling (*Aplonis* nebo *Aplornis brunneicapillus*), který byl v databázi Birds of Melanesia uveden na 3 ostrovech, a podle Handbook of the Birds of the World se tam opravdu vyskytuje, nebyl pod žádným alternativním názvem nalezen v databázi Bird Life International a nebyla jsem pro něj schopna dohledat většinu funkčních charakteristik. Nápodobně jsem nedohledala data pro 18 druhů ptáků (Tab. V), které jsem vyřadila z původní databáze. Odstraněním některých druhů ptáků z databáze se mi objevily ostrovy, které měli nulový počet druhů ptáků ($N = 73$). Tyto ostrovy jsem taktéž vymazala z databáze. Pro finální analýzy jsem tedy použila databázi čítající 860 druhů ptáků vyskytujících se na 463 ostrovech.

Tab. V: Přehled nedohledaných ptáků vyřazených z původní databáze.

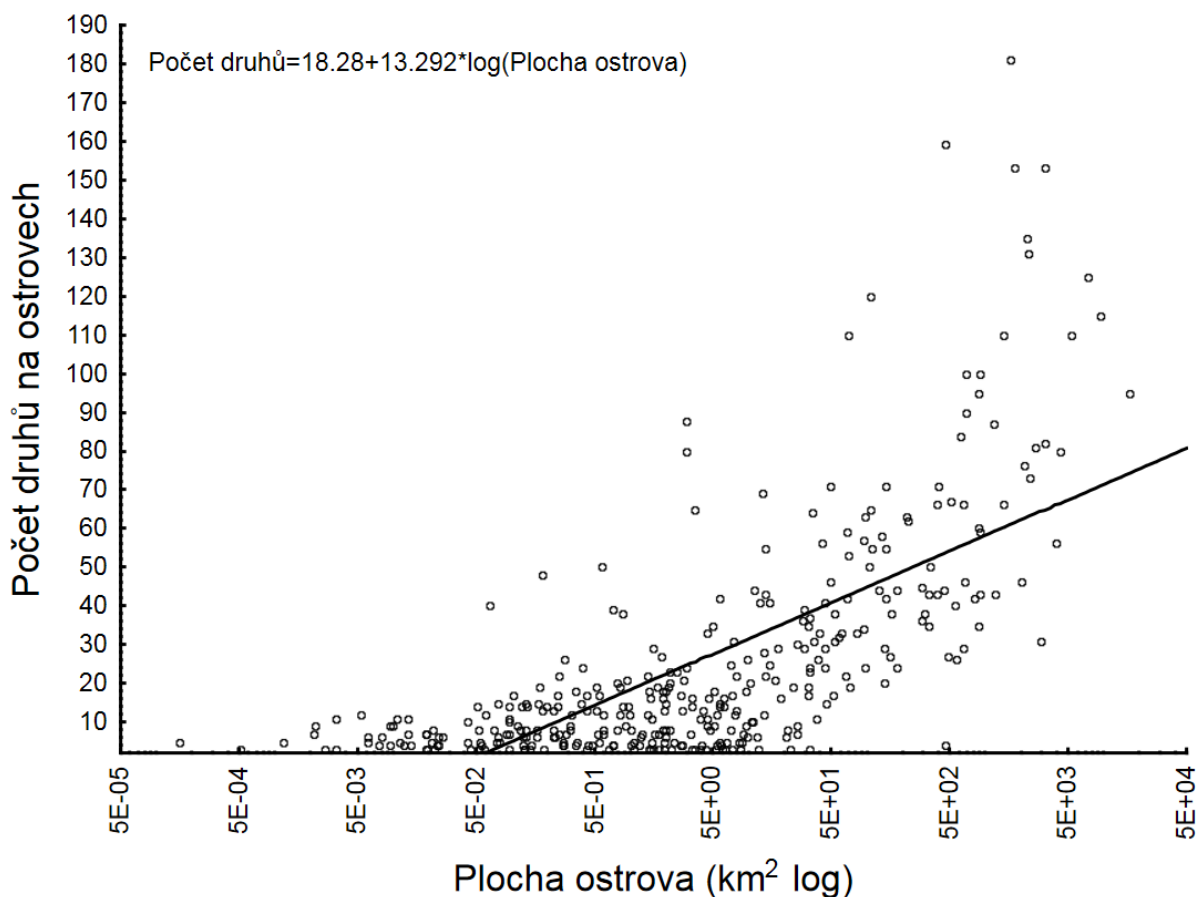
Na počtu ostrovů	Název uváděn v Birds of Melanesia	Alternativní název (pokud existuje)
2	<i>Acrocephalus orientalis</i>	<i>Acrocephalus orientalis</i>
3	<i>Aplornis anais</i>	<i>Aplonis anais</i>
1	<i>Coracina ingens</i>	<i>Coracina ingens</i>
2	<i>Coracina salomonis</i>	<i>Edolisoma salomonis</i>
3	<i>Dicrurus solomonensis</i>	<i>Dicrurus bracteatus longirostris</i>
1	<i>Gerygone hypoxantha</i>	<i>Gerygone hypoxantha</i>
1	<i>Lalage conjuncta</i>	<i>Lalage conjuncta</i>
1	<i>Malurus campbelli</i>	<i>Chenorhamphus campbelli</i>
1	<i>Melipotes carolae</i>	<i>Melipotes carolae</i>
1	<i>Monarcha ateralbus</i>	<i>Symposiachrus verticalis ateralbus</i>
2	<i>Myzomela cineracea</i>	<i>Myzomela cineracea</i>
4	<i>Pachycephala griseiceps</i>	<i>Pachycephala griseiceps</i>
2	<i>Pachycephala orioloides</i>	<i>Pachycephala orioloides</i>
1	<i>Ptilorrhoa geislerorum</i>	<i>Ptilorrhoa geislerorum</i>
2	<i>Rhipidura dryas</i>	<i>Rhipidura dryas</i>
1	<i>Zoothera atrigena</i>	<i>Zoothera atrigena</i>
4	<i>Zosterops ugiensis</i>	<i>Zosterops ugiensis</i>

Výpočty: V současnosti můžeme najít celou spoustu maker (Lepš a kol. 2006) a programů nabízejících různé výpočty a přístupy k výpočtu funkční diverzity (Pla a kol. 2012). Z různých možných metod, které jsou k dispozici k výpočtu funkční diverzity, jsem se rozhodla pro použití package FD (Laliberté 2010), pro jeho uživatelskou přátelskost a kalkulační schopnosti. Tento mi jako jediný umožnil počítat Gowerovskou nepodobnost z různých typů funkčních znaků, které jsem chtěla využít a toleroval i chybějící hodnoty. To může ošetřit ordinální proměnné, jak popsal Podani (1999) a zvládá asymetrické binární proměnné a vážené proměnné. DbFD využívá hlavní souřadnicovou analýzu (PCoA) k návratu PCoA os, které jsou potom používány jako znaky k výpočtu FD. DbFD počítá několik mnohorozměrných indexů FD, zahrnující tři indexy (Villéger a kol. 2008): funkční bohatost (FRic), funkční vyrovnanost (FEve) a funkční rozdílnost (FDiv). Také počítá funkční

rozptyl (FDis) (Laliberté 2010), Rao kvadratickou entropii (RaoQ) (Botta-Dukát 2005), skupinu funkční bohatosti (FGR) a stupeň společenstva vážený průměry hodnot znaků (CWM), index funkčního složení. Některé z těchto indexů mohou být váženy druhovou abundancí. DbFD zahrnuje několik flexibilních možností, například korekce dat či jejich vážení. Používané váhy jsem nastavila na 1 pro nejvýznamnější funkční charakteristiky. Výše zmíněné charakteristiky, které na sebe byly částečně závislé, jsem nastavila, tak aby jejich součet dával plnou váhu (tj. 1). Například v případě potravní specializace a jejich „dummy“ proměnných byly váhy nastaveny na 0,5 a $9 \times 0,05$.

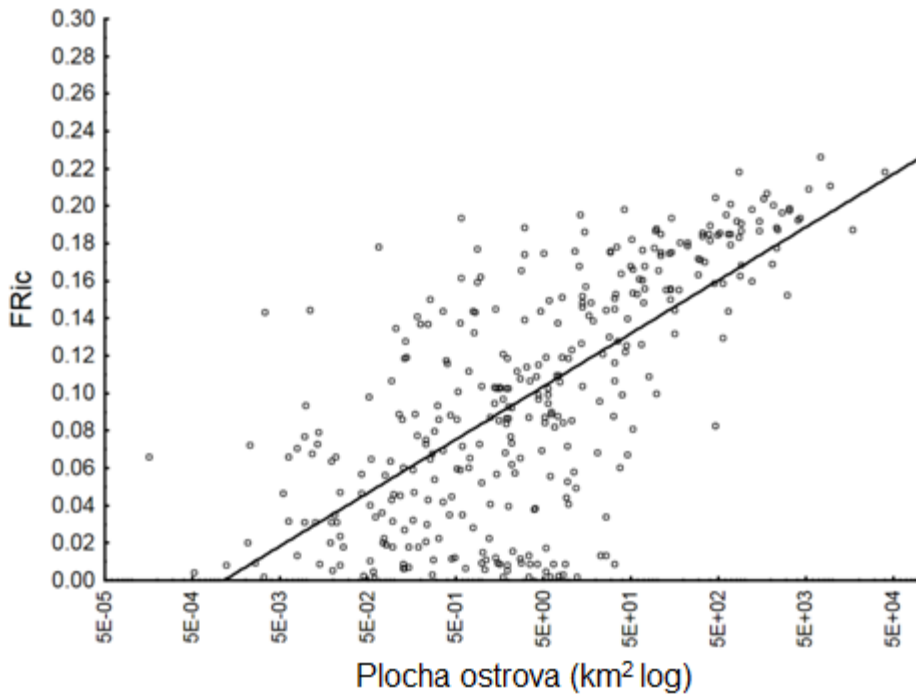
13 Výsledky

Funkční diverzitu jsem spočetla pro 393 ostrovů, na kterých se vyskytuje více než tři druhy ptáků. Na těch ostrovech, které měli rozlohu 0,02 ha až 38 520 km², se vyskytovalo mezi třemi a 181 ptačími druhy. Druhová bohatost ptáků stoupala exponenciálně s velikostí ostrova a se sklonem $Z = 13,29$ (Obr. 7).

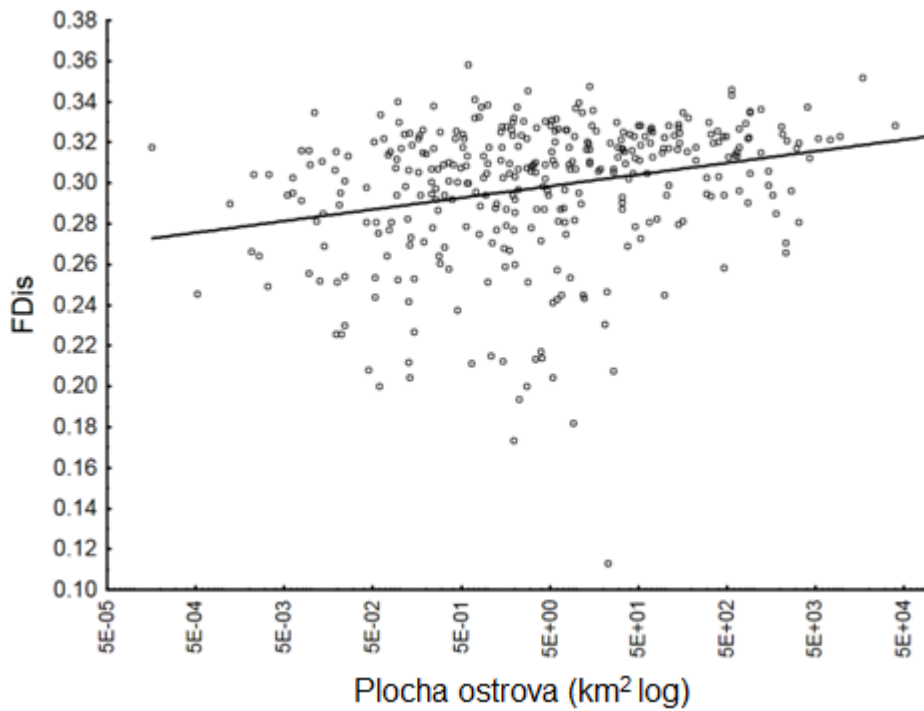


Obr. 7: Závislost počtu ptačích druhů na velikosti ostrova v semi-logaritmickém prostoru.

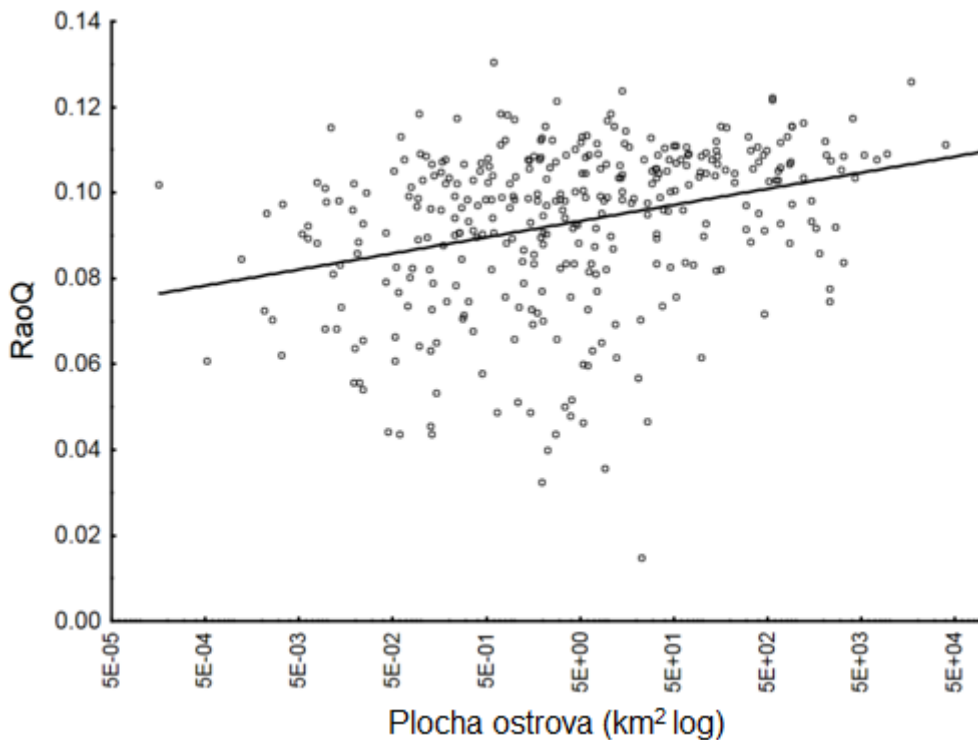
Jednotlivé indexy funkční diverzity vykazovaly různé vztahy s velikostí ostrovů. Nejsilnější korelaci s plochou ostrova jsem zjistila pro funkční bohatost [$FRic = 0,084 + 0,028 * \log(\text{Plocha ostrova})$, $r = 0,257$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,662$; Obr. 8] a méně slabší pro funkční rozptyl [$FDis = 0,295 + 0,006 * \log(\text{Plocha ostrova})$, $r = 0,118$, $P = 0,027$, $r^2 = 0,02$; Obr. 9] a pro Rao kvadratickou entropii [$RaoQ = 0,091 + 0,004 * \log(\text{Plocha ostrova})$, $r = 0,133$, $P < 0,013$, $r^2 = 0,018$; Obr. 10]. Jak bylo řečeno výše, RaoQ a FDis jsou odvozeny od podobného základu, proto není překvapivé, že je i jejich vztah k ploše ostrova podobný. Silnou pozitivní korelaci mezi funkční bohatostí FRic a slabší korelaci mezi funkčním rozptylem FDis a plochou ostrova jsem potvrdila i poté, co jsem se zaměřila specificky na jednotlivé skupiny funkčních charakteristik (Obr. S1 - 3 v přílohách, charakteristiky týkající se morfologie, ekologie a životní strategie).



Obr. 8: Závislost indexu funkční bohatosti FRic na velikosti ostrova v semi-logaritmickém prostoru.



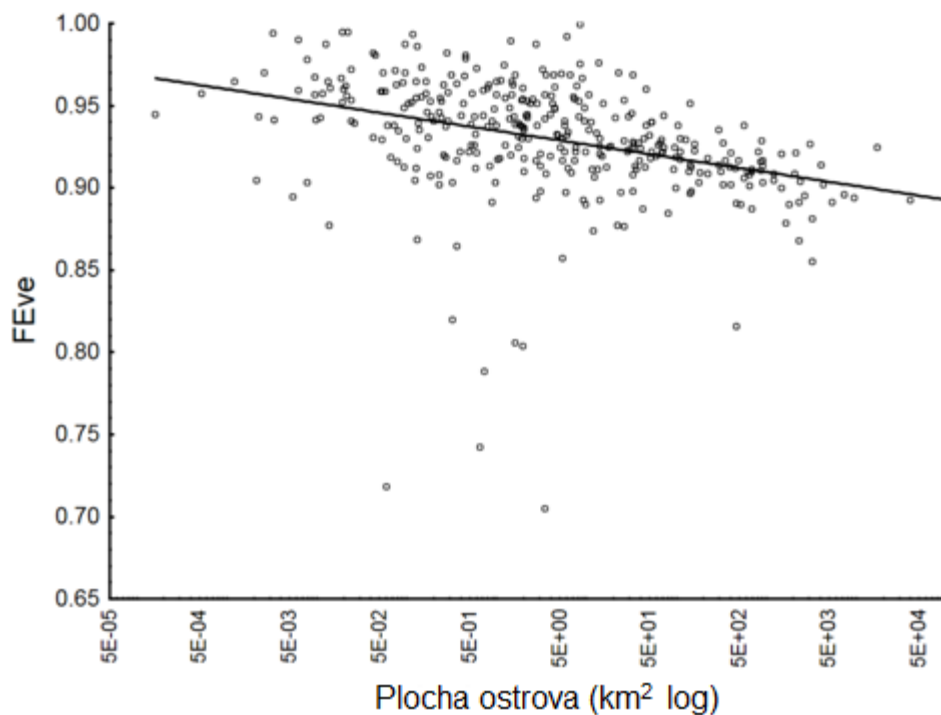
Obr. 9: Závislost indexu funkčního rozptylu na velikosti ostrova v semi-logaritmickém prostoru.



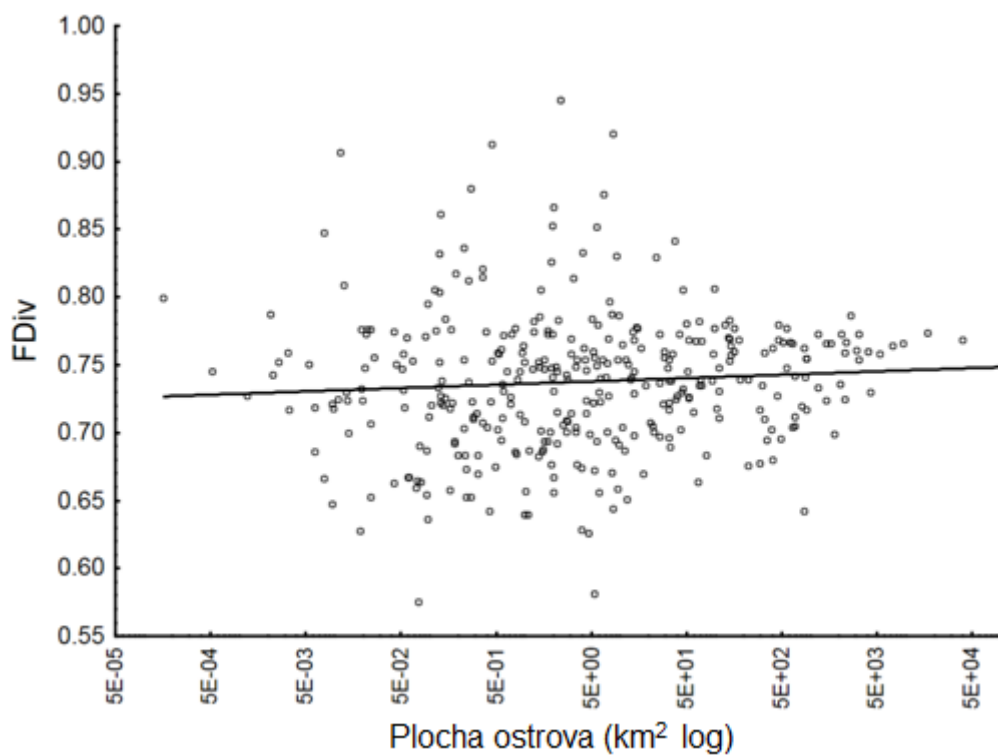
Obr. 10: Závislost Rao kvadratické entropie (RaoQ) na velikosti ostrova v semi-logaritmickém prostoru.

Na rozdíl od vztahu předchozích indexů a druhové bohatosti s plochou ostrova, funkční vyrovnanost korelovala signifikantně negativně s velikostí ostrovů [FEve = $0,935 - 0,008 * \log(\text{Plocha ostrova})$, $r = -0,13$, $P = 0,015$, $r^2 = 0,017$, Obr. 11]. Při bližším zkoumání jednotlivých skupin funkčních charakteristik jsem tento trend potvrdila pro funkční charakteristiky ekologických, ale ne pro váhu těla (Obr. S1 - 3 v Přílohách). Při použití samotné váhy těla se trend funkční vyrovnanosti s velikostí ostrova téměř neměnil.

Posledním sledovaným indexem byla funkční rozdílnost (FDiv), která nevykazovala žádnou nebo jen velmi slabou pozitivní korelaci s plochou ostrova [FDiv = $0,736 + 0,003 * \log(\text{Plocha ostrova})$, $r = 0,069$, $P = 0,199$, $r^2 = 0,005$, Obr. 12]. Při sledování vztahu mezi FDiv a velikostí ostrova pro jednotlivé skupiny funkčních charakteristik jsem tento trend potvrdila u váhy těla (morfologického znaku) a u ekologických znaků týkajících se sběru potravy a využívaného prostředí, ale ne pro funkčních charakteristiky týkající se rozmnožování a šíření (Obr. S1 - 3 v Přílohách).

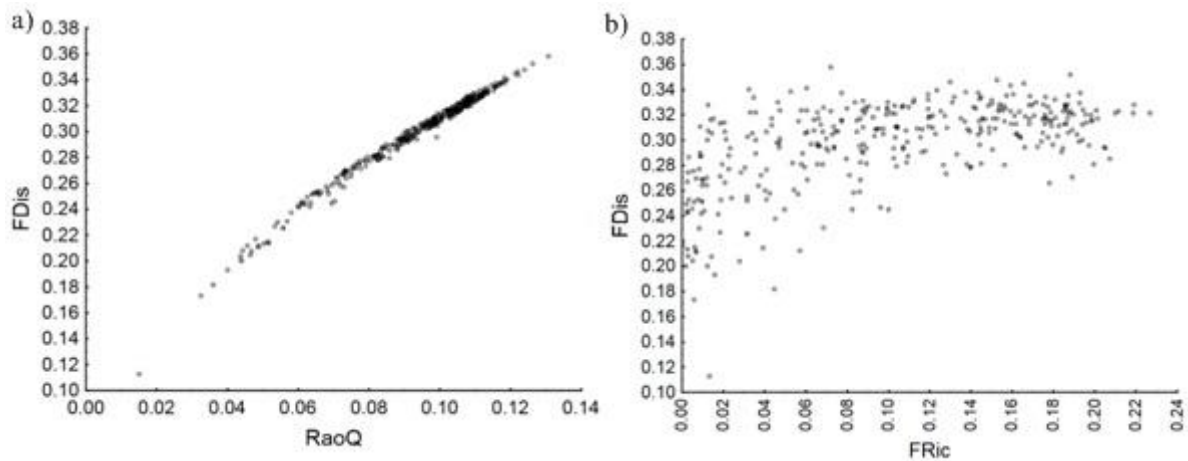


Obr. 11: Závislost indexu funkční vyrovnanosti (FEve) na velikosti ostrova v semi-logaritmickém prostoru.



Obr. 12: Závislost indexu funkční rozdílnosti (FDiv) na velikosti ostrova v semi-logaritmickém prostoru.

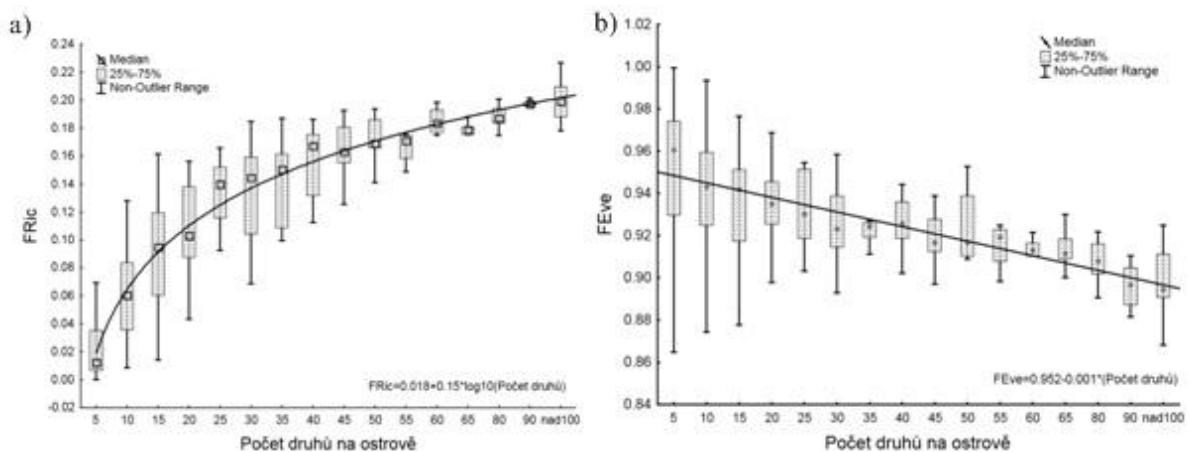
Zatímco FDis a RaoQ korelovali signifikantně pozitivně ($r = 0,99$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,982$; Obr. 13a), korelace mezi FDis a FRic byla sice pozitivní, ale slabší ($r = 0,56$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,316$; Obr. 13b).



Obr. 13: Vztah mezi funkční diverzitou měřenou indexem FDis a RaoQ (a) a mezi FDis a funkční bohatostí měřenou indexem Fric (b).

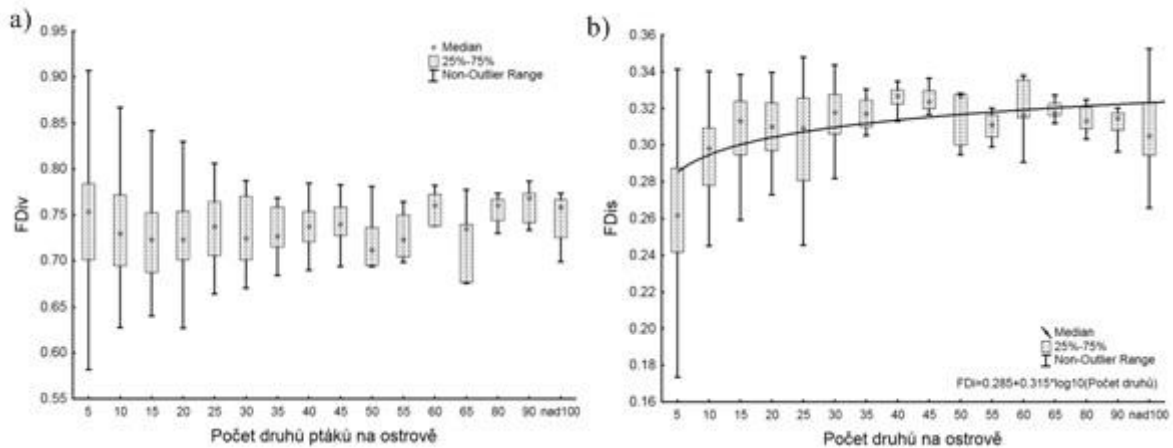
Vztah s druhovou bohatostí ostrovů

Funkční bohatost (FRic) vzrůstala lineárně až logaritmicky s rostoucí druhovou bohatostí ostrovů (Obr. 14a). Funkční vyrovnanost klesala lineárně s rostoucím počtem druhů ptáků na jednotlivých ostrovech (Obr. 14b).



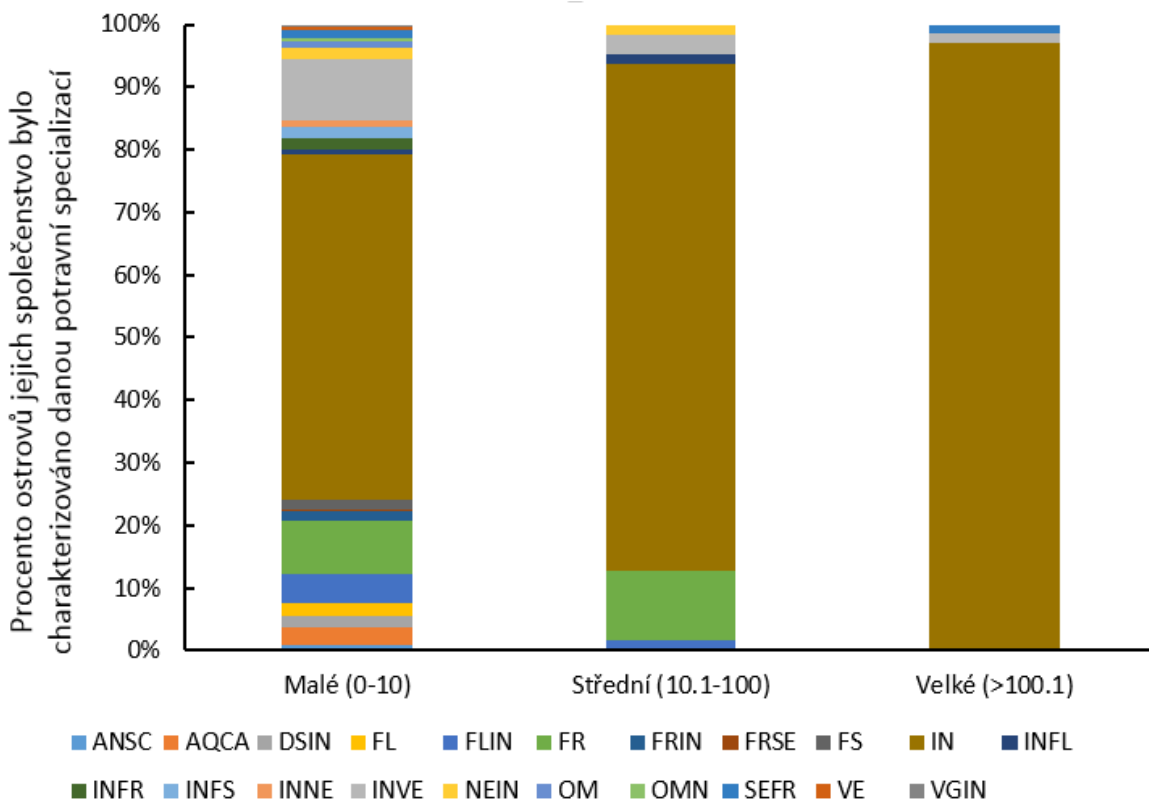
Obr. 14: Vztah mezi počtem ptačích druhů zaznamenaných na jednotlivých ostrovech a funkční bohatostí měřenou indexem FRic (a) a funkční vyrovnaností měřenou indexem FEve (b).

Funkční rozdílnost (měřená indexem FDiv) se s počtem druhů ptáků na jednotlivých ostrovech neměnila. Nicméně, variabilita tohoto indexu (tj. rozptyl hodnot pro jednotlivé ostrovy) se zmenšoval s rostoucím počtem ptačích druhů na ostrově (Obr. 15a). Funkční rozšíření (měřené indexem FDis) stoupalo logaritmicky s rostoucím počtem ptačích druhů na ostrově, nicméně rozdíly v hodnotách mezi ostrovy s malým a velkým počtem druhů byly mnohem menší než v případě indexu FRic (Obr. 15b).



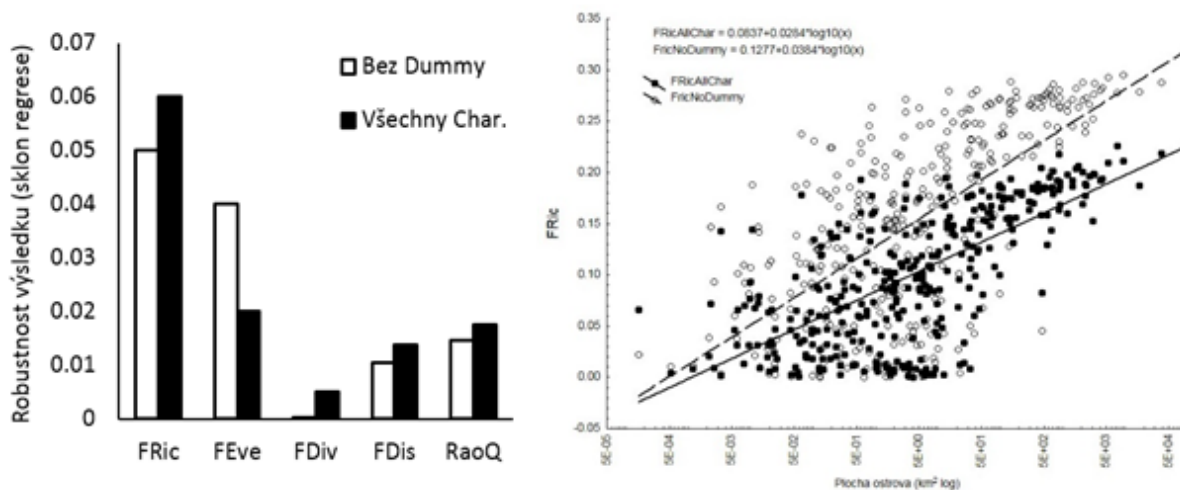
Obr. 15: Závislost indexu funkční rozdílnosti (FDiv) na počtu druhů ptáků na ostrově (a) a závislost indexu funkčního rozptylu (FDis) na počtu druhů ptáků na ostrově (b).

Většina ptačích společenstev jednotlivých ostrovů byla charakterizována jako lesní společenstva (88% všech ostrovů). Nicméně, tento trend lehce stoupal s velikostí ostrova, kdy ptáci malíčkových ostrovů (0-10 km²) byly charakterizovány jako lesní (82%), pobřežní (14%) nebo obývajíc křoviny či mokřady. Společenstva byla charakterizována jako lesní na 100% velkých ostrovů a 97% středně velkých ostrovů.



Obr. 16: Procento malých, středních a velkých ostrovů, jejichž ptačí společenstvo bylo charakterizováno danou potravní specializací (jednotlivé barvy ve sloupci). Vysvětlivky ke kódům jednotlivých potravních specializací jsou k nalezení v Tab. III.

Většina společenstev velkých ostrovů byla charakterizována jako hmyzožravá (IN), zatímco společenstva malých ostrovů byla charakterizována více potravními specializacemi (viz. více barev ve sloupci, Obr. 16). Zjistila jsem, že jednotlivé indexy reagují různě na přítomnost „dummy“ funkčních proměnných. Jednotlivé indexy podávaly většinou robustnější výsledky v případě, že „dummy“ proměnné byly přítomné a relativně méně důležité (10x méně), než když byly z datasetu odstraněny úplně. Jediný index, který reagoval opačně, byla funkční vyrovnanost (FEve), která poskytovala robustnější výsledky v případě, že „dummy“ funkční charakteristiky byly odstraněny (Obr. 17). Vztah mezi FEve a velikostí ostrova byl těsnější, a signifikantnější pokud „dummy“ proměnné byly odstraněny.



Obr. 17: Efekt odstranění „dummy“ funkčních charakteristik z datasetu na sledované indexy. Sloupcový graf ukazuje výsledky lineárních modelů, kde z dat byly odstraněny „dummy“ proměnné (bílé sloupce) či nebyly (černé sloupce). Větší hodnoty regrese znamenají menší citlivost indexu na chybějící data. Vztah mezi funkční bohatostí měřenou FRic na velikosti ostrova v případě, že z dat byly odstraněny „dummy“ proměnné (bílé body) či nebyly (černé body).

14 Diskuze

Vztah mezi druhovou bohatostí a plochou je jedním z mála osvědčených zákonů ekologie. Avšak poměrně málo studií zkoumá vztah mezi funkční diverzitou a plochou ostrovů (či fragmentů krajiny) (Karadimou a kol. 2016). Proto také zůstává vliv fragmentace biotopů na funkční diverzitu relativně špatně pochopen (Ding a kol. 2013). Různé způsoby, kterými lze vyjádřit či popsat funkční diverzitu, také mohou vykazovat rozdílné vztahy s velikostí ostrova. Ve své studii funkční diverzity ptačích společenstev na oceánických ostrovech jsem pozorovala hned čtyři různé vztahy mezi indexy funkční diverzity a velikostí ostrovů.

Nejprve jsem potvrdila exponenciální vztah mezi velikostí oceánických ostrovů a druhovou bohatostí jejich ptačích společenstev. Zatímco já jsem pozorovala, že exponent z nabývá hodnot 13,29, dříve uváděná hodnota pro ostrovy Nové Guinei byla 22 (Diamond 1973, Diamond a Mayr 1976). Tento rozdíl může být způsoben tím, že jsem ve své analýze zahrнула mnohem více ostrovů z mnohem rozlehlejšího území. Na rozdíl od mé studie Diamond a Mayr (1976) studoval druhovou bohatost jen na 8 ostrovech v těsné blízkosti Nové Guinei a na 7 vzdálenějších ostrovech) nebo na 33 satelitních ostrůvcích v blízkosti

Papui-Nové Guinei (Diamond 1973). Část rozdílu může být způsobena tím, že v mém rozsáhlém datasetu mohly být určité chyby, protože data sestávala z průběžně upravovaných seznamů ptačích druhů kompilovaných od různých autorů.

S rostoucím počtem ptačích druhů na ostrovech se objem funkčního prostoru, buď zvětšuje, nebo zůstává konstantní, vedoucí tak k silně pozitivnímu vztahu mezi funkční bohatostí a druhovou bohatostí (tj. i velikostí ostrova). V případě kvantifikace funkční bohatosti indexem FRic jsem pozorovala právě takovýto silně pozitivní vztah. Toto je očekávatelný vztah pro indexy, které berou v potaz rozsah funkčních znaků zaznamenaných ve společenstvu, bez ohledu na druhovou bohatost jednotlivých druhů. Tento vztah je typickým pro hojně používané indexy funkční diverzity a byl v minulosti často dokumentován (Halpern a Floeter 2008, Villéger a kol. 2008, Pakeman 2011). Naše výsledky se tak s předchozími poznatky shodují, protože jsem ukázala, že vztah mezi druhovou bohatostí a FRic je téměř lineární. Index se zdá být poměrně robustní, protože jsem silně pozitivní korelace mezi FRic a velikostí ostrova pozorovala i poté, co jsem funkční charakteristiky rozdělila na menší skupiny a zabývala se jimi specificky. Karadimou a kol. (2016) taktéž ukázal, že v jejich případě tento vztah nebyl ovlivněn počtem a typem funkčních charakteristik použitých v analýzách. Nicméně, v mé detailnější analýze byl index FRic senzitivní na použité funkční charakteristiky a poskytoval robustnější výsledky, pokud jsem zahrnula všechny funkční charakteristiky, včetně těch kódovaných jako „dummy“. Po odstranění „dummy“ proměnných byl vztah mezi FRic a druhovou bohatostí i méně korelovaný.

Sklon přímek (tj. exponent z) mezi funkční diverzitou a velikostí ostrova, je často srovnatelný se sklonem přímek mezi druhovou bohatostí a velikostí ostrovů, které občas ale bývají méně strmé (Karadimou a kol. 2016). Předpokládá se, že při určitém počtu druhů ve společenstvu dochází i ke stagnaci růstu této křivky a k jejímu zakřivení (tj. společenstvo má více redundantních druhů se stejnou ekologickou funkcí). Mazel a kol. (2014), který studoval tento vztah ve velkém měřítku (mezi ekoregiony), dokumentoval, že exponent z nabývá maximálních hodnot rychleji než z ve vztahu druhová bohatost-velikost ostrova, což by mohlo poukazovat, že funkční bohatost je méně citlivá na ztrátu plochy ostrova, než druhová bohatost. Moje výsledky nepodpořily tento Mazelův a kol. (2014) závěr, protože druhová bohatost stejně jako funkční diverzita měřená indexem FRic se zdají být stejně citlivé na případnou ztrátu plochy ostrova. Nicméně, při pohledu na vztah mezi FRic a velikostí ostrovů, si můžeme všimnout potenciálního drobného zakřivení (Obr. 8 a Obr. S2 – 3 v Přílohách), které nepozoruji u vztahu mezi druhovou bohatostí a velikostí ostrova (Obr. 7).

Dalším indexem, který by se mohl chovat podobně jako FRic je FDen (index založený na dendrogramu) (Petchey a Gaston 2006), který jsem ale nicméně nestudovala.

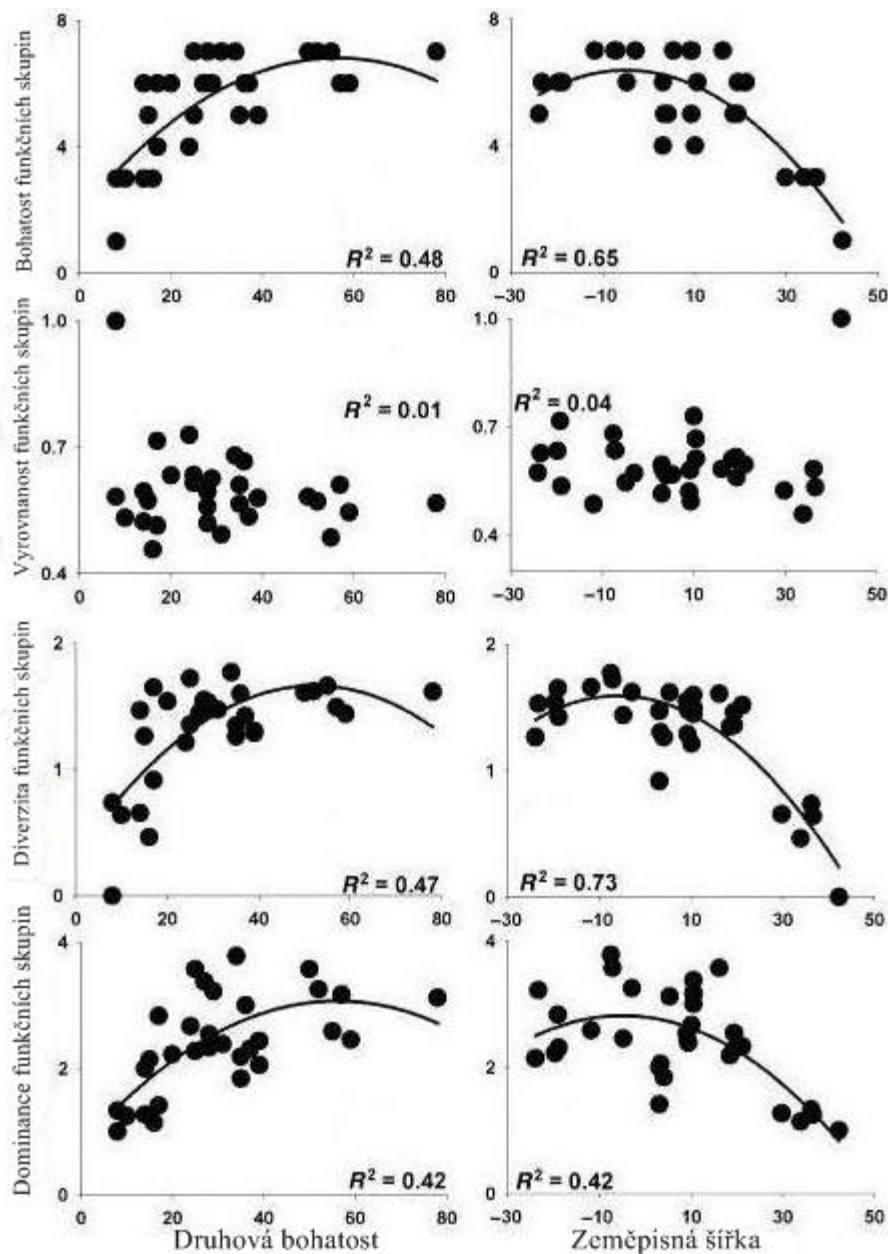
Velmi překvapivý vztah jsem pozorovala mezi funkční vyrovnaností a velikostí ostrova. Podobný negativní trend byl již dříve ukázán a diskutován (Karadimou a kol. 2016), nicméně tito autoři vysvětlili pozorovaný trend s ohledem na změny v abundancích jimi sledovaných druhů. Na rozdíl od jejich analýz, já jsem data o abundanci druhů neměla k dispozici. Pro potřeby indexu FEve jsem předpokládala, že druhy přítomné jsou extrémně hojné a druhy chybějící jsou extrémně vzácné. V rozporu s mými výsledky jsou studie, kdy FEve rostla s diverzitou krajiny (Barbaro a kol. 2014), FEve zooplanktonu rostla s diverzitou prostředí (Massicotte a kol. 2014). Moje výsledky jsou naopak srovnatelné se studií, kde FEve lučních společenstev klesala s jejich druhovou bohatostí (Whittaker a kol. 2014) a kde FEve ptáčích společenstev na ostrovech různých velikostí také klesala s velikostí ostrova, přesně tak jako tomu bylo v mojí práci (Ding a kol. 2013). Autoři jedné dřívější studie tvrdili, že klesající FEve s rostoucí plochou ostrova, může být trend sledovatelný pouze na malé škále, nicméně moje práce ukazuje, že tento trend je pro ptáky detekovatelný i na velké škále (Zhang a kol. 2012).

Funkční redundance je důležitou otázkou při studiu biodiverzity. Hypotéza říká, že mnoho druhů ve společenstvu je podobných, a mohou tedy plnit podobnou funkční roli. Proto, když jeden druh zmizí, tak jsou ve společenstvu další druhy, které mohou zastat jeho roli (Loreau a kol. 2003). FDis a RaoQ jsou indexy, kterými se měří, jak podobné jsou si druhy ve funkčním prostoru. Vysoká hodnota *FD* znamená, že shluk druhů a/nebo jejich abundancí je na okrajích funkčního prostoru, naopak nízká hodnota značí, že shluk druhů je v okolí průměrné hodnoty funkčního znaku. Hodnota *FD* indexů také říká, jestli když přidáme nový druh do společenstva, jestli tento bude více či méně podobný druhu, který se již ve společenstvu vyskytuje. V mém případě, jsem pozorovala mírně pozitivně korelovaný vztah mezi FDis a RaoQ a velikostí ostrova. Tento vztah by znamenal, že do společenstva nově přidaný druh by byl více podobný (tj. více redundantní) již existujícím druhům na velkých ostrovech a méně podobný (tj. méně redundantní) druhům na menších ostrovech. Při zaměření se na jednotlivé skupiny funkčních charakteristik jsem pozorovala vždy podobný, pozitivní, vztah mezi funkční rozdílností a velikostí ostrova. Mnou pozorovaný trend není zarážející, ale odlišný od dříve ukázaných vztahů, které byly spíše negativně korelované, žádné a jen zřídka pozitivně korelované s rostoucí velikostí ostrovů či rostoucí druhovou bohatostí (Karadimou a kol. 2016). Bohužel nevím o dalších studiích, které by se zabývaly vztahem mezi těmito

indexy a druhovou bohatostí. Mason a kol. (2005) nicméně říká, že společenstva s vysokými FD indexy mají rovnoměrně rozdělenější niky, efektivněji využívají dostupné zdroje a jsou proto stabilnější. I dle jeho definice by se tedy dal pozitivně korelovaný vztah s velikostí ostrova očekávat (Mason a kol. 2005).

Poslední mnou sledovaný index funkční rozdílnost FDiv, který nekoreloval v mé práci s velikostí ostrova. V předešlých studiích se choval víceméně náhodně, a ukazoval negativní, pozitivní či žádnou korelaci s velikostí ostrova (Ding a kol. 2013, Karadimou a kol. 2016). Zatímco Ding pouze ukázal, že FDiv nekoreluje s velikostí ostrova, Kardimou a kol. (2016) se pokoušel zjistit, proč tomu tak je. Zjistil, že v jeho případě je index velmi senzitivní na vybrané funkční charakteristiky, a při postupném odstraňování některých z nich mu v rámci stejného společenstva vycházel vztah negativní, žádný či dokonce pozitivní. Je tedy zřejmé, že i moje výsledky mohly být ovlivněny výběrem funkčních charakteristik a jejich správným výběrem a jejich dopadem na vztah mezi FDiv a velikostí ostrova bych se mohla dále zabývat. Již při pouhém rozdělení funkčních charakteristik do dvou skupin jsem pozorovala opačné trendy (viz Přílohy).

Vztahy pozorované mezi druhovou bohatostí a jednotlivými indexy funkční diverzity se podobaly vztahům pozorovaným mezi velikostí ostrova a funkční diverzitou. Při náhodném druhovém složení společenstva dochází k náhodné distribuci FD a nepozorovala jsem žádné výrazné plato, kterého by indexy funkční diverzity dosahovaly v závislosti na velikosti ostrova. Nenáhodné rozložení funkčních charakteristik by mohlo indikovat procesy, jakými jsou např. environmentální filtrování nebo funkční podobnost (Holdaway a Sparrow 2006). V mém případě se pozorovaná distribuce funkční diverzity zdála být spíše náhodná, přestože jsem to specificky netestovala. Pozorované vztahy mezi indexy funkční diverzity a druhové diverzity se zdály být podobné predikovaným vztahům a odlišné od těch, kde je funkční diverzita při určité druhové bohatosti silně filtrována (viz Obr. 18 níže).



Obr. 18: Gradienty čtyřech způsobů měření funkční diverzity vzhledem k druhové bohatosti (levý sloupec) nebo zeměpisné šířce (pravý sloupec). Souvislé čáry reprezentují signifikantní regrese, R^2 vyjadřuje koeficient spolehlivosti popisující sílu závislosti. Dle Stevens a kol. (2003). U všech křivek v levém sloupci je zřejmé jejich zakřivení a tudíž dosažení plata a maximálních hodnot funkční diverzity.

V předešlých studiích Petchey a kol. (2007) studoval funkční diverzitu ptáků na Britských ostrovech. Zjistil, že FD je nižší než se očekávalo a spolu vyskytující se druhy jsou si více podobné v jejich funkčních znacích než náhodná skupina druhů s identickým počtem. Což lze vysvětlit tím, že filtrováním životního prostředí dochází k tomu, že druhy vyskytující se

v nějaké oblasti patří obzvláště do tohoto prostředí. Micheli a Halpern (2005) s ohledem na stejnou otázku studovali dva odlišné soubory dat. Prvním z nich jsou chaluhové lesy na Channel Islands v Kalifornii a druhým je globální syntéza mořských rezervací. Micheli a Halpern (2005) chtěli přímo testovat, jak se změna druhů promítne do změn ve funkční diverzitě. Zjistili, že silně pozitivní vztah mezi druhy a funkční diverzitou a zvyšující se funkční diverzita souboru ryb se shoduje s obnovou druhové bohatosti v mořských rezervacích, nezávisle na použití metod pro klasifikaci druhů do funkčních skupin. Stevens a kol. (2003) popsali latitudinální gradienty funkční diverzity pro společenstva netopýrů Nového světa. V této studii nebyly zjištěny žádné signifikantní vzory pro vyrovnanost funkčních skupin. Pouze směrem k rovníku se FD zvyšovala rychleji, než se očekávalo. Jejich výsledky, kde se zaměřili na funkční bohatost (FR indexy), se velmi podobaly mým výsledkům.

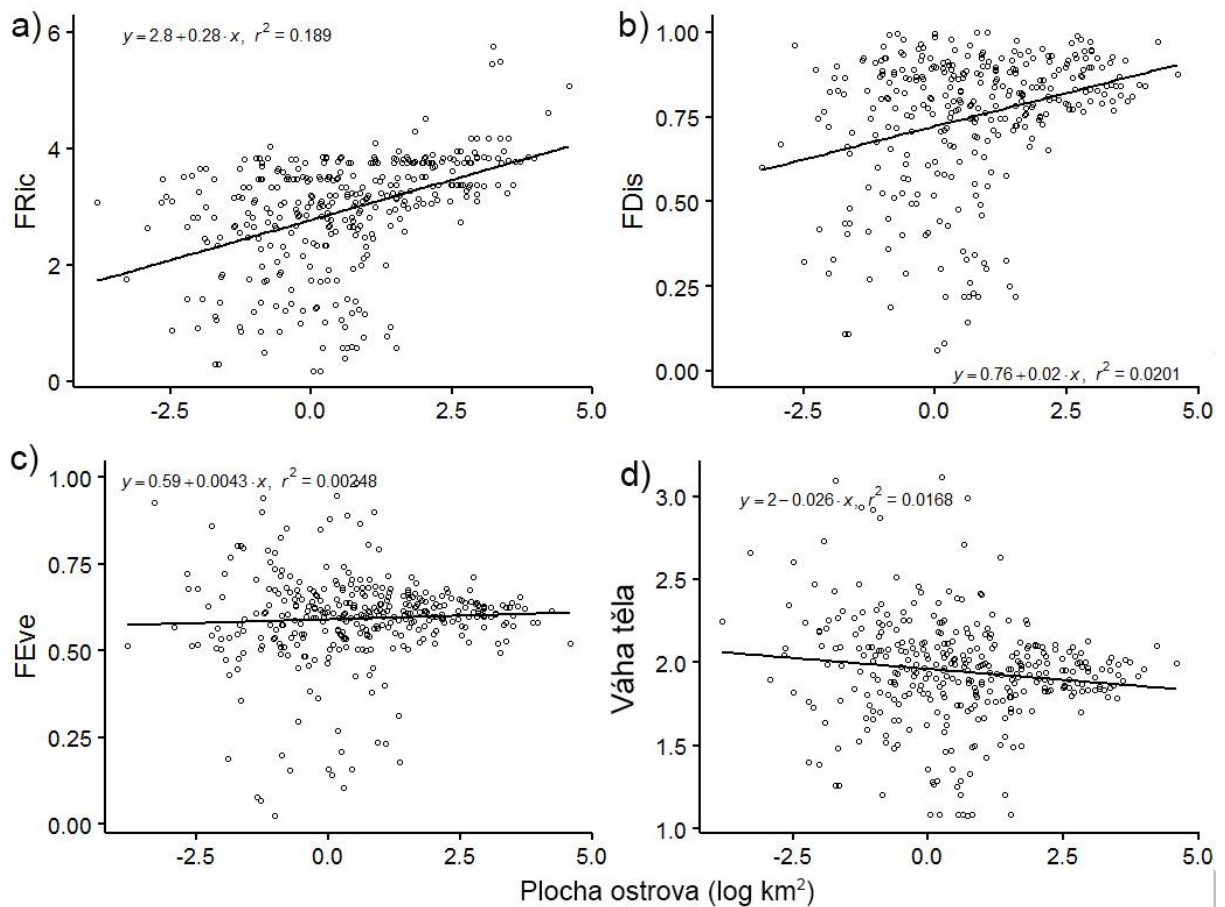
Během své práce jsem testovala i to, jaký vliv má přítomnost „dummy“ proměnných na výsledné hodnoty jednotlivých indexů funkční diverzity. Mé výsledky ukazují, že indexy většinou poskytují robustnější výsledky, pokud „dummy“ proměnné zahrnu ve výpočtech. Jediný index, který poskytoval robustnější výsledky bez „dummy“ proměnných byla funkční vyrovnanost. Dále jsem se zaměřila na to, jakou roli hrají jednotlivé typy funkčních charakteristik v pozorovaných výsledcích. Pro některé indexy jsem pozorovala robustní trendy, které se neměnily ani po výběru jiných funkčních charakteristik. Pro jiné indexy jsem pozorovala mírně rozdílné trendy. Moje výsledky tedy podporují dříve zmíněný přístup, podle kterého by se jednotlivé funkční charakteristiky, a jejich vliv na výsledky, měl testovat, a kdy by se zahrnutí jednotlivých funkčních charakteristik mělo pečlivě zkoumat.

Vše, co se týká biodiverzity, je teoreticky spjata s měřítkem, ve kterém se problematikou zabýváme. To je zajisté pravda, pokud se bavíme o vztahu mezi druhovou bohatostí a velikostí plochy (tj. ostrovní teorií v širším slova smyslu). To samé platí i s ohledem na funkční diverzitu, která je nicméně mnohem komplexnější. V mé práci jsem se zabývala tím, jak jednotlivé aspekty funkční diverzity mění s tím, jak se plocha ostrova zvětšuje, a druhy akumulují. Nově akumulující druhy se nezdají být nicméně redundantní, protože RaoQ a funkční rozptyl se stále zvětšují s rostoucí velikostí ostrova a funkční bohatost nedosahuje maximálních hodnot (a zakřivení/plata u sledovaného vztahu). Nicméně, vztah mezi funkční diverzitou a velikostí ostrova se zdá být velmi komplexní a proto by jakékoliv závěry a extrapolace měly být dělány s opatrností.

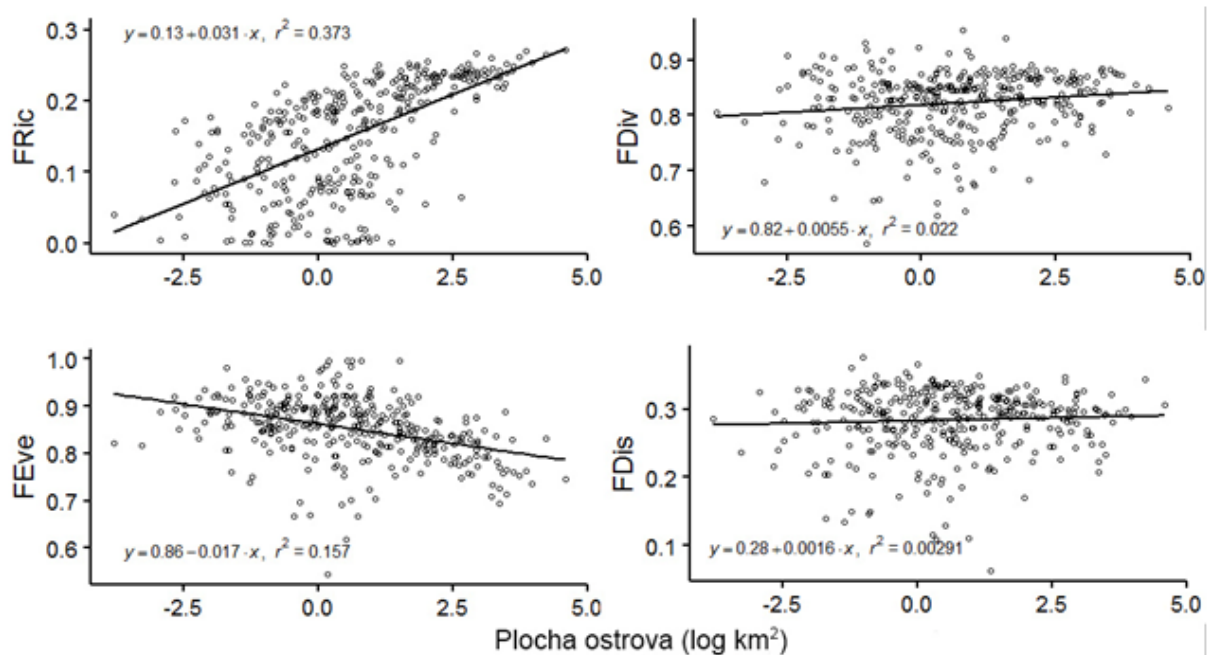
15 Závěr

Vypracovala jsem literární rešerši, ve které jsem se zaměřila na popis definice funkční diverzity, funkčních charakteristik a také diskutování vhodnosti indexů, pomocí kterých se funkční diverzita měří. V praktické části jsem se věnovala samotnému počítání funkční diverzity na ptačích společenstvech vybraných oceánických ostrovů, pro které bylo nutné nejprve získat informace o druhové bohatosti na jednotlivých ostrovech a také získat informace o funkčních charakteristikách jednotlivých ptáků, vyskytujících se na ostrovech. Pracovala jsem s pěti indexy (funkční bohatost, funkční vyrovnanost, funkční rozdílnost, funkční rozptyl a Rao kvadratická entropie) a na jejich základě jsem popsala čtyři typy vztahů mezi funkční diverzitou a velikostí ostrova.

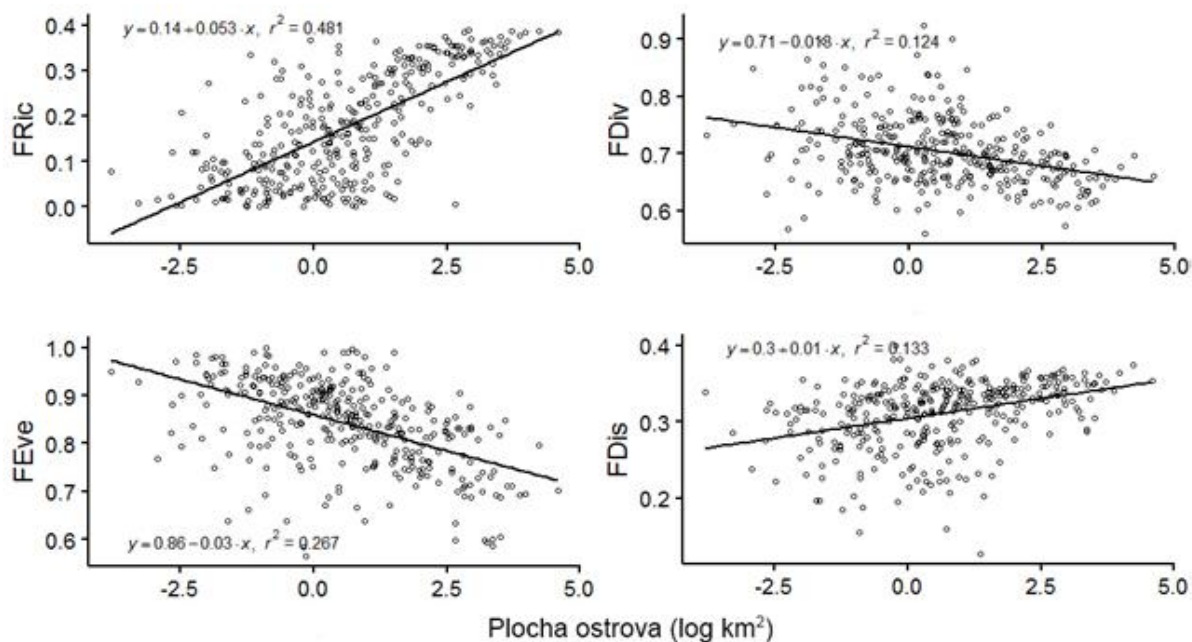
16 Přílohy



Obr. S1: Indexy funkční diverzity (funkční bohatost FRic, funkční vyrovnanost FEve, funkční rozdílnost FDis a stupeň společenstva vážený průměry hodnot váhy těla = CWM) měřené na váze těla (tj. jediném funkčním znaku). Index FDiv nelze spočítat v jednorozměrném prostoru.



Obr. S2: Indexy funkční diverzity (funkční bohatost FRic, funkční vyrovnanost FEve, funkční rozdílnost FDiv a funkční rozFDIs) měřené na funkčních charakteristikách vázajících se k příjmu potravy (tj. funkční charakteristiky týkající se výběru habitatu a preferované potravy).



Obr. S3: Indexy funkční diverzity (funkční bohatost FRic, funkční vyrovnanost FEve, funkční rozdílnost FDiv a funkční rozptyl FDis) měřené na funkčních charakteristikách vázajících se k životním strategiím (velikost hnízdního areálu, typ hnízda, velikost snůšky a schopnost migrace).

17 Literatura

- Anderson, M. J., K. E. Ellingsen, and B. H. McArdle. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* **9**:683-693.
- Anonymous. 2015. <http://traits-dgs.nceas.ucsb.edu/workspace/r/r-tutorial-for-measuring-functional-diversity>.
- Barbaro, L., B. Giffard, Y. Charbonnier, I. Halder, and E. G. Brockerhoff. 2014. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions* **20**:149-159.
- Both, C., and M. E. Visser. 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* **11**:1606-1613.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* **16**:533-540.
- Champely, S., and D. Chessel. 2002. Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics* **9**:167-177.

- Cornwell, W. K., and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* **79**:109-126.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* **87**:1465-1471.
- DeLong, J. P., B. Gilbert, J. B. Shurin, V. M. Savage, B. T. Barton, C. F. Clements, A. I. Dell, H. S. Greig, C. D. Harley, and P. Kratina. 2015. The body size dependence of trophic cascades. *The American Naturalist* **185**:354-366.
- Diamond, J. M. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* **179**:759-769.
- Diamond, J. M., and E. Mayr. 1976. Species-area relation for birds of the Solomon Archipelago. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **73**:262-266.
- Díaz, S., and M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* **8**:463-474.
- Díaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution* **16**:646-655.
- Díaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**:113-122.
- Ding, Z., K. J. Feeley, Y. Wang, R. J. Pakeman, and P. Ding. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology* **82**:781-790.
- Gitay, H., and I. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, United Kingdom, Cambridge.
- Golodets, C., M. Sternberg, and J. Kigel. 2009. A community-level test of the leaf-height-seed ecology strategy scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science* **20**:392-402.
- Gravel, D., F. Massol, E. Canard, D. Mouillot, and N. Mouquet. 2011. Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters* **14**:1010-1016.
- Gressit, J. L. 2012. *Biogeography and ecology of New Guinea*. Springer Science & Business Media, Dr. W. Junk Publishers, The Hague. Originally published 1982
- Grime, J. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**:26-31.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**:344-347.
- Halpern, B. S., and S. R. Floeter. 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **364**:147-156.

- Hillebrand, H., and B. Matthiessen. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* **12**:1405-1419.
- Holdaway, R. J., and A. D. Sparrow. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed–grassland successional sequence. *Journal of Ecology* **94**:1092-1102.
- Holmes, R., R. Bonney, and S. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* **60**:512-520.
- Hooper, D., M. Solan, A. Symstad, S. Diaz, M. Gessner, N. Buchmann, V. Degrange, P. Grime, F. Hulot, and F. Mermillod-Blondin. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Syntheses and Perspectives* **17**:195-208.
- Karadimou, E. K., A. S. Kallimanis, I. Tsiripidis, and P. Dimopoulos. 2016. Functional diversity exhibits a diverse relationship with area, even a decreasing one. *Scientific Reports* **6**:35420.
- Kraft, N. J., R. Valencia, and D. D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* **322**:580-582.
- Laliberté Etienne, L. P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits **91**: 299-305.
- Laurance, W. F. 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological conservation* **141**:1731-1744.
- Laureto, L. M. O., M. V. Cianciaruso, and D. S. M. Samia. 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* **13**:112-116.
- Lavergne, S., E. Garnier, and M. Debussche. 2003. Do rock endemic and widespread plant species differ under the Leaf–Height–Seed plant ecology strategy scheme? *Ecology Letters* **6**:398-404.
- Leps, J., F. De Bello, S. Lavorel, and S. Berman. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* **78**:481-501.
- Lepš, J., and P. Šmilauer. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge university press, Cambridge.
- Lomolino, M. 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* **9**:1-6.
- Loreau, M., N. Mouquet, and A. Gonzalez. 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**:12765-12770.

- Luck, G. W. 2002. The dynamics and conservation of a spatially subdivided avian population in a fragmented landscape. *Pacific Conservation Biology* **8**:159-169.
- Luck, G. W. 2003. Differences in the reproductive success and survival of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*) between a fragmented and unfragmented landscape. *Biological conservation* **109**:1-14.
- Luck, G. W., A. Carter, and L. Smallbone. 2013. Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS ONE* **8**:e63671.
- Luck, G. W., S. Lavorel, S. McIntyre, and K. Lumb. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* **81**:1065-1076.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 2015. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Maple Press Company, USA.
- Májeková, M., T. Paal, N. S. Plowman, M. Bryndová, L. Kasari, A. Norberg, M. Weiss, T. R. Bishop, S. H. Luke, and K. Sam. 2016. Evaluating functional diversity: missing trait data and the importance of species abundance structure and data transformation. *PLoS ONE* **11**:e0149270.
- Martin, T. G., and H. P. Possingham. 2005. Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. *Journal of Applied Ecology* **42**:400-408.
- Mason, N. W., D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**:112-118.
- Mason, N. W. H., K. MacGillivray, J. B. Steel, and J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* **14**:571.
- Massicotte, P., J.-J. Frenette, R. Proulx, B. Pinel-Alloul, and A. Bertolo. 2014. Riverscape heterogeneity explains spatial variation in zooplankton functional evenness and biomass in a large river ecosystem. *Landscape ecology* **29**:67-79.
- Mayr, E., and J. M. Diamond. 2001. *The birds of northern Melanesia: speciation, ecology & biogeography*. Oxford University Press on Demand, New York, USA.
- Mazel, F., F. Guilhaumon, N. Mouquet, V. Devictor, D. Gravel, J. Renaud, M. V. Cianciaruso, R. Loyola, J. A. F. Diniz-Filho, and D. Mouillot. 2014. Multifaceted diversity–area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Global Ecology and Biogeography* **23**:836-847.

- Micheli, F., and B. S. Halpern. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* **8**:391-400.
- Mols, C. M., and M. E. Visser. 2007. Great tits (*Parus major*) reduce caterpillar damage in commercial apple orchards. *PloS ONE* **2**:e202.
- Mouillot, D., W. N. Mason, O. Dumay, and J. B. Wilson. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**:353-359.
- Naeem, S., and J. P. Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* **6**:567-579.
- Norman W. H. Mason, D. M., William G. Lee, J. Bastow Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity **111**:112-118.
- Owen L. Petchey, K. J. G. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition **5**:402-411.
- Pakeman, R. J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* **99**:1143-1151.
- Pakeman, R. J. 2014. Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? *Methods in Ecology and Evolution* **5**:9-15.
- Petchey, O. L., K. L. Evans, I. S. Fishburn, and K. J. Gaston. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* **76**:977-985.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **269**:1721-1727.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**:741-758.
- Petchey, O. L., A. Hector, and K. J. Gaston. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* **85**:847-857.
- Pla, L., F. Casanoves, and J. Di Rienzo. 2012. How to Estimate Functional Diversity Indices. Pages 53-95 *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer.
- Podani, J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* **48**:331-340.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology* **21**:24-43.

- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* **6**:479-486.
- Schleuter, D., M. Daufresne, F. Massol, and C. Argillier. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* **80**:469-484.
- Schütz, C., and C. H. Schulze. 2015. Functional diversity of urban bird communities: effects of landscape composition, green space area and vegetation cover. *Ecology and evolution* **5**:5230-5239.
- Şekercioğlu, Ç. H., G. C. Daily, and P. R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**:18042-18047.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163**.
- Sitters, H., J. Di Stefano, F. Christie, M. Swan, and A. York. 2016a. Bird functional diversity decreases with time since disturbance: Does patchy prescribed fire enhance ecosystem function? *Ecological Applications* **26**:115-127.
- Sitters, H., A. York, M. Swan, F. Christie, and J. Di Stefano. 2016b. Opposing responses of bird functional diversity to vegetation structural diversity in wet and dry forest. *PLoS ONE* **11**:e0164917.
- Sol, D., S. Timmermans, and L. Lefebvre. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal behaviour* **63**:495-502.
- Stat, M., E. Morris, and R. D. Gates. 2008. Functional diversity in coral–dinoflagellate symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**:9256-9261.
- Stevens, R. D., S. B. Cox, R. E. Strauss, and M. R. Willig. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* **6**:1099-1108.
- Tesfaye, M., N. S. Dufault, M. R. Dornbusch, D. L. Allan, C. P. Vance, and D. A. Samac. 2003. Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability. *Soil biology and biochemistry* **35**:1103-1113.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity* **3**:109-120.
- Ulrich, W., L. Lens, J. A. Tobias, and J. C. Habel. 2016. Contrasting patterns of species richness and functional diversity in bird communities of East African cloud forest fragments. *PLoS ONE* **11**:e0163338.

- Villéger, S., N. W. Mason, and D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**:2290-2301.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil* **199**:213-227.
- Whittaker, R. J., F. Rigal, P. A. Borges, P. Cardoso, S. Terzopoulou, F. Casanoves, L. Pla, F. Guilhaumon, R. J. Ladle, and K. A. Triantis. 2014. Functional biogeography of oceanic islands and the scaling of functional diversity in the Azores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:13709-13714.
- Zhang, H., R. John, Z. Peng, J. Yuan, C. Chu, G. Du, and S. Zhou. 2012. The relationship between species richness and evenness in plant communities along a successional gradient: a study from sub-alpine meadows of the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *PLoS ONE* **7**:e49024.