

Koncepcia štruktúrálna-funkčnej organizácie spoločenstiev: gildy a funkčné skupiny

MARTIN KORŇAN

Centrum pre ekologické štúdie, Ústredie 14, 013 62 Veľké Rovné, Slovensko,
e-mail: mkornan@stonline.sk

Prijato do tisku 15. 12. 2004

1. Teória evolúcie a medzidruhovej konkurencie	81
2. Teória hierarchie a gildová koncepcia	82
3. Koncepcia funkčných skupín	86
4. Apriori a aposteriori gildy	87
5. Numerické postupy determinácie gíld	88
6. Medzidruhovú konkurenciu, štruktúra gíld a funkčná organizácia spoločenstiev ...	92
7. Modelové štúdie funkčnej organizácie gíld	95
7.1. Vtáčia gilda evertébrátov v korunke ihličnatých lesov tajgy	96
7.2. Zoskupenie drobných zemných cicavcov v púšti	97
8. Rozloženie zdrojov a gildy	98
9. Súhrn	99

1. Teória evolúcie a medzidruhovej konkurencie

Jedným zo základných pilierov modernej ekológie bolo vytvorenie modelu fungovania spoločenstiev a ekosystémov. Ako jeden z hlavných evolučných mechanizmov formujúcich a determinujúcich organizáciu a funkciu spoločenstiev a ekosystémov je chápaná medzidruhovú konkurenciu. Táto teória je založená na predpokladoch, že syntopické druhy obývajúce rovnaký ekologický priestor v rovnakom čase bojujú o prežitie – potrava a priestor. V širšom chápaní je to vlastne aplikácia Darwinovej (1859) teórie o pôvode druhov prírodným výberom. Darwinova teória je zameraná predovšetkým na vnútrodruhovú konkurenciu ako mechanizmus selekcie najkvalitnejších jedincov. Teória medzidruhovej konkurencie je aplikácia tohto princípu na vyššej hierarchickej úrovni (spoločenstvo, ekosystém), čím vlastne rieši výber najvhodnejších druhov v daných ekologických podmienkach.

Uplynulo takmer storočie od prvého vydania Darwinovho diela „Vznik druhov prírodným výberom alebo zachovanie vhodných druhov v boji o život“, keď bola prvýkrát oficiálne prijatá matematicky formulovaná teória viacrozmernej ekologickej niky (Hutchinson 1957, MacFadyen 1957), ktorá umožnila rigorózne štúdium ekologických nárokov druhov v závislosti od súboru faktorov prostredia. Týmto bol vytvorený prvý predpoklad na štúdium a testovanie medzidruhovej konkurencie na vyšších hierarchických úrovniach. Bol to veľký zlom a progresívny posun v histórii tohto vedného odboru, ktorý dramaticky

prispel a vlastne podmienil rozvoj kvantitatívnej ekológie. Dovtedy bola ekológia považovaná skôr za deskriptívnu vednú disciplínu (Lack 1945, 1947).

Nasledovné desaťročia boli značne ovplyvnené vedeckým prístupom Evelyn Hutchinsonovej a jej študentov. Jedným z jej najvýznamnejších študentov bol aj mladý americký matematik, Robert MacArthur, ktorý počas svojho života rozvinul túto teóriu a vytvoril významnú tzv. „MacArthurovskú paradigmu“, podľa ktorej evolúcia a organizácia spoločenstiev a ekosystémov bola dôsledkom procesov medzidruhovej konkurencie. MacArthur a jeho študenti vytvorili viacero významných teórií a koncepcií týkajúcich sa organizácie a fungovania spoločenstiev napr. teória rovnovážnej ostrovnej biogeografie (MacArthur a Wilson 1967), koncepcia „r“ a „K“ stratégií organizmov (MacArthur 1957, 1960), ekologický model spoločenstva „zlomenej palice“ (MacArthur a Wilson 1967), Fretwell-Lucasova hypotéza (Fretwell a Lucas 1969), teória limity podobnosti (Hutchinson 1959, MacArthur a Levins 1967), atď. MacArthur vychoval viacero významných ekológov a významne prispel k vytvoreniu tzv. „americkej ekologickej školy“. Na jeho počesť v súčasnosti každoročne Americká ekologická spoločnosť (ESA) udeľuje MacArthurovu cenu najlepšej štúdiu v tomto odbore.

Podľa modernej koncepcie je ekosystém chápaný ako otvorený kybernetický systém s tokom energie a kolobehom látok. Z dôvodu komplexnosti štruktúry ekosystému a jeho časovo-priestorových zmien, ktorá je dôsledkom pôsobenia súboru faktorov prostredia, ekológovia aplikovali viacero princípov a teórií z iných vedných oblastí na zjednodušenie a popis jeho štruktúry a procesov napr. teória hierarchie (Pattee 1973, Allen a Starr 1982, Kotliar a Wiens 1990), teória informácií (Shannon a Weaver 1963), teória chaosu (Hastings *et al.* 1993, May 1999), teória disturbancií (Mooney a Godron 1983), teória pravdepodobnosti (Rozanov 2004), teória spojitosti (Levins 1975), teória nerovnovážnej dynamiky (Wiens 1984, Weber *et al.* 1989), koncepcia ekologických gradientov (Whittaker 1967, Gauch *et al.* 1981, ter Braak 1986, ter Braak a Prentice 1988), atď.

2. Teória hierarchie a gildová koncepcia

Teória hierarchie bola aplikovaná na analýzu priestorových vzťahov v ekológii a vnútornú organizáciu spoločenstiev a ekosystémov. Jednou z jej aplikácií bol aj koncept ekologických gíld (Root 1967). Bol to veľký historický medzník v ekológii spoločenstiev, ktorý významne prispel ku komplexnému štruktúrálnofunkčnému ponímaniu gildy ako ekologickej jednotky spoločenstva. Root (1967, p. 335) definoval ekologickú gildu ako skupinu druhov, ktorá využíva rovnaký typ environmentálnych zdrojov podobným spôsobom. Gilda teda zoskupuje druhy bez vzájomnej taxonomickej príslušnosti. Postavenie gildy v klasifikácii využívania zdrojov je podobné ako postavenie rodu vo fylogenetických a taxonomických systémoch. Podľa Roota druh môže byť príslušníkom viacerých gíld napr. gildy evertebratófágov na listoch podľa potravnej klasifikácie a zároveň aj príslušníkom gildy dutinových hniezdčov podľa klasifikácie hniezdných nárokov. Paradoxom však zostáva, že jeden druh môže byť súčasťou viacerých potravných gíld počas ontogenetického vývoja (Muñoz a Ojeda 1998). Ontogenetické zmeny potravnej niky sú spôsobené predovšetkým zmenou veľkosti ústneho otvoru počas života (napr. bezstavovce, ryby, obojživelníky), a tým aj schopnosťou konzumovať rozdielne veľkú korisť.

Hlavná výhoda gildovej koncepcie je v jej orientácii na všetky syntopické druhy, ktoré prichádzajú do konkurenčných resp. medzidruhových interakcií.

Koncepcia má však aj ďalšie využitie. Ekologická nika je vo všeobecnom ponímaní chápaná v dvoch rovinách: a) funkčná úloha t.j. „zamestnanie“ druhu v ekosystéme, b) súbor faktorov resp. podmienok prostredia, ktoré umožňujú prežívanie daného druhu v spoločenstve. Vychádzajúc z tohto pohľadu, príslušníci jednej gildy majú veľmi podobné nároky v spoločenstve napr. na potravu, mikrohabitat, atď., ale neobývajú rovnakú ekologickú niku. Podľa Pianku (1980) druhy v jednotlivých gildách prichádzajú do podstatne silnejších medzidruhových konkurenčných interakcií s členmi danej gildy ako v porovnaní s členmi ostatných gíld spoločenstva.

Termín gilda bol prvýkrát použitý v anglickej mutácii Schimperovej (1903) monografie „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“ pri preklade nemeckého slova „Genossenschaften“. Schimper definoval štyri skupiny rastlín, ktorých existencia je závislá od iných rastlín – liany, epifyty, saprofyty a parazity ako ekologické gildy. Simberloff a Dayan (1991) spomínajú Drudeho definíciu gildy – „Artengenossenschaften“ ako skupiny druhov, ktoré migrujú z jednej oblasti do druhej. Tieto definície sa v ekologickej literatúre neujali, termín ekologická gilda sa viac-menej striktnie používa v Rootovom (1967) chápaní ako bolo vysvetlené v predchádzajúcej časti, i keď istá variabilita v ponímaní definície a koncepcie stále existuje.

Jaksić (1981) navrhuje, že je potrebné rozlišovať medzi „skutočnými“ gildami spoločenstva založenými na reálnom využívaní zdrojov ekosystému druhmi z rôznych systematických skupín a taxonomickými gildami zoskupení (spoločenstiev v zmysle taxocenóz). Na rozdiel od pôvodnej definície gíld v zmysle Roota (1967), kde jedným z hlavných kritérií pri definícii gíld bolo využívanie zdrojov „podobným spôsobom“ (*in similar manner*), MacMahon *et al.* (1981) a Jaksić (1981) sa odklňajú od tohto konceptu a navrhujú, že hlavným kritériom pri klasifikácii druhu do gildy by mal byť vplyv využívania zdroja organizmom na samotný zdroj v ekosystéme. Autori diskutujú o tom, že nie je podstatné, či organizmus využíva listy na hniezdny materiál, potravu, alebo substrát, na ktorom môžu rásť huby, ktoré sú následne konzumované, v konečnom dôsledku listy sú spotrebované a druhy, ktoré ich využívajú, patria do jednej gildy. Jaksić (1981) taktiež konštatuje, že na objektívnu analýzu spoločenstva alebo ekosystému je potrebné analyzovať všetky druhy, ktoré patria do danej gildy zo všetkých taxonických skupín. Z teoretického hľadiska je to veľký krok vpred pri kryštalizácii koncepcie. Tu však je potrebné ešte podotknúť, že pri niektorých skupinách je potrebné brať do úvahy aj zmeny v potravných nárokoch počas ontogenetického vývoja druhu (napr. bezstavovce, ryby) – ontogenetické preskoky potravných niky (*ontogenetic niche shifts*), čo sa priamo premieta v štruktúre gildových vzorcov. Muñoz a Ojeda (1998) pri základnej analýze štruktúry potravných gíld zoskupenia 10 druhov litorálnych rýb zistili prítomnosť len jednej gildy. Pri tejto analýze boli zlúčené všetky ontogenetické štádiá. Po rozdelení jednotlivých druhov do ontogenetických skupín podľa dĺžkových kategórií zistili prítomnosť štyroch gíld. U niektorých druhov bola zistená príslušnosť až ku trom typom gíld.

Prvú komplexnú klasifikáciu gíld navrhol Wilson (1999), pričom sa snažil štandardizovať a zjednotiť existujúcu nekonzistenciu v ekologickej terminológii (Tab. 1). Termíny ako napr. gilda (*guild*), funkčný typ (*functional type*), funkčná skupina (*functional group*), štruktúralne-funkčná skupina (*structure-function group*), priestorové spoločenstvo (*spa-*

tial assemblage), rastlinný typ (*plant type*), adaptívny syndróm (*adaptive syndrome*), stratégia (*strategy*), skupina druhov (*species group*) a ekologická skupina (*ecological group*) boli aplikované mnohokrát v analogických situáciách na popísanie ekologických typov druhov na základe štrukturálne-funkčného postavenia v spoločenstvách. Wilson (1999) rozdelil štrukturálne-funkčné zoskupenia druhov (štrukturálne jednotky) do dvoch základných skupín - alfa (α) a beta (β) gildy podľa podobnosti rozdeľovania zdrojov a časovo-priestorovej distribúcie (Tab. 1). Koncepcia vychádza z dvoch základných typov porovnania spoločenstiev na základe rozdielov medzi prírodnými podmienkami (beta porovnanie) a rozdielov vo využívaní zdrojov (alfa porovnanie) v porovnávaných typoch cenóz. Rozdelenie do alfa a beta skupín bolo aplikované do viacerých koncepcií v ekológii napr. diverzity (Whittaker 1972) a ník (Pickett a Bazzaz 1978).

Wilsonov koncept je založený na rozdieloch medzi druhmi v nárokoch na zdrojovú niku – beta gildy (*resource niche*) a v rozdieloch indikujúcich nároky na životné prostredie – alfa gildy (*environmental conditions*), čím je to vlastne aplikácia Whittakerovej (1972) koncepcie na štrukturálno-funkčnej úrovni spoločenstiev. Tieto dve kategórie sú koncepčne rozdielne postavené, čím majú aj iné využitie v ekologických štúdiách. Nutné je však podotknúť, že celý Wilsonov koncept je založený na rôznych modeloch popisujúcich mechanizmus koexistencie druhov, čím sa priamo dotýka fungovania mechanizmu medzidruhovej konkurencie a interakcií medzi druhmi v časovo-priestorovo-zdrojových rovinách. Celý koncept klasifikácie je v princípe založená na troch základných mechanizmoch koexistencie druhov – mechanizmus rozdelenia zdrojov na základe časových rozdielov ich využívania jednotlivými druhmi (*temporal partitioning*), na základe druhovo špecifických rozdielov vo využívaní rozdielných zdrojov v rámci ekosystému (*resource type partitioning*) a priestorových rozdieloch vo výskyte druhov (*spatial partitioning*). Druhá úroveň Wilsonovej klasifikácie, členenie alfa a beta gíld na jednotlivé subkategórie ($\beta 1$ – $\beta 5$), je heterogénne postavená, lebo kombinuje metodológiu, predovšetkým jej objektivitu pri determinácii gíld spolu s klasifikáciou na základe iných kritérií. Autor dáva na rovnakú hierarchickú úroveň metodológiu determinácie typologických gíld (kategórie $\beta 3$ – $\beta 4$), spolu ostatnými typmi beta gíld (kategórie $\beta 1$ – $\beta 2$, $\beta 5$), pričom aj tieto typy beta gíld by bolo možné ďalej metodologicky členiť na subjektívne a objektívne postavené. Ideálny model by bol pravdepodobne vyčleniť štyri základné kategórie beta gíld ($\beta 1$ – $\beta 4$) a tie ďalej členiť podľa metodológie ich determinácie.

Na základe klasifikačnej schémy pri kategorizácii alfa gíld autor naznačuje, že kategória $\alpha 4$ vlastné prirodzené gildy je z metodického hľadiska objektívnejšie definovaná ako kategória $\alpha 3$ objektívne typologické Rootove gildy. Autor argumentuje, že priestorové vzorce spoločného výskytu druhov t.j. gildy definované štruktúrou spoločenstva sú najobjektívnejším meradlom gildovej štruktúry spoločenstva (p. 517), pričom Rootove gildy sú ponímané ako metodologicky subjektívne postavené, lebo premenné sú definované ekológom. Osobne som presvedčený, že autor nesprávne interpretoval Rootovu koncepciu. Napríklad klasifikácia gíld na základe potravných analýz živočíchov t.j. meranie podobnosti využívania zdrojov resp. potravných ník v sledovanom spoločenstve, je porovnateľne objektívne postavená, lebo jednotlivé druhy resp. typy potravy sú vyberané samotným druhom nie ekológom, tým subjektivita výberu premenných pri analýzach odpadá. Root (1967) vo svojej práci o potravnej ekológii *Polioptila caerulea* definoval gildu ako

Tab. 1. Komplexná klasifikácia gíld (upravené podľa Wilsona 1999).

Beta gildy (prírodné podmienky): skupiny druhov, ktoré sa vyskytujú v rovnakých prírodných (environmentálnych) podmienkach. Druhy, ktoré patria do rovnakej beta gildy majú tendenciu sa vyskytovať spolu v rovnakom čase alebo priestore, pretože majú podobné nároky na prírodné prostredie. Beta gildy je možné rozčleniť do nasledujúcich skupín:

založené na distribučných vzorcoch:

$\beta 1$ priestorovo-distribučné gildy (*spatial distribution guilds*) – gildy založené na priestorovej distribúcii organizmov: napr. Palearctické/Holarktické typy fauny, Makaronézske elementy v Írskej flóre, rastliny na humus bohatých rudérálnych miest, atď.

$\beta 2$ časovo-distribučné gildy (*temporal distribution guilds*) – gildy založené na časovej variabilite výskytu a početnosti druhov: napr. skupina V, ktorá je negatívne asociovaná s obdobím dažďa.

založené na meraní charakteristík (parametrov) organizmov:

$\beta 3$ subjektívne definované beta gildy (*subjective beta character guilds*) – subjektívne postavené gildy: napr. tropické trváce listnaté stromy, hemikryptofyty, atď. Do tejto kategórie môžu patriť priestorovo aj časovo-distribučné gildy definované na základe subjektívnych kritérií ($\beta 1$ - $\beta 2$ gildy).

$\beta 4$ objektívne definované beta gildy (*objective beta character guilds*) – objektívne postavené gildy napr. skupina II s „S“ znakmi. Kategória môže zahŕňať objektívne definované priestorovo aj časovo-distribučné gildy ($\beta 1$ - $\beta 2$ gildy).

$\beta 5$ odozvné gildy (*response guilds*) – gildy, ktoré podobne reagujú na určitý ekologický podnet resp. faktor napr. tieňu tolerantné druhy, ktoré zregenerujú po ohni a sú schopné prežívať aj vo forme semennej banky.

Alfa gildy (využívanie zdrojov): skupiny druhov, ktoré majú podobné nároky na ekologické zdroje. Druhy v rovnakej alfa gilde majú tendenciu nevyskytovať sa spoločne t.j. princíp medzidruhového konkurenčného vylúčenia. Medzidruhová konkurencia je medzi druhmi jednej gildy výrazne vyššia ako v porovnaní s ostatnými druhmi. Alfa gildy sa členia do nasledujúcich skupín:

definované na základe premenných popisujúcich využívanie ekologických zdrojov (Rootova koncepcia ekologických gíld):

$\alpha 1$ subjektívne a priori Rootove gildy (*subjective a priori Rootian guilds*) – gildy definované subjektívne a netestované

$\alpha 2$ testované a priori Rootove gildy (*tested a priori Rootian guilds*) – gildy definované subjektívne, ale testované objektívne

$\alpha 3$ objektívne typologické Rootove gildy (*objective character Rootian guilds*) – gildy definované objektívne

gildy definované na základe správania druhov:

$\alpha 4$ vlastné prirodzené gildy (*intrinsic guilds*) – principiálny rozdiel medzi Rootovými gildami ($\alpha 1$ – $\alpha 3$), ktoré sú definované na základe charakteristík definovaných ekologom, vlastné prirodzené gildy sú definované na základe vzorcov spoločného výskytu druhov (*patterns of species co-occurrence*). Gildy sú definované samotnou štruktúrou spoločenstva. Podobne ako v prípade Rootovej koncepcie (1967), aj $\alpha 4$ gildy môžu byť definované pomocou údajov o distribúcii druhov alebo na základe experimentálnych testov (Wilson a Roxburgh 1994, Wilson a Gitay 1999).

skupinu syntopických druhov, ktoré využívajú rovnaký typ environmentálnych zdrojov podobným spôsobom. Metodológia definície gíld ani jej objektivita nebola v práci rozoberaná. Wilsonova koncepcia nie je vlastne nová koncepcia definície gildy, jedná sa len o nový spôsob jej determinácie nie na základe vzorcov využívania zdrojov, ale na základe vzorcov spoločného výskytu druhov. Wilsonova metodika je zameraná na určenie medzidruhových asociácií t.j. meranie medzidruhových interakcií a vzorcov koexistencie v priestore, ale nie na určenie mechanizmu tvorby gíld t.j. určenie medzidruhových asociácií na základe využívania samotných zdrojov, určenie limit podobnosti druhov, atď. Wilsonova metodika len zachytáva finálnu štruktúru gíld bez mechanizmu jej tvorby. Možno by bolo pre konzistenciu vo vývoji koncepcie sa pridržať pôvodnej definícii gildy v zmysle využívania zdrojov a beta gildy chápať skôr ako ekologické skupiny.

Pri zjednodušení spoločenstva do funkčných jednotiek z pohľadu potenciálnej medzidruhovej konkurencie a možných interakcií sú najdôležitejšie potravné a priestorové preferencie druhov, vyjadrené jednoduchou dvojrozmernou ekologickou nikou. Spôsob, akým sú zdroje využívané, nie je rozhodujúci. V konečnom dôsledku podobná potravná stratégia a morfológické adaptácie môžu viesť k využívaniu rozdielnych zdrojov a naopak diametrálne rozdielna stratégia môže viesť k využívaniu podobných zdrojov napr. kôrovník (*Certhia familiaris*) a mravec hôrny (*Formica rufa*). Osobne sa nazdávam, že aplikovanie Rootovho „podobným spôsobom“ pri funkčnej analýze gíld hrá druhotnú úlohu. Druhou stránkou problému je však „realita“ súčasných ekologických výskumov. Drvivá väčšina doposiaľ realizovaných štúdií gíld bolo taxocenologicky orientovaných. Žiaľ, je to dôsledkom vysokej rôznorodosti analytických metód používaných v súčasnej ekológii, ktoré sú špecificky orientované a silne prispôbené výskumu istej taxonomickej skupiny. Doposiaľ nemáme jedinú tzv. „univerzálnu“ metódu napr. na odhadovanie populačných hustôt druhov resp. metódy s rovnakou chybou odhadu, ktoré by umožňovali a boli aplikovateľné na všetky taxonomické skupiny v danom spoločenstve resp. ekosystéme. Preto z hľadiska praktických možností budeme pravdepodobne ešte dlhú dobu svedkami silne taxocenologicky orientovaných štúdií gíld. Na záver a snáď najdôležitejšie je podotknúť, že na skutočne objektívnu štruktúrnu analýzu spoločenstva a determináciu potravných vzťahov je potrebná komplexná inventarizácia bioty sledovaného ekosystému, lebo predvídať všetky potenciálne interakcie medzi druhmi je a priori prakticky nemožné, a tým aj určenie všetkých dôležitých dimenzií (premenných), ktoré by mali byť použité pri klasifikácii gíld.

3. Koncepcia funkčných skupín

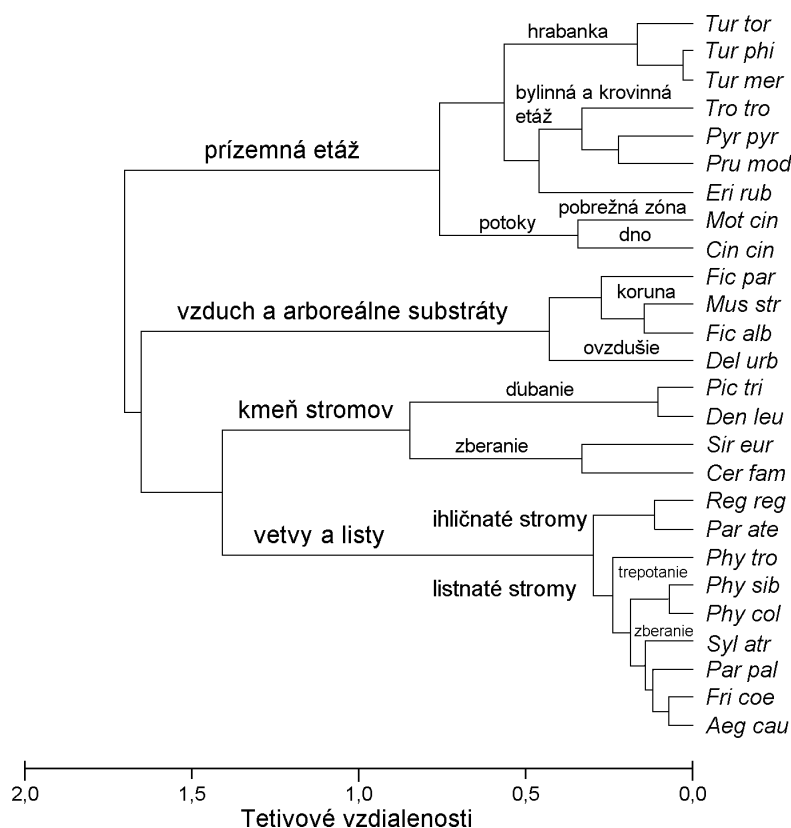
Paralelne s koncepciou ekologických gíld sa vytvárala aj koncepcia funkčných skupín resp. jednotiek (*functional groups*) spoločenstiev a ekosystémov (Blondel 2003). Cummins (1974) prvý definoval funkčnú skupinu ako skupinu organizmov aspoň čiastočne taxonomicky nezávislých, ktoré zabezpečujú dôležité procesne-orientované funkcie v ekosystéme. Druhy, ktoré patria do jednej funkčnej skupiny plnia analogické funkcie v ekosystéme, t.j. do istej miery sú to opakujúce sa funkčné jednotky. Pri porovnaní s gildovou koncepciou, ktorá je orientovaná na využívanie zdrojov ekosystému, koncepcia funkčných skupín je zameraná na zabezpečovanie rôznych funkcií v ekosystémoch napr. biochemických cyklov, opel'ovania, rozširovania semien, ochrany proti herbivor-

ným druhom, odolnosti voči inváziám alebo ohňu, atď. Ako názorná ukážka veľmi dobre popisujúca koncepciu môže slúžiť Gilbertova (1980) schéma funkčných skupín tropických ekosystémov. Takzvané mobilné spájacie skupiny (*mobile links groups*) zabezpečujú dôležité funkcie ako napr. opelenie (kolibríky, netopiere, motýle a včely), rozširovanie semien (vtáky a netopiere) a ochranu rastlín (mravce). Druhy, ktoré zabezpečujú tieto funkcie, patria do rovnakej účinnej skupiny (*effect group*) t.j. skupiny s podobným účinkom, pričom ako členovia gíld využívajúci rovnaký zdroj, napr. nektár (opelovače) alebo plody (rozširovače semien), môžu patriť do rovnakej odozvovej skupiny (*response group*) t.j. skupiny, ktorá ovplyvňuje ekosystém podobným spôsobom. Všetky rastliny, ktoré sú rozširované rovnakou skupinou organizmov, môžu patriť do jednej gíldy, lebo potenciálne medzi sebou konkurujú o rovnaký zdroj napr. vtáky (Herrera 1995). V prípade gíldy subjektom je druh, ktorý využíva zdroje, zatiaľ čo v prípade funkčnej skupiny subjektom je zdroj, ktorý využíva vykonávačov – členov danej funkčnej skupiny na zabezpečenie daného procesu. Tu však treba podotknúť, že medzi klasifikáciou druhov do gíld a funkčných skupín môže existovať prienik t.j. rovnaký druh vtáka môže byť členom plodožravce gíldy a zároveň aj členom funkčnej skupiny prenášačov semien, toto nemusí však platiť pre členov plodožravce gíldy, ktorí počas trávenia zničia semená rastlín.

4. Apriori a aposteriori gíldy

Z metodického hľadiska existujú dva principiálne odlišné postupy ako vyjadriť štruktúru gíld v spoločenstvách: a priori a a posteriori postup (pozri Wiens 1989, Simberloff a Dayan 1991, Wilson 1999). A priori prístup (ďalej apriori) je založený na subjektívnej definícii gíld na základe poznatkov z predchádzajúcich štúdií. Klasifikácia druhov sa uskutočňuje podľa existujúcich poznatkov predovšetkým z literatúry. Autor si vopred stanoví kategórie gíld a následne zaradiť druhy do týchto kategórií (napr. Cody 1983, Krištín 1990, Tomialojc a Wesołowski 1990, Korňan 1996, Kropil 1996a, b, Korňan a Adamík v tlači). Tento postup vo všeobecnosti nevyžaduje žiadne exaktné terénne pozorovania alebo merania v skúmaných lokalitách a následné štatistické spracovanie údajov, ktorých výsledkom by mala byť determinácia gíld. Pri tomto prístupe zohráva veľmi dôležitú úlohu intuícia a predchádzajúce skúsenosti autora. Vo všeobecnosti možno a priori postup hodnotiť ako subjektívny a poskytujúci len hrubý pohľad na kategórie gíld.

A posteriori prístup (ďalej aposteriori) je naopak založený na reálnych pozorovaniach a meraniach rozličných premenných, charakterizujúcich potravné niky druhov (napr. Holmes *et al.* 1979, Cooper *et al.* 1990, Jaksic a Medel 1990, Adamík *et al.* 2003, Gianini a Kalko 2004, Korňan a Adamík v tlači). Primárne údaje sú väčšinou analyzované pomocou rôznych numerických techník spravidla viacrozmerných. Výsledkom sú zoskupenia druhov do gíld podľa podobnosti využívania stanovených premenných, ktoré by mali popisovať spôsob využívania ekologického priestoru a zdrojov v ekosystémoch. Na základe podobnosti ich využívania je možné uvažovať o prekrytí druhových ník a ďalších zákonitostiach vychádzajúcich z medzidruhovej konkurencie a koncepcie formovania spoločenstiev a ekosystémov. Jedná sa o prvý stupeň deskriptívnych štúdií s cieľom popísať funkčnú organizáciu gíld, na ktorú môžu naväzovať v ďalšom stupni experimentálne štúdie *in vitro* alebo v prírodnom prostredí s cieľom popísať funkčné usporiadanie jednotlivých druhov v gilde resp. ich medzidruhové interakcie.



Obr. 1. Príklad štruktúry potravných gíld vtákov bukovo-jedľového pralesa v Národnej prírodnej rezervácii Šrámková, Malá Fatra, podľa a posteriori prístupu. Dendrogram 26 druhov zoskupenia, ktoré spĺňali minimálny počet 30 náhodných bodových potravných pozorovaní, bol zostrojený metódou nevážených priemerov tetivových vzdialeností (UPGMA). Vstupná matica 26 druhov \times 38 premenných reprezentovala priemernú výšku kmeňa jednotlivých druhov a jej štandardnú odchýlku, smer pohybu pri hľadaní potravy, frekvencie využívania potravných substrátov a potravných stratégií. Hierarchická klasifikácia s prevzorkovaním vstupnej matice (Pillar 1999) determinovala 6 kategórií potravných gíld: zberači v prízemnej etáži, evertebratófágy viazané na toky, evertebratófágy vo vzduchu, d'atle, zberači na kmeni a evertebratófágy v korune ($P < 0,1$). Rozlíšiť však bolo možné až 9 kategórií potravných gíld, ale skupiny druhov na úrovni 7 a 8 zhlu- kov neboli signifikantne rozdielne (Korňan 2004).

5. Numerické postupy determinácie gíld

Z numerického hľadiska možno aplikovať viacero postupov a posteriori rozlíšenia gíld, ktoré môžu viesť k hierarchickej ako i nehierarchickej výslednej štruktúre gíldového vzorca spoločenstva. Jaksić a Medel (1990) rozdelili štúdie gíld uskutočnené do roku 1990 celkovo do štyroch skupín podľa numerického dizajnu použitého na determináciu gíldovej štruktúry.

Prvú skupinu reprezentovala štúdia Ingera a Colwella (1977), kde bola aplikovaná analýza najbližšieho suseda (*nearest neighbor analysis*). Štruktúra gíld bola definovaná na základe párového porovnania podobnosti potravných ník druhov. Pre každý druh bolo defino-

vané centrum ich potravných ník, pričom vzdialenosť medzi centrami potravných ník jednotlivých druhov bola vyjadrená na základe prieniku ich potravných ník. Podobnosť druhov bola vyjadrená indexom prieniku potravných ník podľa vzorca „1 – vzdialenosť“ (vždy v intervale 0 – 1). Vzdialenosť bola vyjadrená podľa hodnôt indexu potravných ník. Štruktúra gildy bola graficky vizualizovaná pomocou analýzy hlavných komponentov (PCA) maticou párových prienikov potravných ník medzi druhmi spoločenstva. Druhy, ktoré využívali zdroje podobným spôsobom, vytvárali v priestore zhluky, ktoré odpovedali potravným gildám. Rozptyl a/alebo štandardná odchýlka medzi prienikom blízko stojacich druhov bola rádovo nižšia ako pri porovnaní s druhmi z iných zhlukov. Autori nedefinovali presne hranice medzi jednotlivými gildami napr. na základe úrovne prieniku medzi druhmi, neterminovali priemernú veľkosť gildy, taktiež postup nedokázal identifikovať presnú druhovú príslušnosť k jednotlivým gildám. Štúdia bola orientovaná na porovnanie usporiadania spoločenstiev obojživelníkov a plazov a ich potravných ník v troch typoch tropických biotopov v Thajsku – neopadávy les, opadávy les a poľnohospodárske polia.

Druhú skupinu reprezentujú štúdie založené na aplikácii viacrozmerných numerických metód ako rôzne typy hierarchických klasifikácií a ordinácií na determináciu gildového vzorca. Typickými príkladmi sú štúdie Holmesa *et al.* (1979), Saba (1980), Wagnerovej (1981), Mac Nallyho (1994), Adamíka *et al.* (2003) ai. Ako ukážkový príklad môžu slúžiť štúdie Holmesa *et al.* (1979) a Holmesa a Rechera (1986), ktoré boli metodicky podobne riešené. Štruktúra potravných gild bola určená na základe výsledku zhlukovej analýzy, pričom gildy boli oddelené na základe priemernej Euklidovskej vzdialenosti medzi všetkými pármí druhov matice. Štruktúra gildového vzorca bola interpretovaná pomocou analýzy hlavných komponentov (PCA).

Tretiu skupinu reprezentuje práca Lawlora (1980) a Joerna a Lawlora (1980), ktorý aplikoval Monte Carlo procedúru na determináciu gildového vzorca s následným využitím aglomeratívneho algoritmu. Skupiny druhov boli oddelené od ostatných zhlukov väčšou vzdialenosťou ako vzdialenosť medzi párom dvoch najnepodobnejších druhov v danom zhluke resp. gilde.

Štvrtú skupinu predstavuje svojím spôsobom netradične poňatá analýza gild Adamsa (1985), ktorý aplikoval rozdeľujúcu metódu (*unfolding technique*) navrhnutú Coombsom (1964) na analýzu preferovaných foriem správania v psychológii. Rozdeľujúca teória je založená na predpoklade, že každý druh reaguje na nekonečnú množinu podnetov, do ktorých patria aj zdroje ako napr. potrava. Potravné nároky sú v ekológii vyjadrené formou matice využívania zdrojov, ktorá môže byť redukovaná len do niekoľkých kľúčových dimenzií vyjadrujúcich najdôležitejšie resp. limitujúce osi (faktory) zdrojov, ktoré rozdeľujú druhy do skupín. Ak sú tieto zdroje rozložené pozdĺž jednej osi, pre ktorýkoľvek druh možno na tejto osi určiť istý ideálny bod, ktorý vyjadruje jeho hypotetický ideálny zdroj, na ktorý je ekomorfologicky adaptovaný. Ideálne body druhov budú lokalizované na rovnakej osi jedine za predpokladu, že využívajú danú zdrojovú os a využívajú zdroje podobným spôsobom. Nadväzujúc na horeuvedené, gilda môže byť definovaná ako zoskupenie sympatrických druhov, ktorých preferencie pre istý druh kľúčových zdrojov môžu byť rozložené a zapadajú do jednej osi. Metóda neumožňuje rozdeľovať druhy spoločenstiev do hierarchicky usporiadanej štruktúry, čo bol pravdepodobne jeden z hlavných dôvodov prečo sa v ekológii spoločenstiev nepresadila. Ďalší vývoj numerickej metodológie analýzy gild bol zameraný na vývoj nových typov aglomeratívnych klasifikácií a ordinácií umož-

ňujúcich štatistické testovanie rozdielov medzi zhlukmi (Strauss 1982, Jakšić a Medel 1990, Pillar 1999, 2001).

Všetky spôsoby determinácie gíld, s výnimkou Adamsovho (1985), ktoré klasifikovali Jakšić a Medel (1990) do štyroch skupín, sú založené na viacrozmerných numerických metódach. Každá skupina reflektuje len istý vývojový stupeň v spôsobe determinácie gíld. Medzi prvou a druhou skupinou však neexistuje jasná hranice, lebo predstavitelia prvej skupiny Inger a Colwell (1977) použili na determináciu gíld aj analýzu hlavných komponentov (PCA), čo by ich podľa Jakšićovho a Medelovho (1990) klasifikačného systému radilo medzi štúdie patriace do druhej skupiny.

Ako piatu skupinu by sme mohli charakterizovať determináciu gíld pomocou algoritmov *steepest-ascent hill climbing* (SAHC) a *random-mutation hill climbing* (RMHC) navrhnutých Mitchellom (1997) s aplikáciou RV_{gp} indexu (Wilson 1989). Začínajúc s náhodným rozložením druhov do dvoch gíld, algoritmus SAHC v jednotlivých cykloch náhodne presúva druhy medzi jednotlivými gildami s cieľom minimalizovania hodnôt RV_{gp} indexu. Algoritmus RMHC náhodne vyberá druhy v jednotlivých cykloch, vybratý druh je presunutý pokiaľ dôjde k zníženiu hodnôt indexu RV_{gp} . Cieľom klasifikácie je dosiahnutie optimálneho rozloženia druhov v gildách. Pri determinácii gíld bol najprv použitý algoritmus RMHC a následne SAHC. Keďže v každom cykle výpočtu je presúvaný len jeden druh, veľkosť gíld sa môže meniť počas procesu hľadania optimálnej štruktúry. Finálnym výsledkom analýzy môže byť niekoľko nezávislých (ortogonálnych) klasifikácií druhov do gíld z jedných údajov, čo môže z ekologického aspektu znamenať, že ekologické spoločenstvá zložené z rovnakých druhov môžu byť štruktúrované do niekoľkých alternatívnych gildových vzorcov. Tieto alternatívne klasifikácie druhov do gíld sú chápané ako nezávislé a pôsobia simultánne. Z metodického hľadiska išlo o veľký pokrok v priestorovo-štruktúrnem usporiadaní spoločenstiev a determináciách gildových vzorcov. Predtým boli prakticky všetky štúdie gíld založené na viacrozmerných numerických metódach, ktoré viedli len k vytvoreniu jednej finálnej klasifikácie druhov do gíld (napr. Holmes *et al.* 1979, Sabo 1980, Wagner 1981, Holmes a Recher 1986, Székely a Moskát 1991, Krištín 1992, Mac Nally 1994, Giannini a Kalko 2004), ktorá nemusela vždy odpovedať skutočnému ekologickému rozloženiu druhov do gíld a mohla byť významne ovplyvnená procesmi náhodnej dynamiky. Metóda doposiaľ bola aplikovaná len na popis štruktúry gíld v rastlinných spoločenstvách (Wilson a Roxburgh 1994, Wilson a Gitay 1999).

Z teoretického hľadiska je nutné pri delení spoločenstiev do funkčných jednotiek uvažovať, do akej miery zistené usporiadanie reflektuje a je stabilné pre daný typ spoločenstva resp. ekosystému. S tým priamo súvisí aj otázka aposteriori definície gíld t.j., ktoré druhy je možné začleniť do jednej gildy a ktoré druhy by mali patriť už do inej gildy, taktiež na akej hierarchickej úrovni by sa mali gildy definovať, ako možno určiť a testovať stabilitu usporiadania gíld v jednom type spoločenstva, do akej miery je štruktúra gíld časovo a priestorovo stabilná pre daný typ spoločenstva? Mnohé z týchto otázok sa priamo týkajú testovania stability funkčného usporiadania spoločenstva a samotnej existencie gíld (Connor a Simberloff 1979), ktoré je reprezentované zhlukmi druhov. So štatistického hľadiska sa jedná o testovanie ostroty zhlukovej štruktúry druhov t.j. určenie štatistickej pravdepodobnosti stability zhlukov. Názory na toto spektrum otázok sa veľmi líšia. Doposiaľ bolo navrhnutých päť štatistických postupov pri definícii gíld. Holmes *et al.* (1979) a Holmes a Recher (1986) ako prvý navrhujú definovať gildy pomocou hierarchických klasifikácií,

pričom druhy spoločenstva rozdelili do gíld na základe kritéria priemernej Euklidovskej vzdialenosti medzi druhmi v spoločenstve. Priemerná Euklidovská vzdialenosť bola vypočítaná z matice podobnosti využívania potravných substrátov, priemernej výšky kŕmenia, potravných stratégií a priemernej váhy druhov reflektujúc Rootovu koncepciu (1967). Tu však vyvstáva otázka, do akej miery je toto funkčné usporiadanie spoločenstva reprezentované zhlukmi druhov podľa vopred definovaných kritérií štatisticky stabilné, t.j. do akej miery možno štatisticky rozlíšiť jednotlivé zhľuky. Z teoretického hľadiska je to nesmierné dôležité pri hľadaní zákonitostí štruktúrneho usporiadania spoločenstiev. Tento problém sa priamo dotýka koncepcie štruktúry a hierarchického usporiadania spoločenstiev a jeho stability v časovo-priestorových mierkach. Prvou lastovičkou v tomto trende bola štúdia gíld 11 druhov spoločenstva troch taxonomických tried (plazy - hady, vtáky, a cicavce) v San Joaquin Experimental Range, stredná Kalifornia, na základe prieniku potravných ník vypočítaného podľa zloženia potravy (Jaksić a Medel 1990). Autori aplikovali Lawlorov (1980) RA 4 algoritmus prevzorkovania vstupnej matice na výpočet „pseudonáhodných hodnôt“ indexu prieniku potravných ník. Na určenie štatistických rozdielov medzi zhlukmi určenými hierarchickou klasifikáciou použili Straussov (1982) postup, čím vlastne vytvorili ďalší spôsob štatistickej determinácie gíld. Hlavnou slabosťou postupu bolo, že dendrogram reprezentoval mnohopárové porovnanie druhov, zatiaľ čo zhľuky boli štatisticky rozlíšené len na základe párového porovnania druhov. Kritická hodnota štatistického testu mala byť vypočítaná pre mnohopárové porovnanie. Ale i v tomto prípade do procesu determinácie gíld vstupuje faktor pozorovateľa, ktorý zodpovedá za výber prevzorkovacieho permutačného algoritmu (*bootstrap resampling algorithm*) vstupnej matice, čo sa môže výrazne odraziť vo výsledkoch výsledných vzorcov (Lawlor 1980, Harvey *et al.* 1983, Gotelli 2000).

I keď pravdepodobne matematicky definované klasifikácie gíld predstavujú najobjektívnejší prístup, taktiež i tie majú isté slabiny. Landres (1983) konštatoval, že hierarchická klasifikácia vždy vytvorí zhľuky z dôvodu prítomnosti istého stupňa diskontinuity v údajoch. Navyše rozdielne kritériá podobnosti môžu byť definované pri interpretácii skupín. Okrem toho rozdielne viacrozmerné metódy (napr. typ klasifikačného algoritmu, použitá metrika, transformácie, atď.) dávajú rozdielne výsledky, a taktiež analýza rozdielných podjednotiek u veľkej matice s rozdielnou vnútornou koreláciou medzi premennými môže poskytovať rôzne výsledky inak štandardnej procedúry (Harvey *et al.* 1983, James a McCulloch 1985, Wiens 1989, Jackson 1997, Pillar 1999, Gotelli 2000).

Z teoretického uhla pohľadu koncepcia ekologických gíld vychádza z MacArthurovskej paradigmy, kde hlavnú úlohu pri evolúcii spoločenstiev hrala medzidruhovú konkurencia. Z empirického hľadiska dokázať, resp. preukázať mechanizmus medzidruhovej konkurencie na funkčné usporiadanie gíld sa ukázalo veľmi problematické. Vo všeobecnosti možno štúdie štruktúry gíld rozdeliť do dvoch základných kategórií: (1.) deskriptívne vzorce štruktúry gíld a (2.) vzorce funkčnej organizácie gíld (Mac Nally 1983). Deskriptívne štúdie majú za cieľ určiť štruktúru gíld na základe terénnych meraní využívania zdrojov medzi jednotlivými druhmi spoločenstva (napr. Caswell 1977, Holmes *et al.* 1979, Lawlor 1980, Wagner 1981, Adams 1985, Holmes a Recher 1986, Jaksić a Medel 1990, Mac Nally 1994, Cody 2000, Adamík *et al.* 2003, Korňan 2004) v zmysle aposteriori prístupu (Korňan a Adamík v tlači). Deskriptívne štúdie možno ďalej rozdeliť podľa typu premenných použitých na determináciu štruktúry gíld do dvoch základných kategórií: (1) analýza podobnosti potravných ník, ktorá je založená na analýze potravy sledovaných druhov (Jaksić a Braker

1983, Krištín 1992, Jaksić *et al.* 1993, Brandl *et al.* 1994, Muñoz a Ojeda 1998, Giannini a Kalko 2004) a (2) analýza podobnosti substrátových ník založená na analýze podobnosti miesta zberu potravy (Holmes *et al.* 1979, Holmes a Recher 1986, Mac Nally 1994, Adamík *et al.* 2003).

Pre komplexné chápanie divergencie potravných ník druhov v spoločenstvách a štúdium konvergencie spoločenstiev je potrebná aj fylogenetická analýza príbuznosti druhov na základe morfológických a molekulárnych znakov (Brandl *et al.* 1994, Giannini a Kalko 2004). Na základe porovnania podobnosti potravných nárokov 30 druhov netopierov monofyletickej čeľade Phyllostomidae s využitím hierarchickej klasifikácie a korešpondenčnej analýzy potravných vzoriek a fylogenetických vzťahov s využitím hierarchickej klasifikácie morfometrických a molekulárnych znakov sa zistila podobnosť medzi potravným správaním predchodcov patriacich do 6 – 7 skupín a potravným správaním súčasných zástupcov čeľade patriacich do 7 typov potravných gíld. Na základe podobnosti štruktúry potravného dendrogramu a fylogenetických dendrogramov možno pozorovať divergenciu potravných ník druhov hlavne na základe potravnej špecializácie na živočíšnu a rastlinnú potravu, pričom fytofágne druhy sa ďalej špecializovali na fruktivorné druhy orientované na kľúčové druhy rastlín rodov *Ficus* a *Piper* a nektarivorné druhy. Špecializácia na rôzne typy potravných substrátov hrala veľmi dôležitú úlohu aj pri divergencii potravných ník spoločenstiev obojživelníkov a plazov (Inger a Colwell 1977) a vtáčích zoskupení (Holmes *et al.* 1979, Holmes a Recher 1986, Korňan 2000, Adamík *et al.* 2003, Adamík a Korňan 2004).

6. Medzidruhovú konkurencia, štruktúra gíld a funkčná organizácia spoločenstiev

Štúdie funkčnej organizácie gíld vychádzajú z terénnych experimentov a manipulácií s cieľom popísať pomocou experimentálnych disturbancií interakcie medzi druhmi v rámci jednej gíldy u taxocenóz (Hairston 1981, Minot 1981, Garcia 1983, Alatalo *et al.* 1985, Alatalo a Moreno 1987, Gustafsson 1987, Leal *et al.* 1998) alebo druhmi v rámci gíldy spoločenstiev (Morin *et al.* 1988, Aho *et al.* 1997, 1999). Experimentálne štúdie sú vlastne druhým stupňom, ktorý nadväzuje na deskriptívne štúdie gíld, ktorých cieľom je určiť druhové usporiadanie gíld v spoločenstve. Z uvedeného je zrejmé, že väčšina deskriptívnych štúdií je postavená na hierarchicky vyššej úrovni ako funkčné štúdie jednej gíldy resp. medzidruhových interakcií medzi vybranými druhmi jednej gíldy. Deskriptívne štúdie bez experimentálnych manipulácií nedokážu vylúčiť alternatívne hypotézy vzniku ekologických gíld ako napr.: (1) divergencia druhov počas evolúcie rozdeľovania zdrojov, (2) konkurenčný mutualizmus, (3) koevolúcia, (4) predácia, (5) výber numerických metód atď. Všetky tieto mechanizmy môžu byť chápané ako spoluúčinkujúce pri formovaní štruktúry gíld, pričom finálne usporiadanie gíld môže byť výsledkom vzájomného pôsobenia súboru týchto faktorov. Niektorí ekológovia upozorňujú aj na hypotézu, že súčasné usporiadanie druhov a ich rozdelenie do gíld môže byť výsledkom minulých konkurenčných interakcií medzi druhmi (*ghost of competition past*), ktoré sú už v súčasnosti potlačené alebo skryté (napr. Connell 1980, Rosenzweig 1981). Minulé konkurenčné interakcie mohli viesť k vytvoreniu rôznych modelov koexistencie druhov ako hlavného evolučného mechanizmu na zabezpečenie dlhodobej stability (equilibria) v spoločenstvách (Schoener 1974, Wilson 1990). Tu je však nutné konštatovať, že vnútrodruhovú konkurenčnú interakciu sú niekoľkonásobne silnejšie

ako medzidruhové interakcie (Fretwell 1972, Schroder a Rosenzweig 1975, Milinski 1979, Gustafsson 1987, Kacelnik *et al.* 1992).

Mac Nally (1983) rozdelil štúdie funkčnej organizácie gíld do troch základných skupín podľa náročnosti a výpovednej hodnoty: (1) meranie prieniku využívania zdrojov (napr. Arlettaz *et al.* 1997, Korňan 2000), (2) demonštrovanie interakcií, (3) demonštrovanie skutočnej tzv. oslabujúcej resp. depresívnej konkurencie (napr. Minot 1981, Reed 1982, Aho *et al.* 1997, 1999, Leal *et al.* 1998, Grieco 2003). Tieto tri kategórie zároveň odrážajú aj úroveň, do akej miery sú zistené interakčné vzorce medzi sledovanými druhmi v rámci jednej gildy preukazné na to, aby sme mohli konštatovať, že medzidruhovú konkurenciu vplyva na formovanie štruktúry gíld. Depresívna konkurencia (*depressive competition*) je chápaná tak, keď konkurenčné interakcie jedného druhu v syntopických a synchronických podmienkach potláčajú existenciu iného druhu v danej gilde, čo sa môže prejavovať znížením populačnej hustoty, zníženou natalitou, úspešnosťou reprodukcie, zmenami v alometrických rastových parametroch, atď. Depresívnu konkurenciu môžeme rozlíšiť na tri základné typy: (1) exploatačná konkurencia (*exploitation competition*), (2) interferenčná konkurencia (*interference competition*) a (3) nepriama konkurencia (*indirect competition*). Exploatačná konkurencia je chápaná tak, keď prítomnosť konkurenčného druhu limituje ekologické zdroje ako napr. potrava, hniezdné možnosti, biotop, atď. v syntopických a synchronických podmienkach (Hairston 1981, Minot 1981, Gustafsson 1987, Pfister 1995, Leal *et al.* 1998, Aho *et al.* 1999). Interferenčná konkurencia sa prejavuje správaním medzi sociálne dominantným druhom a sociálne submisívnym druhom, pričom sociálne dominantný druh vytláča submisívny druh z jeho potravných ník (Alatalo *et al.* 1985, Sherry a Holmes 1988, Nour *et al.* 1997). Nepriama konkurencia je chápaná ako medzidruhové konkurenčné interakcie, ktoré sú realizované prostredníctvom tretieho druhu alebo gildy, ktorý/á priamo nevstupuje do konkurenčných interakcií (Strauss 1991, Wootton 1992, 1993, Heske *et al.* 1994). Nepriama konkurencia môže byť generovaná napr. zmenami vo vegetačnej štruktúre biotopu (Heske *et al.* 1993), ktoré ovplyvňujú napr. abundanciu potravných zdrojov alebo ich dostupnosť, a tým aj demografické parametre dotknutého druhu, ktorý nie je priamym konkurentom druhu generujúcim zmeny biotopu.

Pri odhadovaní prieniku využívania zdrojov je rozhodujúce, či sa jedná o meranie prieniku ník (*resource overlap, niche overlap*) alebo meranie prieniku ník vo využívaní dostupných zdrojov (*competition coefficient*). Aplikácia indexu prieniku využívania zdrojov (Mac Nally 1983) je skresľujúca a podáva len veľmi hrubý obraz o možných konkurenčných vzťahoch v rámci jednej gildy. Index neberie do úvahy dostupnosť zdrojov v ekosystéme, a preto jeho hodnoty neindikujú ich časovo-priestorové fluktuácie (Horn 1966, Morisita 1971, Pianka 1973). Samotný index nemusí preto odrážať skutočný prienik vo využívaní zdrojov. Výpovedná hodnota indexu závisí od výberu jednotlivých parametrov potravnnej niky. Pokiaľ je tento výber premenných skreslený, hodnoty indexu môžu byť zavádzajúce. V prípade konkurenčných koeficientov (Hurlbert 1978), vychádzajúcich z teórie viacrozmernej ekologickej niky, je možné uvažovať o reálnom prieniku vo využívaní zdrojov. Konkurenčné koeficienty sú postavené tak, aby reflektovali prienik vo využívaní zdrojov, z dostupných zdrojov v ekosystéme (Hurlbert 1978). Konkurenčný koeficient nie je na rozdiel od indexu prieniku využívania zdrojov citlivý na ich dostupnosť v ekosystéme, t.j. jeho hodnoty odrážajú aj časové fluktuácie zdrojov a ich dostupnosť pre študované druhy. Z tohto dôvodu je pokladaný za objektívnejší pri nepriamom hodnotení medzidruhovej

konkurencie. Pri tomto type štúdií vždy vzniká istá úroveň subjektivity pozorovateľa pri výbere premenných. Jedná sa predovšetkým o výber premenných popisujúcich zdrojový profil študovaného ekosystému, potravné nároky a preferencie druhov. Schoener (1982) na základe analýzy 30 štúdií zistil, že v 27 prípadoch bol zaznamenaný vyšší prienik potravných ník počas období potravnej hojnosti v porovnaní s obdobiami nedostatku. Wiens (1993) uvádza, že medzidruhový prienik medzi dvomi druhmi v spoločenstve môže byť vyšší, keď je dostupnosť zdrojov vyššia, čo podmieňuje ich využívanie v porovnaní so zdrojmi, ktoré sú vzácne. Týmto pádom oportunistické využívanie zdrojov podľa ich dostupnosti môže byť dôvodom vysokej hodnoty indexov prieniku využívania zdrojov aj konkurenčných koeficientov, a to v prípadoch, kedy je dostupnosť zdrojov vysoká v porovnaní so situáciami, keď je dostupnosť zdrojov nízka resp. sú vzácne. Sumárne možno konštatovať, že uvedené zistenia podporujú „hypotézu nerovnomerného rozdelenia zdrojov“ (Bradley a Bradley 1985) ako jedného z možných dôvodov vzniku gildovej štruktúry spoločenstiev. Oproti tomu, Jaksić *et al.* (1993) pri analýze sezónnej a medziročnej dynamiky potravných gíld 10 druhov predátorov (2 druhy líšok, 4 druhy dravých vtákov, 4 druhy sov) počas štvorročného obdobia, keby v jednom roku bola kulminácia populácií drobných zemných cicavcov, nezistil očakávané výrazné zmeny v divergencii potravných ník medzi obdobím kulminácie a populačného poklesu. Podobnosť potravy bola síce vyššia v období kulminácie, ale nie signifikantne. Dva druhy sov boli úzko potravne viazané na drobné zemné cicavce, zatiaľ čo zvyšné dva druhy sov a líšky vytvárali omnivornú potravnú gildu. Táto základná štruktúra predačných gíld zostala zachovaná v každom období. Paradoxom je, že ani v rokoch najnižšej abundancie drobných zemných cicavcov nedošlo k divergencii potravných ník predátorov, čo môže byť dôkazom stále dostatočnej abundancie potravných zdrojov. Dravé vtáky vykazovali výrazné sezónne zmeny v zložení potravy, čo bolo reflektované aj v pozícii a príslušnosti ku gíldám, pričom si buď vytvorili špecifické miesto v „potravnom hyperpriestore“, alebo menili príslušnosť medzi dvomi danými gíldami. Zloženie potravy nebolo závislé od dostupnosti potravy, ale prítomnosť predátorov a využívanie sledovanej oblasti záviseli od dostupnosti potravy. Sumárne možno konštatovať, že každý druh vykazoval špecifické reakcie na zmeny v medziročnej dynamike potravnej ponuky. Na základe uvedených zistení a vlastných poznatkov možno konštatovať, že kulminácia hlavného zdroja môže ovplyvniť len populácie druhov potravne špecializovaných na daný zdroj potravy. Populácie generalistov nie sú medzisezónnymi zmenami dostupnosti koristi až tak významne ovplyvňované ako sa pôvodne predpokladalo. Je to zároveň jedna z vážnych hypotéz vysvetľujúca diverzifikáciu a divergenciu vo využívaní zdrojov v prírodných ekosystémoch, ktorá sa odráža aj v divergencii spoločenstiev, diverzite gíld a potravných adaptáciách druhov.

Medzidruhové interakcie sú chápané ako významnejší dôkaz existencie medzidruhovej konkurencie pri formovaní gíld. Medzidruhové interakcie sú definované ako aktívne alebo pasívne obmedzovanie resp. redukovanie prístupu k zdrojom napr. teritoriálne interakcie, znižovanie dostupnosti potravy, zmeny v štruktúre biotopu, atď. Interakcie môžu byť chápané ako priestorové rozdelenie teritórií u syntopických druhov (*checkerboard distribution*), alebo priestorové rozdelenie vo využívaní zdrojov na úrovni mikrohabitatu – mikrohabitatové gildy (Robinson a Holmes 1982). Je však otázne uvažovať o príčinách tohto javu, lebo vo väčšine prípadov je možné postaviť viacero alternatívnych hypotéz vysvetľujúcich zistené skutočnosti.

7. Modelové štúdie funkčnej organizácie gíld

Oslabujúca resp. depresívna konkurencia medzi dvoma druhmi vedie k zmenám populačnej hustoty, vekovej štruktúry, rastových parametrov, fyziologickým zmenám a pod. u dotknutých druhov, čo môže viesť k znižovaniu životaschopnosti (*fitness*) populácie v daných podmienkach, napr. k produkcii menej kvalitného potomstva, zvýšenej mortalite istých vekových štádií, atď. Medzidruhová konkurencia môže ovplyvňovať demografické parametre jedného alebo oboch populácií. Ako dôkaz medzidruhovej konkurencie sa obyčajne považuje dôkaz, keď vplyvom rôznych experimentálnych manipulácií v podmienkach *in vitro* alebo v prírodnom prostredí medzi druhmi jednej gildy dochádza ku zmene resp. zmenám niektorého z hore uvedených parametrov populácií. Tu však treba podotknúť, že gildy, ktoré obsahujú väčší počet druhov (> 3), nie sú vhodné na sledovanie funkčného usporiadania a organizácie. U gíld obsahujúcich viac ako 6 druhov je to prakticky nemožné, lebo experimentálny dizajn štúdií nedokáže vylúčiť rôzne typy faktorov vyššie rádu a ich vzájomné interakcie, ktoré sú nerovnomerne rozložené medzi druhmi gildy. Konkurenčný mutualizmus a ďalšie vplyvy vyššieho rádu sú hlavným problémom pri určovaní nerovnomernej konkurencie u veľkých gíld (Vandermeer 1980, Mac Nally 1983). Mac Nally (1983) konštatuje, že počet konkurenčných funkcií ($n^2 - n$) je determinovaný pre gildu, kde „ n ” je počet druhov danej gildy. Aj v prípade, že by medzidruhová konkurencia bola jedným z hlavných faktorov determinujúcich organizáciu a funkčné usporiadanie gíld, jej preukázanie v komplexe ďalších faktorov je veľmi problematické. Informačný šum iných sprievodných faktorov vyššieho rádu by zakryl funkcie odozvy pri testovaní medzidruhovej konkurencie. Najproblematickejšou oblasťou pri experimentálnych manipuláciách gíld je konkurenčný mutualizmus. Pri experimentálnych manipuláciách, keď je jeden z členov gildy experimentálne odobratý, môže nastať situácia, že miesto tohto druhu sa obsadí novými druhmi, ktoré pokračujú v medzidruhových interakciách s pôvodnými členmi gildy. Z tohto dôvodu nie je možné v mnohých prípadoch merať pomocou experimentálnych manipulácií vplyv medzidruhovej konkurencie na vnútrogildové interakcie v prírodných podmienkach. I tu treba podotknúť, že experimenty *in natura* môžu viesť k zavádzajúcim, ba až opačným výsledkom. Ako modelový príklad môže poslúžiť aj mechanizmus medzidruhovej atraktivity (*hetespecific attraction*). Medzidruhová atraktivita slúži ako selekčný mechanizmus pri vyhľadávaní kvalitného hniezdneho biotopu migrujúcimi spevavcami patriacimi ku gilde evertibratofágov na listoch (*foliage gleaners*) hniezdiacimi v lesoch tajgy (Mönkkönen *et al.* 1990, Forsman *et al.* 1998a). Medzidruhová atraktivita medzi migrujúcimi a sedentárnymi druhmi spevavcov pomáha migrujúcim druhom pri výbere vhodného biotopu na hniezdenie. Experimentálne manipulácie – prenos sedentárnych sýkoriek z experimentálnych kvadrátov spôsobil zníženie druhovej diverzity a abundancie migrantov v plochách, odkiaľ boli odobraté a naopak zvýšenie v kvadrátoch, do ktorých boli pridané. Z aspektu testovania medzidruhovej konkurencie bola opačná odozva, než by bolo možné hypotetizovať na základe predpokladu, že medzidruhová konkurencia je jedným z hlavných prírodných mechanizmov pôsobiacich pri štruktúrnom usporiadaní a organizácii gíld a spoločenstiev. Tu narážame na fakt, že severské lesné ekosystémy sú formované inými prírodnými selekčnými mechanizmami v porovnaní s južnými lesmi. K podobným záverom dospeli aj Wiens a Rotenberry (1987) a Wiens (1989) pri štúdiu vtáčích zoskupení severoamerických krovinatých prérií. Autori konštatujú, že medzidruhová konkurencia nie je hlavným

mechanizmom formujúcim štruktúru vtáčích zoskupení, čo pravdepodobne súvisí s klimatickou premenlivosťou a nadbytkom potravných zdrojov. Dunning (1986) však spochybňuje všeobecnú platnosť tohto tvrdenia. Mnohé experimenty v ekosystémoch južného a mierneho pásma poukázali na selekčný vplyv medzidruhovej konkurencie pri formovaní vtáčích spoločenstiev (Hairston 1981, Minot 1981, Reed 1982, Garcia 1983, Sherry a Holmes 1988). Paradox zostáva, že mnohé štúdie realizované v lesoch tajgy dokázali neutrálne alebo pozitívne interakcie medzi druhmi v rámci gildy evertibratofágov v korune. Rozdiely boli interpretované drsnými klimatickými podmienkami, ktoré určujú rozdielne selekčné mechanizmy pri medzidruhových interakciách. Ďalším z možných vysvetlení môže byť faktor predácie, ktorý spôsobuje agregáciu druhov, čím sa zvyšuje pravdepodobnosť prežitia pri koexistencii s inými druhmi (Suhonen *et al.* 1993, Forsman *et al.* 1998b). Faktom však zostáva, že ani modelové štúdie funkčného usporiadania gildy evertibratofágov v korune (*foliage gleaners*) nedospeli k jednoznačne preukazným výsledkom.

7.1. Vtáčia gilda evertibratofágov v korune ihličnatých lesov tajgy

Jedným z najkomplexnejšie postavených modelových štúdií funkčnej organizácie gíld boli experimentálne štúdie medzidruhových interakcií a usporiadania gildy evertibratofágov v korune v ekosystémoch ihličnatých lesov tajgy (Alatalo 1982, Alatalo *et al.* 1985, 1987, Alatalo a Moreno 1987, Moreno a Carrascal 1993). Pôvodne sa predpokladalo, že priestorové rozloženie ník týchto druhov (sýkorky rodu *Parus* a králik *Regulus*) je primárne dôsledkom medzidruhovej konkurencie (Alatalo *et al.* 1985). Tento predpoklad vychádzal hlavne zo záverov experimentálnych manipulácií, kedy po odstránení druhov *Parus montanus* a *Parus cristatus*, došlo k rozšíreniu priestorových ník druhov *Parus ater* a *Regulus regulus*. Nasledovné experimentálne štúdie boli orientované na testovanie hypotéz, či je uvedené zistenie dôsledkom exploatačnej konkurencie alebo interferenčnej konkurencie medzi sociálne dominantnými druhmi *P. montanus* a *P. cristatus*, ktoré by mali potláčať submisívne druhy *P. ater* a *R. regulus* (Alatalo a Moreno 1987, Alatalo *et al.* 1987). Alatalo a Moreno (1987) dokázali pri experimentoch v aviáriách, že len pri odstránení väčšieho druhu *P. montanus* došlo k rozšíreniu priestorovej niky *P. ater*. Interferencia medzi druhmi bola asymetrická t.j. *P. ater* v prítomnosti *P. montanus* zmenil priestorovú niku, pri samostatnom kŕmení došlo rozšíreniu niky. Hypotéza, že väčšie druhy sýkoriek sú efektívnejšie pri hľadaní potravy vo vnútornej časti koruny stromov, sa nepotvrdila. Alatalo *et al.* (1987) však zistili rozšírenie priestorovej niky aj u sociálnej dominantného *P. cristatus* po odstránení submisívnych druhov *P. ater* a *R. regulus*. *P. montanus* v experimentálnych kŕdľov na absenciu submisívnych druhov nereagoval rozšírením priestorovej niky. Autori sumárne konštatujú, že súčasné usporiadanie priestorových ník druhov v tejto gilde je dôsledkom komplexných interakcií medzi exploatačnou a interferenčnou konkurenciou. Moreno a Carrascal (1993) oproti tomu naznačujú, že to môže byť predovšetkým dôsledkom ekomorfologickej špecializácie, ktorá priamo súvisí s využívaním rozdielnych potravných stratégií (zberanie a trepotanie, potravné postoje) a ich frekvencie v rozdielnych priestorových níkách. Sumárne snád' možno podporiť Connelovu (1980) hypotézu, že výsledné priestorové usporiadanie druhových ník gildy môže byť dôsledkom silných konkurenčných interakcií v minulosti (*ghost of competition past*), ktoré viedli k vytvoreniu špecializovaných

ekomorfologických adaptácií súvisiacich s optimálnou teóriou kŕmenia v rozdielnych priestorových nikách, pričom interferenčná konkurencia mohla byť hlavným evolučným faktorom, ktorý viedol k vzniku tohto priestorového vzorca. Faktom zostáva, že kŕmenie vo vnútornej časti koruny je bezpečnejšie z hľadiska predácie (Suhonen *et al.* 1993), čo mohol byť jeden z hlavných faktorov výsledného vzorca interferenčnej konkurencie.

7.2. Zoskupenie drobných zemných cicavcov v púšti

Ďalšou klasickou štúdiou medzidruhovej konkurencie a funkčnej organizácie taxocenóz bolo modelové spoločenstvo mikromamálií v púšti Chihuahuah, Cave Creek Bajada, Arizona (Reichman 1990, Heske *et al.* 1994). Štúdium začalo v roku 1977 s cieľom popísať medzidruhové interakcie medzi granivornými druhmi v púšti a efemérnymi rastlinami, ktoré sú ich hlavným potravným zdrojom. Hlavným cieľom štúdie bolo na základe experimentálnych manipulácií popísať mechanizmus funkčného usporiadania zoskupenia. Podľa pracovnej hypotézy vylúčením konkurenčných druhov patriacich do rovnakej potravnjej gildy by malo dôjsť k nárastu populačných hustôt druhov, ktoré sú konkurenčnými interakciami ovplyvňované, zatiaľ čo druhy drobných zemných cicavcov z iných potravných gíld by nemali byť manipuláciami ovplyvnené. Štúdium bolo realizované v dvoch dlhodobých časových radoch 1977-88 a 1988-91 (Heske *et al.* 1993, 1994). V oboch časových radoch vplyvom experimentálneho vylúčenia troch zástupcov rodu *Dipodomys* pomocou semipermeabilných ohrád, došlo v experimentálnych kvadrátoch k signifikantnému zvýšeniu populačných hustôt piatich sympatrických druhov drobných cicavcov (*Chaetodipus penicillatus*, *Perognathus flavus*, *Peromyscus eremicus*, *P. maniculatus*, *Reithrodontomys megalotis*) v porovnaní s kontrolnými plochami. Experimentálne manipulácie nemali signifikantný vplyv na populácie insektivorných druhov drobných zemných cicavcov rodu *Onychomys*. Analýzou rozdielov v abundancii odchytých jedincov medzi prvou a druhou časovou radou autori konštatujú, že populácie štyroch druhov (*C. penicillatus*, *P. flavus*, *P. eremicus*, *P. maniculatus*) boli priamo ovplyvnené konkurenčnými interakciami s potkanmi rodu *Dipodomys*, populácia *R. megalotis* reflektovala kombinované priame aj nepriame konkurenčné vplyvy súvisiace so zmenami vegetačného krytu a výberom habitu, reakcie druhov *Sigmodon hispidus* a *S. fulviventer* boli odrazom zmien vo vegetačnom kryte habitu, ktoré boli mediované absenciou potkanov rodu *Dipodomys* t.j. nepriamymi konkurenčnými vplyvmi. Štúdium však nebolo len klasickým dôkazom existencie medzidruhovej konkurencie v taxocenóze drobných zemných cicavcov, ale malo ďalekosiahly vplyv na formovanie koncepcie a chápanie mechanizmu rozdeľovania zdrojov, medzidruhovej konkurencie a funkčnej organizácie spoločenstiev. Tieto mechanizmy možno vidieť v ekomorfologických rozdieloch ako napr. veľkosť tela a šírka hryzákov (Brown 1973, Simberloff a Boecklin 1981, Bowers a Brown 1982), v priamych agresívnych interferenciách (Frye 1983, Bowers *et al.* 1987), v rozdieloch vo využívaní mikrohabitov (Brown a Lieberman 1973, Rosenzweig 1973, Price 1978, Wondolleck 1978, Thompson 1982a, Bowers *et al.* 1987), v rozdielnych antipredačných stratégiách (Thompson 1982b, Kotler 1984, Brown 1989) a v rozdielnej odozve k časovej dynamike prostredia (Kotler a Brown 1988, Brown 1989, Heske *et al.* 1993, 1994).

8. Rozloženie zdrojov a gildy

Rozdiely v rozdelení zdrojov v priestore môžu zohrávať veľmi dôležitú úlohu pri rozdelení druhov do gíld (Wiens 1989). Z tohto dôvodu vyplýva, že presun druhov zo striktného náhodného rozdelenia v priestore ník môže byť dôsledkom nerovnomerného rozdelenia zdrojov. Bradley a Bradley (1985) testovali túto hypotézu. Vyvinuli algoritmus, že zoskupenia druhov v spoločenstvách sú nezávislé a neinteraktívne, pričom sledovali vplyv rovnomerného a nerovnomerného rozdelenia zdrojov v priestore. Model založený na rovnomernom rozložení zdrojov v priestore nevykazoval žiadnu gildovú štruktúru, druhy boli rozdelené rovnomerne. Naopak v prípade modelu nerovnomerného rozdelenia zdrojov druhy vykazovali zjavnú tendenciu zoskupovania do gíld. Z tohto dôvodu hypotéza nerovnomerného rozloženia zdrojov je jedna z vážnych možností, ako vysvetliť vnútornú organizáciu spoločenstiev a funkčné usporiadanie gíld. Toto by znamenalo, že gildová štruktúra sa môže meniť v závislosti od dostupnosti zdrojov a ich rozloženia. Empirické štúdie však nepotvrdzujú tieto predpoklady u predačných gíld (Jaksić *et al.* 1993), čo by znamenalo, že štruktúra kategórií gíld v spoločenstvách je medziročne v rámci vegetačných sezón stabilná za normálnych podmienok (equilibrium), ale môže sa meniť gildová príslušnosť oportunistických druhov. Pravdepodobne až definitívne vyjasnenie dvoch principiálne odlišných hypotéz formovania vtáčích spoločenstiev (deterministický a konkurenčný model) by mohlo viesť k objasneniu skutočnej biologickej podstaty funkčnej organizácie ekologických systémov do gildových jednotiek (Connor a Simberloff 1979).

Nadväzujúc na horeuvedené je nesmierné dôležité zistiť, do akej miery je usporiadanie ekosystému štruktúrne-funkčno stabilné, t.j. odpovedať na otázku, do akej miery je gildové usporiadanie stabilné resp. nestabilné, čo je príčinou a dôsledkom vzorcov jeho stability resp. nestability. Ako jedna z možných príčin nestability je považovaná aj nerovnomernosť usporiadania zdrojov resp. diery v priestore zdrojov. Ďalším vysvetlením môže byť zhľukovanie druhových ník v istých miestach v priestore zdrojov, pričom priestor zdrojov môže byť rovnomerný a kontinuálne usporiadaný. Tu do úvahy môže prichádzať vysvetlenie, že isté miesta v priestore zdrojov nemusia byť z neznámych príčin využívané. Tieto hypotézy však doposiaľ neboli dostatočne testované. Winemiller a Pianka (1990) naznačujú nestabilitu gildového usporiadania, zatiaľ čo iní autori zistili stabilné vzorce gíld, ale len na relatívne veľmi širokej mierke (Jaksić *et al.* 1993, Wilson a Roxburgh 1994). Tu však je najdôležitejšie zhodnotiť štatistický dizajn štúdie, najmä aplikovanú metódu determinácie gíld, lebo rôzne typy nulových modelov, permutačných testov a prevzorkovania vstupnej matice, ordinácií a hierarchických klasifikácií môžu byť významným zdrojom variability výsledkov (Lawlor 1980, Wiens 1989, Jackson 1997, Pillar 1999, Gotelli 2000). Len veľmi málo štúdií gíld bolo z tohto hľadiska štatisticky presvedčivých. Wilson a Gitay (1999) naznačujú, že výsledkom štatistickej analýzy s aplikáciou nulových modelov môže byť niekoľko typov gildových vzorcov z rovnakých vstupných údajov. Autori konštatujú, že štúdie gíld, kde bola aplikovaná jedna hierarchická klasifikácia a/alebo ordinácia bez procedúry prevzorkovania vstupnej matice a testovania stability zhľukov (napr. Holmes *et al.* 1979, Sabo 1980, Wagner 1981, Giannini a Kalko 2004) sú potenciálne zavádzajúce.

9. Súhrn

Viaceré a posteriori štúdie štrukturálneho usporiadania zoskupení a spoločenstiev potvrdili existenciu štrukturálne-funkčných skupín druhov t.j. gíld, ktoré sú signifikantne rozdielne (Jaksic a Medel 1990, Muñoz a Ojeda 1998, Korňan 2004). V skutočnosti mnohé štúdie nepotvrdili existenciu medzidruhovej konkurencie medzi druhmi jednej gíldy – neutrálné interakcie, alebo preukázali len veľmi slabý vplyv na medzidruhové interakcie. Doposiaľ boli štúdie medzidruhovej konkurencie realizované len v modelových gíldách obsahujúcich limitovaný počet druhov. Medzidruhovú konkurenciu je podstatne obtiažnejšie preukázať v gíldách s narastajúcim počtom druhov. Ako vyplýva z uvedených poznatkov, klimatické faktory súvisiace s nadmorskou výškou a zemepisnou šírkou môžu špecificky ovplyvňovať funkčné usporiadanie a štrukturálne vzorce gíld a spoločenstiev. Ako príklad môžu slúžiť modelové štúdie spoločenstiev zo subtropických a miernych oblastí v kontraste so štúdiami severských lesov. Striktné ponímanie medzidruhovej konkurencie ako hlavného činiteľa pri organizácii a evolúcii je spochybnené. Je nepopierateľné, že v istých typoch ekosystémov a ich funkčných jednotkách mohla hrať prioritnú úlohu, ale pri ekologických syntézach treba brať do úvahy špecifické prírodné podmienky prostredia, ktoré je predmetom štúdie, lebo iné alternatívne mechanizmy ako napr. predácia, parazitizmus, priestorová a časová dynamika prostredia, prírodný stochazmus, chaos, atď. resp. ich vzájomné pôsobenie sa mohli rôznym stupňom asymetricky a nelineárne podieľať na formovaní ekologických jednotiek a systémov.

Podakovanie. Na záver by som si dovoľil poďakovať Doc. RNDr. I. Krnovi, DrSc. za vedenie doktorského štúdia a všestrannú pomoc. Srdečnú vďaku vyjadrujem aj Nadácii otvorenej spoločnosti v Bratislave, predovšetkým Kataríne Pišútovej, za poskytnutie postgraduálneho štipendia, finančné krytie odborných stáží a konferencií. Za cenné pripomienky a diskusie pri tvorbe ekologickej terminológie ďakujem Prof. RNDr. L. Jedličkovi, DrSc., RNDr. M. Lisickému, CSc. a Prof. RNDr. P. Eliášovi, CSc.

Literatúra

- Adamík, P., Korňan, M. 2004. - *Ornis Fenn.* **81**: 13.
- Adamík, P., Korňan, M., Vojtek, J. 2003. - *Biologia (Bratislava)* **58**: 275.
- Adams, J. 1985. - *J. Anim. Ecol.* **54**: 43.
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J., Jäntti, A., Hakkari, T. 1997. - *Anim. Behav.* **54**: 1283.
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J., Jäntti, A., Hakkari, T. 1999. - *Ecology* **80**: 998.
- Alatalo, R.V. 1982. - *Ornis Scand.* **13**: 56.
- Alatalo, R.V., Eriksson, D., Gustafsson, L., Larsson, K. 1987. - *Ecology* **68**: 284.
- Alatalo, R.V., Gustafsson, L., Lindén, M., Lundberg, A. 1985. - *J. Anim. Ecol.* **54**: 977.
- Alatalo, R.V., Moreno, J. 1987. - *Ecology* **68**: 1773.
- Allen, T.F.H., Starr, T.B. 1982. - *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Arlettaz, R., Perrin, N., Hausser, J. 1997. - *J. Anim. Ecol.* **66**: 897.
- Blondel, J. 2003. - *Oikos* **100**: 223.
- Bowers, M.A., Brown, J.H. 1982. - *Ecology* **65**: 391.
- Bowers, M.A., Thompson, D.B., Brown, J.H. 1987. - *Oecologia* **72**: 77.
- Bradley, R.A., Bradley, D.W. 1985. - *Oikos* **45**: 443.
- Brandl, R., Krištín, A., Leisler, B. 1994. - *Oecologia* **98**: 109.
- Brown, J.H. 1973. - *Ecology* **54**: 775.

- Brown, J.H., Lieberman, G.A. 1973. - *Ecology* **54**: 788.
- Brown, J.S. 1989. - *Ecol. Monogr.* **59**: 1.
- Caswell, H. 1977. - *Ecol. Monogr.* **46**: 327.
- Cody, M.L. 1983. - *Oecologia* **59**: 201.
- Cody, M.L. 2000. - *Condor* **102**: 784.
- Connel, J.H. 1980. - *Oikos* **35**: 131.
- Connor, E.F., Simberloff, D. 1979. - *Ecology* **60**: 1132.
- Coombs, C.H. 1964. - *A Theory of Data*. Wiley, New York.
- Cooper, R.J., Martinat, P.J., Whitmore, R.C. 1990. - *Stud. Avian Biol.* **13**: 104.
- Cummins, K.W. 1974. *BioScience* **24**: 631.
- Darwin, C. 1859. - *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Dunning, J.B., Jr. 1986. - *Amer. Natur.* **128**: 82.
- Eliáš, P. 1997. - *Ecol. Štud.* **1**: 1.
- Forsman, J.T., Mönkkönen, M., Helle, P., Inkeröinen, J. 1998a. - *Oecologia* **115**: 278.
- Forsman, J.T., Mönkkönen, M., Inkeröinen, J., Reunanen, P. 1998b. - *J. Avian Biol.* **28**: 44.
- Fretwell, S.D. 1972. - *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton.
- Fretwell, S.D., Lucas, H.L. 1969. - *Acta Biotheor.* **19**: 16.
- Frye, R.J. 1983. - *Oecologia* **59**: 74.
- Garcia, E.F.J. 1983. - *J. Anim. Ecol.* **52**: 795.
- Gauch, H.G., Jr., Whittaker, R.H., Singer, S.B. 1981. - *J. Ecol.* **69**: 135.
- Giannini, N.P., Kalko, E.K.V. 2004. - *Oikos* **105**: 209.
- Gilbert, L.E. 1980. - In: Soulé, M.E., Wilcox, B.A. (eds.): *Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective*. S. 11. Sinauer Associates, Sunderland.
- Gotelli, N.J. 2000. - *Ecology* **81**: 2606.
- Grieco, F. 2003. - *Condor* **105**: 599.
- Gustafsson, L. 1987. - *Ecology* **68**: 291.
- Hairton, N.G. 1981. - *Ecology* **62**: 65.
- Harvey, P.H., Colwell, R.K., Silvertown, J.W., May, R.M. 1983. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **14**: 189.
- Hastings, A., Hom, C.L., Ellner, S., Turchin, P., Godfray, H.G.J. 1993. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 1.
- Herrera, C. 1995. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **26**: 705.
- Heske, E.J., Brown, J.H., Guo, R. 1993. - *Oecologia* **95**: 520.
- Heske, E.J., Brown, J.H., Mistry, S. 1994. - *Ecology* **75**: 438.
- Holmes, R.T., Bonney, R.E., Jr., Pacala, S.W. 1979. - *Ecology* **60**: 512.
- Holmes, R.T., Recher, H.F. 1986. - *Condor* **88**: 427.
- Horn, H.S. 1966. - *Amer. Natur.* **100**: 419.
- Hurlbert, S.H. 1978. - *Ecology* **59**: 67.
- Hutchinson, G.E. 1957. - *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**: 415.
- Hutchinson, G.E. 1959. - *Amer. Natur.* **93**: 145.
- Inger, R.F., Colwell, R.K. 1977. - *Ecol. Monogr.* **47**: 229.
- Jackson, D.A. 1997. - *Ecology* **78**: 929.
- Jaksić, F.M. 1981. - *Oikos* **37**: 397.
- Jaksić, F.M., Braker, H.E. 1983. - *Can. J. Zool.* **61**: 2230.
- Jaksić, F.M., Feinsinger, P., Jiménez, J.E. 1993. - *Oikos* **67**: 87.
- Jaksić, F.M., Mendel, R.G. 1990. - *Oecologia* **82**: 87.
- James, F.C., McCulloch, C.E. 1985. - *Current Ornithol.* **2**: 1.
- Joern, A., Lawlor, L.R. 1980. - *Ecology* **61**: 591.
- Kacelnik, A., Krebs, J.R., Bernstein, C. 1992. - *Trends Ecol. Evol.* **7**: 50.
- Korňan, M. 1996. - *Analýza štruktúry ornitocenóz nížinných lesov na Slovensku a vplyv migračných gíld na formovanie lesných ornitocenóz v závislosti od výškového gradientu*. Diplomová práca, Prírodovedecká fakulta, Univerzita Komenského, Bratislava.
- Korňan, M. 2000. - *Oecol. Montana* **9**: 36.
- Korňan, M. 2004. - *Štruktúra potravných gíld vtákov a rozdeľovanie zdrojov v podmienkach bukovo-jedľového pralesa*. Dizertačná práca, Prírodovedecká fakulta, Univerzita Komenského, Bratislava.
- Korňan, M., Adamík, P. v tlači. - In: Janiga, M., Korňan M. (eds.): *Postavenie Slovenského ekologického výskumu vysokých pohorí v Európe i vo svete*. Vydavateľstvo Prunella, Ružomberok.
- Kotler, B.P. 1984. - *Ecology* **65**: 689.
- Kotler, B.P., Brown, J.P. 1988. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 281.
- Kotliar, N.B., Wiens, J.A. 1990. - *Oikos* **59**: 253.

- Krištín, A. 1990. - *Tichodroma* **3**: 133.
- Krištín, A. 1992. - *Ornithol. Beob.* **89**: 157.
- Kropil, R. 1996a. - *Biologia (Bratislava)* **51**: 585.
- Kropil, R. 1996b. - *Folia Zool.* **45**: 311.
- Lack, D. 1945. - *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* **21**: 1.
- Lack, D. 1947. - *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Landres, P.B. 1983. - *Environ. Manag.* **7**: 393.
- Lawlor, L.R. 1980. - *Amer. Natur.* **116**: 394.
- Leal, M., Rodríguez-Robles, J.A., Losos, J.B. 1998. - *Oecologia* **117**: 273.
- Levins, R. 1975. - In: Cody, M.L., Diamond, J.M. (eds.): *Ecology and Evolution of Communities*. S. 16. Harvard University Press, Cambridge.
- Mac Nally, R.C. 1983. - *Ecology* **64**: 1646.
- Mac Nally, R.C. 1994. - *J. Anim. Ecol.* **63**: 988.
- MacArthur, R.H. 1957. - *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **43**: 293.
- MacArthur, R.H. 1960. - *Amer. Natur.* **94**: 25.
- MacArthur, R.H., Levins, R. 1967. - *Amer. Natur.* **101**: 377.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. - *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacFadyen, A. 1957. - *Animal Ecology: Aims and Methods*. Pitman & Sons, London.
- MacMahon, J.A., Schimpf, D.J., Andersen, D.C., Smith, K.G., Bayn, R.L., Jr. 1981. - *J. Theor. Biol.* **29**: 287.
- May, R.M. 1999. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **354**: 1951.
- Milinski, M. 1979. - *Z. Tierpsychol.* **51**: 36.
- Minot, E.O. 1981. - *J. Anim. Ecol.* **50**: 375.
- Mitchell, M. 1997. - *An Introduction to Genetic Algorithms*. MIT Press, Cambridge.
- Mönkkönen, M., Helle, P., Soppela, K. 1990. - *Oecologia* **85**: 218.
- Mooney, H.A., Godron M. (eds.) 1983. - *Disturbance and Ecosystems: Components of Response*. Springer-Verlag, New York.
- Moreno, E., Carrascal, L.M. 1993. - *Ecology* **74**: 2037.
- Morin, P.J., Lawler, S.P., Johnson, E.A. 1988. - *Ecology* **69**: 1401.
- Morisita, M. 1971. - *Res. Popul. Ecol.* **13**: 1.
- Muñoz, A.J., Ojeda, F.P. 1998. - *Oecologia* **114**: 563.
- Nour, N., Suhonen, J., van Damme, R., Matthysen, E., Dhont, A.A. 1997. - *Ardea* **85**: 259.
- Pattee, H.H. (ed.) 1973. - *Hierarchy Theory*. Braziller, New York.
- Pfister, C.A. 1995. - *Amer. Natur.* **146**: 271.
- Pianka, E.R. 1973. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 53.
- Pianka, E.R. 1980. - *Oikos* **35**: 194.
- Pickett, S.T.A., Bazzaz, F.A. 1978. - *Ecology* **59**: 1248.
- Pillar, V.D. 1999. - *Ecology* **80**: 2508.
- Pillar, V.D. 2001. - *MULTIV – Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. User's Guide v.2.1*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Price, M.V. 1978. - *Ecology* **58**: 1398.
- Reed, T.M. 1982. - *Anim. Behav.* **30**: 171.
- Reichman, O.J. 1990. - In: Polis, G.A. (ed.): *The Ecology of Desert Communities*. S. 311. University of Arizona Press, Tucson.
- Robinson, S.K., Holmes, R.H. 1982. - *Ecology* **63**: 1918.
- Root, R.B. 1967. - *Ecol. Monogr.* **37**: 317.
- Rosenzweig, M.L. 1973. - *Ecology* **43**: 111.
- Rosenzweig, M.L. 1981. - *Ecology* **62**: 327.
- Rozanov, Y.A. 2004. - *Probability Theory: a Concise Course*. Dover Publications, Mineola.
- Sabo, S.R. 1980. - *Ecol. Monogr.* **50**: 241.
- Shannon, C.E., Weaver, V. 1963. - *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Sherry, T.W., Holmes, R.T. 1988. - *Auk* **105**: 350.
- Schimper, A.F.W. 1903. - *Plant-Geography Upon a Physiological Basis*. Clarendon Press, Oxford.
- Schoener, T.W. 1974. - *Science* **185**: 27.
- Schoener, T.W. 1982. - *Amer. Sci.* **70**: 586.
- Schroder, G.D., Rosenzweig, M.L. 1975. - *Oecologia* **19**: 9.
- Simberloff, D., Boecklin, W. 1981. - *Evolution* **35**: 1206.
- Simberloff, D., Dayan, T. 1991. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 115.
- Strauss, R.E. 1982. - *Ecology* **63**: 634.
- Strauss, S.Y. 1991. - *Trends Ecol. Evol.* **6**: 206.
- Suhonen, J., Halonen, M., Mappes, T. 1993. - *Oikos* **66**: 94.
- Székely, T., Moskát, C. 1991. - *Ornis Hung.* **1**: 10.
- ter Braak, C.J.F. 1986. - *Ecology* **67**: 1167.

- ter Braak, C.J.F., Prentice, I.C. 1988. - Adv. Ecol. Res. **18**: 272.
- Thompson, S.D. 1982a. - Ecology **63**: 1303.
- Thompson, S.D. 1982b. - Ecology **63**: 1313.
- Tomiałojć, L., Wesolowski, T. 1990. - In: Keast, A. (ed.): Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities. S. 141. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Vandermeer, J. 1980. - Amer. Natur. **116**: 441.
- Wagner, J.L. 1981. - Ecology **62**: 973.
- Weber, B.H., Depew, D.J., Dyke C., Salthe, S.N., Schneider, E.D., Ulanowicz, R.E., Wicken, J.S. 1989. - Biol. Philos. **4**: 373.
- Whittaker, R.H. 1967. - Biol. Rev. **49**: 207.
- Whittaker, R.H. 1972. - Taxon **21**: 213.
- Wiens, J.A. 1984. - In: Strong, D.R., Jr., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B. (eds.): Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. S. 439. Princeton University Press, Princeton.
- Wiens, J.A. 1989. - The Ecology of Bird Communities. Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. 1993. - Trends Ecol. Evol. **8**: 348.
- Wiens, J.A., Rotenberry, J.T. 1987. - Amer. Natur. **129**: 920.
- Wilson, B.J. 1989. - Oecologia **80**: 263.
- Wilson, B.J. 1990. - N.Z. J. Ecol. **13**: 17.
- Wilson, B.J. 1999. - Oikos **86**: 507.
- Wilson, B.J., Gitay, H. 1999. - Oikos **86**: 566.
- Wilson, B.J., Roxburgh, S.H. 1994. - Oikos **69**: 267.
- Winemiller, K.O., Pianka, E.R. 1990. - Ecol. Monogr. **60**: 27.
- Wondolleck, J.T. 1978. - J. Mammal. **59**: 510.
- Wootton, J.T. 1992. - Ecology **73**: 981.
- Wootton, J.T. 1993. - Amer. Natur. **141**: 71.

Korňan, M. (Center for Ecological Studies, Ústredie 14, 013 62 Veľké Rovné, Slovakia):
Concept of structural and functional organization of communities: guilds and functional groups

Guilds are understood as the basic structural units of communities grouping together species with similar resource utilization patterns and foraging tactics. It is, however, suggested in the further development of the concept that it does not matter whether the organism uses a resource in a similar way or not, the guild membership should be primarily based on the type of utilized resources. In parallel, the concept of functional groups representing groups of species involved in a specific ecosystem functions or processes has also been developed. In contrast to the guild concept, the functional groups are based on effects of resource exploitation on other ecosystem processes, e.g. pollination, seed dispersal, etc. Two fundamental approaches to guild or group definition have been developed – *a priori* and *a posteriori*. The *a priori* approach is generally subjective because it is based on the definition of guild categories from existing knowledge of diet, foraging substrate utilization, spatial distribution of species, etc., whereas the *a posteriori* approach is based on field measurements of variables describing diet, foraging substrates, foraging heights, spatial distribution of species, etc. The number of numerical procedures has been proposed on the *a posteriori* definition of guilds, e.g. hierarchical cluster analyses, various ordination techniques, unfolding analyses and Monte Carlo techniques. Nevertheless, the techniques based on bootstrap resampling and null model algorithms permitting to test for statistical differences among species clusters are generally considered as being the most progressive. A number of field studies detected guild patterns in structuring communities, yet some studies failed to detect clear statistical differences among guilds or found only species groupings into very broadly defined groups.

Terminologický slovník

- a posteriori prístup, aposteriori prístup, taktiež (a)posteriórny prístup** (*a posteriori approach*): metodický postup definovania gíld alebo funkčných skupín používaný pri analýze spoločenstiev a zoskupení. Postup vyžaduje reálne pozorovania a merania rôznych typov premenných charakterizujúcich niku druhov, ktoré sú objektom klasifikácie. Počet gíld al. funkčných skupín spoločenstva, typy gíldových kategórií a samotná klasifikácia druhov do týchto kategórií vychádza z výsledkov numerickej analýzy vstupných údajov;
- a priori prístup, apriori prístup, taktiež apriórny prístup** (*a priori approach*): metodický postup definovania kategórií gíld alebo funkčných skupín a klasifikácie druhov do týchto kategórií. Postup je založený na subjektívnej definícii jednotlivých kategórií predovšetkým na základe predchádzajúcich štúdií a existujúcich poznatkov z literatúry. Pri tomto prístupe zohrávajú veľmi dôležitú úlohu intuícia a predchádzajúce odborné skúsenosti autora;
- alfa gíldy** (*alpha guilds*): klasifikačná jednotka, ktorú prvýkrát použil Wilson (1999) pri komplexnej schéme klasifikácie a terminológii jednotlivých typov gíld. Alfa gilda je chápaná ako skupina druhov v spoločenstve, ktoré majú podobné nároky na ekologické zdroje (napr. potravu, priestor). Autor v klasifikačnej schéme definoval celkovo štyri typy alfa gíld ($\alpha 1 - \alpha 4$) podľa miery subjektivity metodického postupu ich definície (pozri Tab. 1);
- beta gíldy** (*beta guilds*): klasifikačná jednotka Wilsonovej klasifikačnej schémy (1999) gíld. Beta gilda je definovaná ako skupina druhov, ktoré sa vyskytujú v rovnakých prírodných podmienkach. Autor celkovo vyčlenil päť typov beta gíld ($\beta 1 - \beta 5$, pozri Tab. 1);
- cech** pozri gilda. Termín s rovnakým významom ako gilda. Tento termín sa používa v ekológii rastlín (Eliáš 1997), zatiaľ čo gilda v ekológii živočíchov;
- depresívna konkurencia, oslabujúca konkurencia** (*depressive competition*): medzidruhová konkurencia, keď konkurenčné interakcie (vplyvy) jedného druhu v syntopických a synchronických podmienkach potláčajú existenciu iného druhu v ekosystéme, čo sa môže prejavovať napr. znížením jeho populačnej hustoty, zníženou schopnosťou rozmnožovania, zmenami rastových parametrov, atď;
- duch konkurenčnej minulosti** (*ghost of competition past*): jeden z konceptov vysvetľujúcich súčasnú štruktúru a organizáciu spoločenstiev, ktorá je výsledkom minulých evolučných konkurenčných interakcií medzi druhmi. Podľa tohto konceptu sa spolu vyskytujúce druhy v spoločenstvách prispôbili vzájomným medzidruhovým konkurenčným interakciám počas dlhodobého vývoja. Koncept predpokladá, že medzi členmi jednej gíldy prebiehali v minulosti výrazné konkurenčné interakcie;
- ekomorfologická adaptácia** (*ecomorphological adaptation* al. *trait*): morfológický znak, tvar a/alebo veľkosť istého orgánu alebo jeho časti, ktorá vyjadruje prispôbenie sa životu v istých ekologických podmienkach napr. tvar a dĺžka zobáka u vtákov ako adaptácia na využívanie istých typov a veľkostí potravy;
- exploatačná konkurencia** (*exploitation competition*): typ depresívnej konkurencie, kedy prítomnosť konkurenčného druhu znižuje dostupnosť zdrojov v ekosystéme ako napr. potrava, úkrytové možnosti, priestor, atď. v syntopických a synchronických podmienkach;
- funkčná skupina** (*functional group*): skupina organizmov z rôznych taxonomických skupín, ktoré zabezpečujú dôležité procesne orientované funkcie v ekosystéme (Cummins 1974).

Druhy patriace do jednej funkčnej skupiny plnia porovnateľné (analogické) funkcie v ekosystéme napr. opelenie rastlín, rozširovanie semien, atď. Táto skupina sa nazýva *účinná skupina*. Členovia jednej funkčnej resp. účinnej skupiny môžu byť členmi rozdielnych ekologických gíld v zmysle terminológie funkčných skupín tzv. *odozvových skupín*. V ekológii rastlín sú funkčné skupiny (Eliáš 1997) chápané ako funkčné subjednotky fytoocenóz rozlíšiteľné podľa veľkosti a tvaru rastlín (životné a rastové typy), obsadeného priestoru (poschodia, vrstvy) a funkčnej ekvivalencie. Z tohto pohľadu možno hovoriť o funkčných skupinách definovaných podľa: (1) podobnosti využívania zdrojov (konceptia cechov), (2) podobnosti v podmienkach, v ktorých rastú resp. podľa rozmiestnenia v priestore, ktorý obsadzujú (priestorové skupiny) a (3) časového obdobia, v ktorom sú fyziologicky aktívne (temporálne časové skupiny);

gilda, cech (*guild*): skupina druhov, ktoré využívajú rovnaký typ zdrojov prostredia podobným spôsobom (Root 1967). Je to štrukturálne-funkčná jednotka spoločenstva alebo zoskupenia bez vzájomnej fylogenetickú príbuznosti jej členov. Viacerí autori sa však domnievajú, že kritériom je rovnakosť zdroja, kým podobnosť spôsobu jeho využívania nie je rozhodujúca, a preto ju možno z definície vypustiť (pozri str. 3);

index prieniku ník (*niche overlap index*): matematický koeficient, ktorý indikuje prienik ník dvoch druhov. Index dosahuje hodnoty v intervale 0 (žiadny prienik) až 1 (úplný prienik). Premennými (rozmiery niky) vo výpočte indexu sú jednotlivé typy zdrojov (abundancia, frekvencia, biomasa atď.) využívané porovnávanými druhmi napr. druh potravy, typ potravných substrátov;

index prieniku zdrojov pozri index prieniku ník;

interferenčná konkurencia (*interference competition*): medzidruhová konkurencia, pri ktorej sociálne dominantný druh vytláča agresívnym správaním submisívny druh z priestoru prieniku ekologických ník;

kategória gildy (*guild category*): štrukturálne-funkčná podjednotka na ktorú sa členia jednotlivé typy gíld. Každý typ gildy možno ďalej rozdeliť do vlastných kategórií napr. *potravné α -gildy* zoskupenia vtákov bukovovo-jedľového pralesa sa delia do nasledovných kategórií gíld: zberače z listov, evertebratófágy vo vzduchu, evertebratófágy na zemi, zberači na kmeni, d'atle, evertebratófágy viazané na vodu;

konkurenčný koeficient (*competition coefficient*): matematický koeficient, ktorý indikuje prienik ník dvoch druhov využívajúcich druhovo špecifické zdroje z dostupných zdrojov v rámci jedného ekosystému. Na rozdiel od indexu prieniku potravných ník, konkurenčný koeficient je kalibrovaný skutočným rozložením zdrojov. Kalibrácia indexu je založená na meraní reálnej abundancie zdrojov v ekosystéme, pričom index vyjadruje pomer medzi využívanými zdrojmi z celkovo dostupných zdrojov. Najznámejším indexom tohto typu je Hurlbertov koeficient L;

konkurenčný mutualizmus (*competitive mutualism*): proces ku ktorému dochádza vplyvom perturbačných pokusov resp. manipulácií v prírodných podmienkach. Manipuláciou je vybraný druh z gildy pokusne odstránený, avšak jeho miesto v gilde je obsadené novým druhom/mi, ktoré pokračujú v medzidruhových interakciách s pôvodnými druhmi;

medzidruhová atraktivita, medzidruhová prít'azlivosť (*heterospecific attraction*): evolučný mechanizmus selekcie hniezdnych biotopov u migrantov, kedy sú optimálne biotopy po jarnom prílete obsadzované na základe prítomnosti stálych (sedentárnych) druhov vtákov;

nepriama konkurencia (*indirect competition*): typ depresívnej konkurencie, ktorá je spôsobovaná medzidruhovými konkurenčnými interakciami, ktoré sú nepriamo realizované prostredníctvom tretieho druhu alebo gildy, ktorý/á priamo nevstupuje do konkurenčných interakcií, ale jeho/ich činnosť priamo vedie k takým zmenám biotopu napr. zmeny v štruktúre vegetačného krytu, ktorý priamo limituje dostupnosť zdrojov a tým aj demografické parametre dotknutého druhu;

odozvová skupina (*response group*): skupina druhov, ktorá je potravne viazaná na podobný typ ekologických zdrojov napr. nektár, plody, semená, atď., pričom zabezpečuje istý proces v ekosystéme ako napr. opelenie, roznášanie semien. Objektom klasifikácie je využívanie zdrojov t.j. gildový prístup, nie zabezpečovanie funkcie alebo procesu v ekosystéme;

ontogenetický preskok potravnej niky (*ontogenetic niche shift*): zmena realizovanej potravnej niky v priebehu ontogenického vývoja jedinca istého druhu. Zmena potravnej niky je vyvolaná kvantitatívnymi a/alebo tvarovými zmenami istých orgánov počas rastu, ktoré súvisia s potravnou stratégiou druhu napr. šírka ústneho otvoru u rýb, dĺžka a tvar zobáka u vtákov;

oslabujúca konkurencia pozri depresívna konkurencia;

perturbačný pokus al. **rušivá manipulácia** (*perturbation experiment*): manipulácia pôvodného zloženia spoločenstva, pri ktorej sa pridá alebo odstráni vybraná populácia druhu resp. druhov. Pokus sa používa na sledovanie medzidruhových interakcií v spoločenstvách;

potravná nika (*dietary niche*): n-rozmerná ekologická nika v zmysle teórie E. Hutchinsonovej (1957), ktorej jednotlivé dimenzie ($1 - n$) sú charakterizované jednotlivými typy potravných zdrojov, ktoré daný organizmus využíva na zabezpečenie fyziologických procesov;

prenosná skupina (*mobile links group*): skupina organizmov zabezpečujúca istý dôležitý proces v ekosystéme napr. prenos semien, opelenie a prenos peľu, atď. Ako príklad možno uviesť prenosnú skupinu opelovačov kvetov tvorenú kolibriami, netopiermi, motýľmi, včelami, atď. Funkčná skupina pri porovnaní s týmto termín je postavená podstatne širšie. Funkčné skupiny môžu zabezpečovať aj ochranu rastlín pred herbivormi, protipožiarnu funkciu v ekosystéme, ochranu pred inváziou nepôvodných druhov, biochemické cykly;

RMHC algoritmus (*random-mutation hill climbing algorithm*): **typ náhodného permutačného algoritmu** (*genetic algorithm*) používaného na výpočet štruktúry gíld. Algoritmus vychádza z náhodného usporiadania druhov do skupín (gíld), pričom v každom cykle je náhodne vybraný druh presúvaný medzi skupinami druhov s cieľom získania maximálnej stability finálnej štruktúry gíld na základe hodnôt istého indexu stability usporiadania gíld (napr. RV_{gp}). Druhy presúvané z jednej skupiny do druhej, atď. až dovtedy, pokiaľ došlo k zníženiu hodnôt indexu RV_{gp} s cieľom získania stabilného štruktúrovaného usporiadania druhov do gíld;

rozdeľujúca metóda (*unfolding technique*): metóda na určenie hlavných komponentov potravných ník a determináciu potravných gíld v ekológii. Výpočet je založený na redukcii matice využívania zdrojov do jedného hlavného gradientu (osi) rozloženia zdrojov. Metóda predpokladá, že každý druh má istý hypotetický "ideálny" bod na tomto gradiente, ktorý indikuje jeho preferovaný zdroj, na ktorý je najlepšie adaptovaný. Gilda je chápaná ako skupina sympatrických druhov, ktoré majú podobné preferencie využí-

- vania kľúčových zdrojov, takže ich ideálne body sú rozmiestnené na jednom zdrojovom gradiente. Druhy s ideálnymi bodmi na inom zdrojovom gradiente patria do inej gildy;
- RV_{gp} index** (*RV_{gp} index*): index navrhnutý J.B. Wilsonom na testovanie náhodnosti usporiadania gíld v spoločenstvách na základe priestorovej asociácie druhov. Index je matematicky vyjadrený ako pomer medzi skutočným (reálne zisteným) rozptylom druhového zloženia gíld a rozptylom vypočítaným na základe nulových (neutrálnych) modelov. Index dosahuje hodnoty v intervale 0 – 1. Hodnoty rovné 0 nastávajú v prípadoch, keď gildu reprezentuje konštantná skupina druhov vo všetkých vzorkách, zatiaľ čo hodnoty rovné 1 reflektujú rozptyl v druhovej štruktúre gíld vo vzorkách, ktorý možno očakávať pri náhodnom usporiadaní druhov v gildách;
- SAHC algoritmus** (*steepest-ascent hill climbing algorithm*): typ náhodného permutačného algoritmu používaného na výpočet štruktúry gíld. Algoritmus vychádza z náhodného usporiadania druhov do gíld. V jednotlivých cykloch výpočtu je vždy presúvaný druh medzi skupinami, ktorý zodpovedá za maximálne zníženie hodnoty indexu stability danej skupiny. Algoritmus vedie k výpočtu stabilného usporiadania druhov s cieľom získania optimálnej štruktúry gíld s minimálnymi hodnotami indexu stability (náhodnosti) usporiadania gíld. V našom prípade RV_{gp} index;
- spoločenstvo** (*community*): skupina druhov všetkých trofických úrovní biotopu medzi ktorými prebiehajú medzidruhové interakcie v syntopických a synchronických podmienkach. Pri Piankovej definícii (Jaksić 1981) spoločenstva taxonomická príbuznosť druhov nehrá úlohu na rozdiel od zoskupenia (taxocenózy);
- substrátová nika** (*substrate niche*): n-rozmerná ekologická nika v zmysle teórie E. Hutchinsonovej (1957), ktorej jednotlivé dimenzie (1 – n) sú charakterizované jednotlivými typmi potravných substrátov, na ktorých si daný organizmus hľadá potravu.
- taxocenóza** (*taxocene*) pozri zoskupenie;
- trepotanie** (*hover*): potravná stratégia vtákov, kedy jedinec počas krátkeho priamočiareho a potom stacionárneho (kolibričieho) trepotavého letu loví korisť. Táto potravná stratégia umožňuje evertibratófom efektívne lovenie hmyzu zo spodnej strany listov;
- typ gildy** (*guild type*): základná jednotka klasifikačnej schémy gíld definovaná využívaním zdrojov alebo časovo-priestorovou asociáciou druhov a metodickým spôsobom definovania jej kategórií (pozri Tab. 1);
- účinná skupina** (*effect group*): druhy, ktoré zabezpečujú podobné funkcie v ekosystéme patria do rovnakej účinnej skupiny napr. opelovače, roznášače semien, atď. Objektom klasifikácie je funkcia v ekosystéme, nie využívanie zdrojov;
- zberanie** (*glean*): potravná stratégia vtákov, keď stojaci alebo pohybujúci jedinec loví korisť zberaním a zobaním zo substrátu, na ktorom korisť stojí alebo sa po ňom pohybuje;
- zdrojová nika** (*resource niche*): n-rozmerná ekologická nika v zmysle teórie E. Hutchinsonovej (1957), ktorej jednotlivé dimenzie (1 – n) sú charakterizované jednotlivými typmi zdrojov, ktoré daný organizmus potrebuje na zabezpečenie svojich životných potrieb v najširšom chápaní (potrava, hniezdny materiál, minerálne látky, atď.);
- zoskupenie, taxocenóza** (*assemblage*): skupina druhov z istej taxonomickej jednotky (napr. rad, trieda, atď.) istého biotopu, medzi ktorými prebiehajú medzidruhové interakcie napr. vtáčie spoločenstvá (ornitocenózy), spoločenstvá chrobákov (coleopterocenózy), atď. Taxocenózy zo štrukturálne-funkčného aspektu predstavujú “neúplné spoločenstvá” zachytávajúce len časť trofických interakcií.