

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Biologie

Ekologie



Bc. Vladimíra Černá

Diverzita a diverzifikace ptáků: Vedou různé procesy ke stejné patrnosti?

Bird diversity and diversification: Different processes converging to the same pattern?

Diplomová práce

Školitel: prof. RNDr. David Storch, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Antonín Macháč, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 4. 5. 2015

Podpis

Poděkování

Děkuji svému školiteli prof. RNDr. Davidu Storchovi, Ph.D. a konzultantovi RNDr. Antonínu Macháčovi, Ph.D. za cenné připomínky, dobré rady a pomoc při psaní mé diplomové práce. Děkuji také Mgr. Anně Tószögyové za pomoc a rady při zpracování této práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině, že mi byla oporou a podporovala mě po celou dobu mého studia.

Abstrakt

Latitudinální gradient diverzity je jeden z nejdéle známých trendů v rozložení života na Zemi. Více než dvě stovky let se vědci snaží nalézt faktory, které stojí za jeho vznikem. K jeho vysvětlení bylo navrženo hned několik hypotéz. V posledních letech je to jedno z hlavních témat diskuze mezi ekology a evolučními biology. Svou diplomovou prací se pokusím přispět k poznání procesů, které latitudinální gradient diverzity utvářejí. Zajímá mě především, zda je vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace. Liší se tento vztah u jednotlivých skupin živočichů? Zvolila jsem si ptáky jako modelovou skupinu. Konkrétně těchto šest čeledí: Accipitridae, Columbidae, Furnariidae, Picidae, Psittacidae a Strigidae. Vybrané skupiny zahrnují více než 1500 druhů. Všech šest čeledí vykazuje, pro ptáky univerzální, latitudinální gradient diverzity. Mým cílem bylo zjistit, zda tyto univerzální gradienty diverzity ptáků byly utvářeny stejnými historickými procesy. Případně, zda různé evoluční trajektorie konvergovaly ke stejným gradientům. Výsledkem mé práce je zjištění, že některé čeledi diverzifikovaly rychleji v teplejším prostředí (Psittacidae, Strigidae), zatímco jiné naopak akumulovaly diverzitu rychleji v chladnějším prostředí vyšších zeměpisných šířek (Accipitridae). Další skupiny diverzifikovaly stejně rychle v různých geografických oblastech bez ohledu na teplotu prostředí (Columbidae, Furnariidae, Picidae). Tyto výsledky naznačují, že univerzální gradienty diverzity ptáků vznikly rozmanitými evolučními procesy, které konvergovaly k překvapivě shodným globálním trendům v rozložení druhového bohatství. V důsledku tak moje práce podtrhuje význam rovnovážných procesů při ustanovování diverzity života na Zemi.

Klíčová slova: fylogeneze, diverzifikace, evoluce, radiace, gradienty diverzity

Abstract

Latitudinal diversity gradient is one of the oldest known trends in the distribution of life on the Earth. Scientists have been trying to find causes of its formation for more than two hundred years. There are several hypotheses suggested to explain this gradient. Recently, it is one of the main themes of discussion among ecologists and evolutionary biologists. By this Thesis, I will try to contribute to understanding of processes that generate the latitudinal diversity gradient. Particularly, I study if there is a relationship between ambient temperature and diversification rate. Is this relationship different for individual groups of animals? I choose birds as a model group. Specifically, these six families of birds: Accipitridae, Columbidae, Furnariidae, Picidae, Psittacidae and Strigidae. These groups include more than 1500 species. Each of them has the same universal gradient of diversity, with the highest diversity concentrated in the tropics. My objective was to find out, whether the universal gradients of bird's diversity had been shaped by the same historical processes. Or alternatively, whether different evolutionary trajectories had converged to the same gradients. The main outcome of my work is a discovery that some of the selected families diversified faster in warmer climates (Psittacidae, Strigidae), while others accumulated diversity more rapidly in cooler climate of higher latitudes (Accipitridae). Some families diversified at the same rate in different geographical areas regardless of ambient temperature (Columbidae, Furnariidae, Picidae). These results of my Thesis indicate that the universal gradients of bird's diversity were created by diverse evolutionary processes, which converged to surprisingly identical global trends in distribution of species richness. As a result, my Thesis highlights the importance of equilibrium processes in establishing diversity of life on the Earth.

Key words: phylogeny, diversification, evolution, radiation, diversity gradients

Obsah

| | |
|--|-----------|
| 1 Úvod | 6 |
| 2 Latitudinální gradient diverzity | 8 |
| 2.1 Ekologické hypotézy | 9 |
| 2.2 Historické hypotézy | 10 |
| 2.3 Evoluční hypotézy | 13 |
| 3 Proč zrovna ptáci (Aves)? | 17 |
| 3.1 Modelové skupiny..... | 17 |
| 4 Metody a data | 20 |
| 4.1 Data..... | 20 |
| 4.2 Metody..... | 22 |
| 5 Výsledky | 28 |
| 5.1 Korelace rychlosti diverzifikace a teploty prostředí | 28 |
| 5.2 Rozložení druhového bohatství | 31 |
| 5.3 Postavení tropických druhů ve fylogenezi..... | 34 |
| 6 Diskuze | 42 |
| 7 Závěr | 47 |
| Použitá literatura | 48 |
| Příloha | 51 |

1 Úvod

Rozložení počtu druhů na Zemi vykazuje nápadný trend rostoucí druhové diverzity směrem od pólů k rovníku. Tato nerovnováha v rozložení druhového bohatství se nazývá latitudinální gradient diverzity. Jedná se o jeden z nejznámějších a nejvíce fascinujících gradientů na naší planetě. Právě proto je klíčová otázka, jaké procesy vedly k vytvoření tohoto univerzálního gradientu napříč biologicky zcela odlišnými taxony.

Z evolučního hlediska je velmi zajímavé podívat se na rozdíly v rychlostech diverzifikace jednotlivých skupin a pokusit se z těchto rozdílů vyčíst možná vysvětlení obrovského druhového bohatství tropů oproti mírnému pásu. Rychlost diverzifikace je definována jako rozdíl mezi rychlostí speciace a extinkce. V matematickém vyjádření je rovna logaritmu počtu druhů větve (N) vyděleným stářím větve (t),

$$r = \log(N)/t$$

kde r je rychlost diverzifikace (Magallon and Sanderson, 2001)¹. Speciace a extinkce jsou spolu s disperzí organismů jedinými procesy, které přímo ovlivňují druhové bohatství naší planety. Na tyto procesy má vliv mnoho faktorů, přičemž hlavními jsou biologická charakteristika druhu a jeho biotického a abiotického prostředí.

Spolu se zeměpisnou šířkou se mění velké množství faktorů (teplota, přísun energie, atd.), které mohou stát za vznikem latitudinálního gradientu diverzity. Teplota prostředí roste s klesající zeměpisnou šířkou. Právě teplota prostředí je tak velmi dobře zaměnitelná se zeměpisnou polohou. Má také vliv na všechny biologické procesy, které v živých organismech probíhají, především na rychlost metabolismu, která dále ovlivňuje další vlastnosti druhů. Z těchto důvodů je v literatuře často teplota prostředí používána pro analýzy rozložení druhového bohatství a rychlosti diverzifikace (Belmaker and Jetz, 2011, Allen et al., 2006, Davies et al., 2007, Machac et al., 2012). Já se tedy držím tohoto trendu a pro svou analýzu jsem zvolila

¹ Ve své práci používám výraz „větve“ ve smyslu anglického slova „clade“.

právě teplotu prostředí jako proměnnou, kterou budu korelovat s rychlostí diverzifikace.

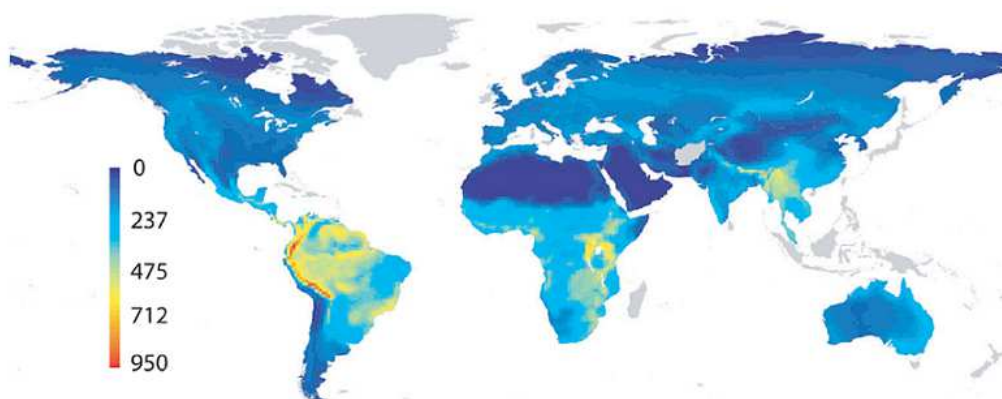
Ve své práci se pokusím zodpovědět tři základní otázky:

- 1) Má teplota prostředí vliv na rychlost evoluční diverzifikace?
- 2) Je tento vztah u všech vybraných skupin ptáků stejný?
- 3) Liší se tento vztah mezi skupinami, jejichž gradienty diverzity se liší?

K zodpovězení těchto otázek jsem zkombinovala diverzifikační analýzy s ancestrální rekonstrukcí. Nejprve bylo potřeba vypočítat průměrné teploty pro každý druh dané čeledi a následně ancestrální rekonstrukcí dopočítat ancestrální teploty pro všechny uzly daného stromu. Tyto hodnoty jsem dále korelovala s rychlostmi diverzifikace pro každý uzel vybraného stromu. Jako modelovou skupinu jsem si vybrala ptáky, přesněji jejich šest čeledí (Accipitridae, Columbidae, Furnariidae, Picidae, Psittacidae, Strigidae).

2 Latitudinální gradient diverzity

Nerovnováhy v rozložení počtu druhů na planetě Zemi si lidé všimli již před více než dvěma sty lety (Hillebrand, 2004). Podle Hawkinse (2001) je latitudinální gradient diverzity nejdéle známý trend v rozložení života na Zemi. Mezi prvními se tomuto trendu ve své práci věnoval baron Alexander von Humboldt. Již on si všiml, že počet druhů směrem od rovníku k pólům klesá, a představil první možné vysvětlení. Podle něj je hlavním faktorem klima (Hawkins, 2001). Latitudinální gradient diverzity platí pro většinu skupin organismů (Hillebrand, 2004). Názorným příkladem mohou být ptáci, jejichž rozložení druhového bohatství zobrazuje obrázek 1. Ptáci vykazují největší druhové bohatství v tropických oblastech Afriky, Jižní Ameriky a Asie. Naopak nejmenší počet druhů ptáků je v polárních oblastech a na Sahaře.



Obr. 1. Globální rozložení diverzity ptáků. (Souřadnicová síť 9310 km²)

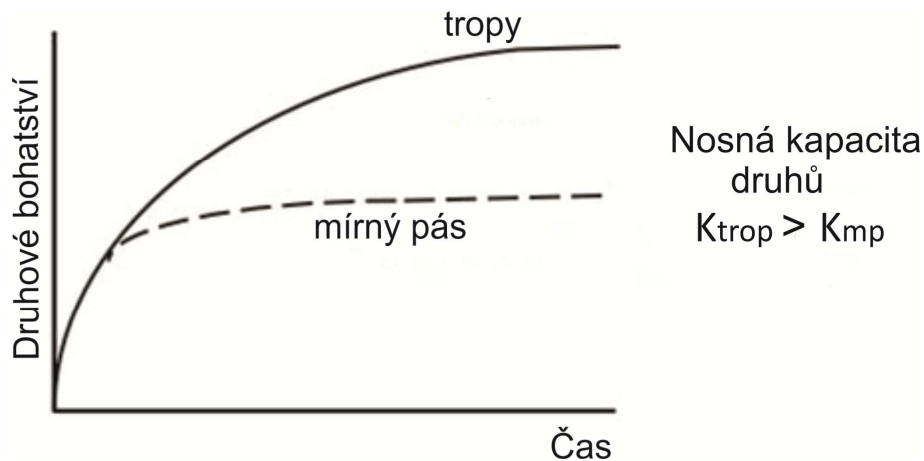
Zdroj: (Hawkins et al., 2012)

I přes obrovský posun ve znalostech o přírodě a procesech, které v ní probíhají, dodnes s jistotou neumíme určit hlavní faktory, které za touto nerovnováhou rozložení druhového bohatství stojí. V posledních několika desetiletích probíhá na toto téma v odborné literatuře velká diskuze. Bylo navrženo značné množství hypotéz, které tento trend vysvětlují, ale ani jedna z nich zatím nebyla zcela potvrzena.

Navrhované hypotézy lze utřídit do tří velkých skupin podle typů faktorů ovlivňujících rozložení druhového bohatství. Jedná se o faktory ekologické, historické a evoluční. Hypotézy ekologické a historické patří mezi prvotní vysvětlení latitudinálního gradientu diverzity. Poměrně nové jsou hypotézy evoluční. Nejnovější studie naznačují, že ekologické a historické faktory neovlivňují druhové bohatství přímo, ale přes ovlivnění rychlosti diverzifikace. V následujícím textu uvedu podstatu jednotlivých druhů hypotéz a nastíním studie, které byly pro daný druh hypotézy provedeny. Z pohledu na tyto studie je zřejmé, že u některých skupin živočichů má opravdu na rozložení druhového bohatství největší vliv rychlost diverzifikace, přičemž ekologické či historické faktory ovlivňují tuto rychlost (Ricklefs, 2006, Ricklefs et al., 2007). Ovšem najdeme i takové studie, které vliv rychlosti diverzifikace na rozložení druhů na Zemi zamítají (Kozak and Wiens, 2010, Cardillo, 1999) nebo dokonce potvrzují vliv ekologických či historických faktorů přímo na rozložení druhů (Stevens, 2006, Wiens et al., 2006, Wiens et al., 2009, Pyron and Burbrink, 2009).

2.1 Ekologické hypotézy

Ekologické hypotézy jsou založeny na stávajících vlastnostech prostředí (teplota, srážky, primární produkce), které umožňují koexistenci druhů (Mittelbach et al., 2007). V těchto vlastnostech se tropické klima výrazně liší od mírného a tyto odlišnosti mohou mít zásadní vliv na rozložení druhového bohatství na Zemi. Vzhledem k vyššímu energetickému příjmu tropů je zde pro organismy více zdrojů. Tropy jsou proto schopné uživit větší počet druhů (obrázek 2) (Mittelbach et al., 2007). Vzhledem k nižší biologické produktivitě mírného pásu je zde vyšší konkurence o zdroje a v důsledku toho také méně druhů (Wiens and Donoghue, 2004).



Obr. 2. Podstata ekologických hypotéz: rychlost diverzifikace je stejná v tropech i mírném pásu, ale díky rozdílným ekologickým faktorům se liší množství dostupných nik pro druhy.

Zdroj: (Mittelbach et al., 2007)

O vlivu ekologických faktorů na rozložení druhového bohatství se v současné době diskutuje. Převládá však názor, že ekologické faktory nesouvisí přímo s rozložením druhů, ale ovlivňují ho přes změnu rychlosti speciace a/nebo extinkce. Z tohoto důvodu nebyl vztah ekologických faktorů na rozložení druhového bohatství v moderní literatuře testován. Naopak studií, které potvrzují vztah mezi ekologickými faktory a rychlostí diverzifikace, je nemalé množství. Jejich výsledky představím v části věnované hypotézám evolučním.

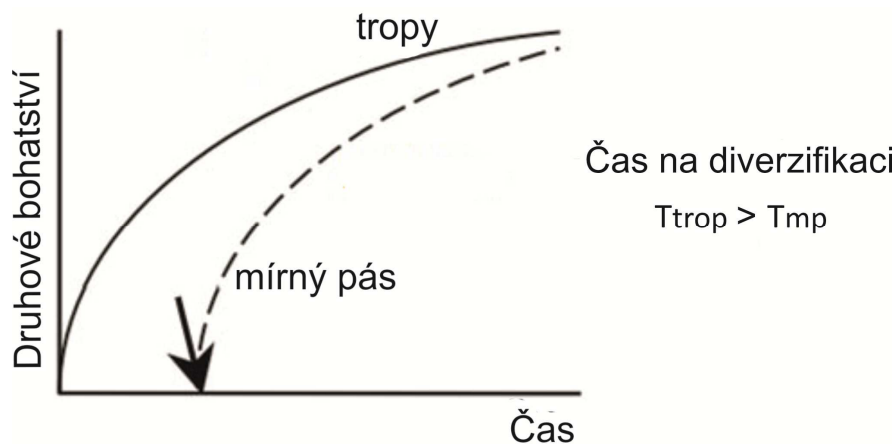
2.2 Historické hypotézy

Druhou skupinou hypotéz, které se snaží vysvětlit rozložení druhového bohatství na Zemi, jsou hypotézy historické. Tyto hypotézy jsou založeny především na stáří a rozlehlosti tropického klimatu (angl. „time and area hypotheses“). Prvním vysvětlením latitudinálního gradientu diverzity je fakt, že většina stávajících druhů vznikla v tropech, a proto je také většina druhů adaptována na tropické klimatické podmínky (tedy vyšší teplota, vyšší vlhkost, nesezónní klima atd.) (Wiens and Donoghue, 2004). Pro takto adaptované organismy je velmi složité přizpůsobit se

chladným a nehostinným podmínkám prostředí mírného pásu. Do oblastí vyšších zeměpisných šířek se proto takové druhy nešíří příliš dobře. Toto omezení se označuje jako nikový konzervatismus (Wiens and Donoghue, 2004). Důsledkem nikového konzervatismu je mírné klima pro většinu druhů nevhodné a nenabízí příhodné ekologické niky. Podmínky v tropických oblastech jsou naopak ancestrálnímu klimatu blízké a dobře se kryjí s klimatickým optimem většiny druhů (Willig et al., 2003). Z těchto důvodů je v tropech nejvíce druhů a do vyšších zeměpisných šířek se šíří jen velmi neochotně.

Stáří tropů je možným vysvětlením latitudinálního gradientu diverzity. Tropické klima se po většinu historie Země rozkládalo na mnohem větší ploše než všechny ostatní klimatické pásy. Například mírný klimatický pás se rozšířil až před 30 – 40 miliony let (Wiens and Donoghue, 2004). Podle Mittelbacha (2007) tento fakt inspiroval již Alfreda Russela Wallace, který předpokládal, že se v tropech během jeho delší existence naakumulovalo více druhů než v ostatních mladších klimatických pásmech. Starší tropické klima se proto stalo domovem a místem vzniku většiny druhů (Mittelbach et al., 2007).

Zastánci historických hypotéz předpokládají, že převážná většina druhů vznikla v tropech a do mírného pásu se rozšířila poměrně nedávno nebo vůbec (Wiens and Donoghue, 2004). Trend vyššího stáří tropických skupin byl potvrzen například u ptáků, kde průměrné stáří druhů klesá od rovníku k pólům (Gaston and Blackburn, 1996, Hawkins, 2001). Za předpokladu vyššího stáří tropů lze usuzovat, že se v tomto klimatickém pásmu podstatně liší čas na diverzifikaci od ostatních pásem. Za delší časový úsek tak díky diverzifikaci mohlo vzniknout mnohem více druhů (obrázek 3) (Mittelbach et al., 2007).



Obr. 3. Podstata historických hypotéz: tropy jsou starší, a proto měly více času na diverzifikaci. Šipka v grafu může znázorňovat konec megatermálního období (období na přelomu křídý a třetihor, kdy se průměrné teploty pohybovaly nad 18°C) a formaci mírného klimatického pásu.

Zdroj: (Mittelbach et al., 2007)

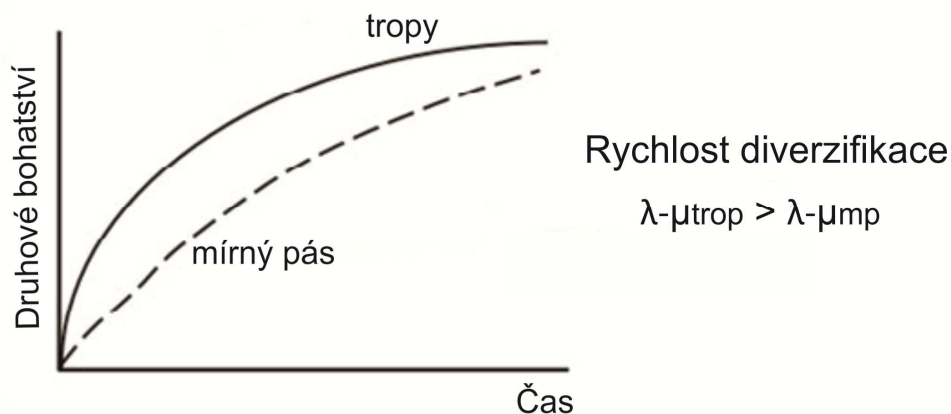
Důkaz, že čas, po který se daná skupina vyskytuje v určité oblasti, může vysvětlit rozložení druhového bohatství, přineslo hned několik studií. Tento vztah platí například u amerických netopýrů z čeledi listonosovití (Stevens, 2006), rosničkovitých žab (Wiens et al., 2006), skokanovitých žab (Wiens et al., 2009) a amerických korálovek (Pyron and Burbrink, 2009). V neposlední řadě také u želv z čeledi emydovití, které vykazují největší druhové bohatství v oblastech mírného klimatu Severní Ameriky (Stephens and Wiens, 2003). Analýza provedená na želvách dokazuje, že nejde jen o délku existence v tropech, ale že tento trend platí i u skupin s největším druhovým bohatstvím ve vyšších zeměpisných šířkách. Tedy čas, po který může daná skupina diverzifikovat v určitém místě, může ovlivnit rozložení jeho druhového bohatství.

Vysoké stáří tropů a fakt, že právě tropické klima bylo místem vzniku většiny druhů, je neoddiskutovatelný fakt. Nelze ale s jistotou říci, že právě to mělo vliv na utváření latitudinálního gradientu diverzity. Již jsem nastínila výše, že existuje poměrně velké množství studií, které potvrzují platnost těchto historických hypotéz. Takové výsledky naznačují, že čas může být jedním z hlavních faktorů stojících za latitudinálním gradientem diverzity. Je ovšem také možné, že historické faktory

mohou mít vliv na rychlost diverzifikace a tím nepřímo ovlivnit rozložení druhového bohatství. Ke studiím, které se tomuto vztahu věnovaly, se vrátím v části věnované evolučním hypotézám.

2.3 Evoluční hypotézy

Poslední velkou skupinou hypotéz, které se pokoušejí vysvětlit nerovnováhu v rozložení druhového bohatství na Zemi, jsou hypotézy evoluční. Tyto hypotézy o vzniku latitudinálního gradientu diverzity vysvětlují jeho existenci jako výsledek rozdílné rychlosti diverzifikace v tropickém a mírném klimatickém pásu. Rychlejší diverzifikace v tropech může být důsledkem vyšší speciace, nižší extinkce nebo kombinace obojího. Podle některých autorů jsou ve stálém tropickém klimatu důležitější adaptace k biotickým interakcím. Naopak v nestabilním mírném klimatu jsou výhodnější adaptace k abiotickým interakcím. Pokud se opravdu v tropickém klimatickém pásu objevuje vyšší procento biotických interakcí (např. predace, kompetice, parazitismus), může to vést k evoluční eskalaci, závodům ve zbrojení, rychlejší speciaci a diverzifikaci (Mittelbach et al., 2007, Vermeij, 1973). Podle Mittelbacha (2007) může být příkladem vyšší predace hnízd u ptáků tropických oblastí oproti těm z vyšších zeměpisných šířek (Conway and Martin, 2000) nebo vyšší míra herbivorie stromů v tropech oproti mírnému pásu (Coley and Barone, 1996). Díky zvýšené diverzifikaci roste druhová diverzita v tropech rychleji než kdekoli jinde na světě (obrázek 4).



Obr. 4. Podstata evolučních hypotéz: v tropech je vyšší rychlost diverzifikace (rychlost speciace mínus rychlost extinkce) než v mírném pásu. Dochází k rychlejšímu nahromadění druhů.

Zdroj: (Mittelbach et al., 2007)

Vliv rychlosti evoluční diverzifikace na rozložení druhového bohatství na Zemi byl potvrzen například u pěvců a otakárkovitých motýlů (Cardillo, 1999). Obě skupiny vykazují trend rostoucí rychlosti diverzifikace směrem k rovníku. Pěvci se stali modelovou skupinou také pro Ricklefse (2006). Jeho studie potvrdila vliv rychlosti diverzifikace na rozložení druhového bohatství. Stejně jako předchozí skupiny, i mločkovití vykazují rostoucí rychlost diverzifikace směrem k tropům (Kozak and Wiens, 2010). Rychlost diverzifikace u palem (Arecaceae) Nového světa roste spolu s druhovým bohatstvím směrem od pólů k rovníku. Palmy vykazují tuto vyšší rychlost diverzifikace od jejich vzniku v terciéru. Z analýzy vyplývá, že rychlost diverzifikace je u palem nejdůležitějším prediktorem rozložení druhového bohatství (Svenning et al., 2008). Nárůst rychlosti diverzifikace směrem k rovníku vykazují také krytosemenné rostliny (Jansson and Davies, 2008). Z uvedených studií je zřejmé, že za vznikem latitudinálního gradientu může stát minimálně u některých skupin organismů rozdílná rychlost diverzifikace. Tato rychlost může být dále ovlivněna různými faktory, mezi nejčastěji diskutované patří teplota prostředí či větší průměrná plocha areálu výskytu.

Teplota prostředí je pro ektotermní organismy jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících jejich život. Má totiž vliv na všechny biologické procesy v jejich tělech. Toto ovlivnění se děje přes rychlost metabolismu, která je závislá právě na teplotě okolí. Rohde (1992) ve své práci navrhuje vysvětlení vlivu teploty na rychlost evoluce. Podle něj mají ektotermní organismy ve vyšší teplotě prostředí kratší generační dobu, vyšší mutační rychlost a působí na ně vyšší selekční tlak. Proto mají tyto organismy v tropických oblastech vyšší rychlost speciace (Rohde, 1992). V teplejších oblastech proto například u obojživelníků byla prokázána vyšší rychlost mikroevoluce (Wright et al., 2010). Rychlost speciace roste směrem k teplejším oblastem rovníku také u planktonních foraminifer (Allen et al., 2006). Zvýšení rychlosti mikroevoluce v teplejších oblastech neplatí pro endotermní organismy, u nichž teplota prostředí neovlivňuje metabolismus. Tento vztah byl testován například na ptácích a výsledky ukazují, že vyšší teplota nevede u endotermů ke zvýšení rychlosti speciace (Bromham and Cardillo, 2003). Tyto výsledky jsou očekávatelné, neboť teplota prostředí neovlivňuje endotermny do takové míry jako ektotermny. Přesto je jistě vhodné tento vztah otestovat a toto tvrzení potvrdit.

Dalším faktorem se vztahem k rychlosti diverzifikace je větší průměrná plocha areálu výskytu v tropech. Větší plocha tropů tak poskytuje jednotlivým druhům organismů větší areály rozšíření. Jeden druh tady může žít na větší ploše než v mírném pásu. Například u amerických pěvců roste rychlost speciace společně s průměrnou plochou areálu výskytu druhu (Ricklefs, 2006). S větší plochou výskytu druhu roste rychlost diverzifikace i u šupinatých plazů (Ricklefs et al., 2007). Stejný trend byl objeven také u planktonních foraminifer (Allen et al., 2006). V literatuře ovšem najdeme i výsledky analýz popírající tento vztah. Kozak a Wiens (2010) u mločkovitých plazů vztah velikosti areálu rozšíření na rychlost diverzifikace zamítají. Ke stejnému názoru dospěl také Cardillo (1999) při své analýze pěvců a otakárkovitých motýlů. Z těchto rozdílů ve výsledcích jednotlivých analýz lze předpokládat, že na rychlost diverzifikace má vliv plocha areálu rozšíření pouze u některých skupin.

Ekologické faktory, jako je teplota prostředí a větší průměrná plocha areálu výskytu, mají vliv na rychlost diverzifikace pouze u některých skupin organismů. Je zřejmé, že

jejich vliv se u jednotlivých skupin liší. Nelze tedy obecně říci, že vyšší průměrná teplota (či větší plocha) tropických oblastí zvyšuje rychlost diverzifikace všech skupin, které zde žijí. Přímý vliv těchto faktorů na rozložení druhového bohatství nebyl potvrzen, ovšem mohou ho ovlivňovat přes svůj vztah k rychlosti diverzifikace.

Rozdílná rychlost diverzifikace není jediným faktorem ovlivňujícím rozložení druhového bohatství na Zemi. V odborné literatuře lze nalézt mnoho studií, které její vliv potvrzují, existují však i studie s opačnými závěry. Vztah mezi rychlostí diverzifikace a rozložením druhů na Zemi zamítají především autoři studií, které potvrdily vliv historických hypotéz (Wiens et al., 2006, Wiens et al., 2009, Wiens et al., 2011, Pyron and Burbrink, 2009). Dokonce studie provedené na stejných skupinách organismů, například na ptácích, se ve svých výsledcích liší. Myslím, že tyto rozdíly jsou způsobeny jinou škálou pohledu, jakou na ptáky v jednotlivých studiích autoři hleděli. Zkoumaný vztah může být jiný pro ptáky jako celek a pro jednotlivé jejich čeledi. Z uvedené literatury se zdá, že pro některé skupiny organismů opravdu platí, že na jejich rozložení počtu druhů na Zemi má největší vliv rychlost diverzifikace. Naopak pro jiné skupiny musíme hledat vysvětlení rozložení druhového bohatství v čase, po který mohly speciovat v určité oblasti světa.

Jak jsem ukázala výše, v literatuře můžeme najít různá vysvětlení latitudinálního gradientu diverzity. Z dosud publikovaných studií se zdá, že hlavními potvrzenými faktory jsou rychlost diverzifikace a čas, po který se daná skupina vyskytuje v daném prostředí. Je také zřejmé, že pro jednotlivé skupiny organismů jsou vysvětlení rozložení jejich druhového bohatství různá a ke vzniku latitudinálního gradientu diverzity vedly u různých skupin rozdílné procesy.

Svou diplomovou prací bych ráda navázala na výše zmíněné studie zabývající se vlivem ekologických faktorů na rychlost diverzifikace. Zejména pro ptáky se výsledky analýz liší. Budu se tedy zabývat touto skupinou obratlovců a pokusím se zjistit, zda u jednotlivých čeledí ptáků vedou k utváření trendů v rozložení druhového bohatství stejné procesy.

3 Proč zrovna ptáci (Aves)?

Ptáci jsou mimořádně příhodnou modelovou skupinou. V mnoha ohledech se totiž diametrálně liší od jiných, dříve zpracovaných skupin, takže bude možné identifikovat univerzální nebo specifické patrnosti ptačí diverzifikace. Ptáci jsou odvozenou skupinou theropodních dinosaurů, která vznikla zřejmě ve svrchní juře (145-161 milionů let nazpět). Přesný vznik ptáků je nicméně stále předmětem vědecké diskuze. Spolu s netopýry jsou ptáci jedinými aktivně létajícími obratlovci. Ptáci jsou endotermové s rychlým metabolismem a obecně vysokou pohybovou aktivitou. Díky letu se dokážou efektivně přesouvat na velké vzdálenosti a jsou relativně málo závislí na abiotických podmínkách prostředí. To jim umožnilo osídlit téměř celý svět. Jsou to jediní obratlovci, kteří pronikli až do nitra Antarktidy. Směrem k pólům jejich počet druhů klesá, v souladu s latitudinálním gradientem diverzity (Thomas et al., 2008). V neposlední řadě jsou ptáci velmi příhodnou skupinou k této analýze z toho důvodu, že na této skupině živočichů již podobné studie byly provedeny a jejich výsledky se liší.

3.1 Modelové skupiny

Pro analýzu bylo vybráno šest čeledí ptáků. Tyto čeledi byly zvoleny především proto, že pro ně existují relativně dobrá a komplexní fylogenetická a distribuční data. Další výhodnou vlastností těchto čeledí je jejich rozdílnost v některých ekologických charakteristikách. Ta by mohla vysvětlit případné odlišnosti v trendech rychlostí diverzifikace. Fylogenetické postavení na fylogenetickém stromě ptáků ukazuje obrázek 5.

Accipitridae (Jestřábovití)

Jestřábovití jsou jednou z pěti čeledí dravců (Falconiformes). Jsou to tedy masožraví ptáci, kteří svou kořist aktivně loví. Většina z nich žije v lesních biotopech, ale

některé zástupce můžeme potkat i v travnatých biotopech (Buteo, Aquila, Circus). Jestřábovití jsou rozšířeni téměř po celém světě.

Columbidae (Holubi)

Holubi jsou býložraví ptáci, kteří se živí především semeny a plody rostlin. Jsou to stromoví ptáci. Holubi osídlili celý svět, kromě polárních oblastí.

Furnariidae (Hrnčířící)

Jediní zástupci pěvců (Passeriformes) v této analýze jsou hrnčířící. Tito ptáci se živí hmyzem, který často doplňují také požíváním plodů. Hrnčíříky najdeme v nejrůznějších biotopech od lesa po bezlesí, mokřady i mořské pobřeží. Jsou to ptáci Neotropické oblasti.

Picidae (Datlovití)

Datlovití jsou jednou z čeledí šplhavců (Piciformes). Všichni zástupci se živí hmyzem, který vyklouvávají ze stromů. Ke svému životu potřebují stromy, ale nemusí být nutně v lesním biotopu. Najdeme je téměř na všech kontinentech.

Psittacidae (Papoušci)

Papoušci jsou velmi diverzifikovaná skupina ptáků. Většina z nich jsou býložravé druhy, preferují především plody a semena rostlin. Papoušci jsou rozšířeni převážně v tropech. Běžně se ale vyskytují i v subtropích a mírném pásu. Jsou to ptáci převážně lesních biotopů.

Strigidae (Puštíkovití)

Puštíkovití jsou jednou z čeledí sov (Strigiformes). Podobně jako výše zmínění jestřábovití, jsou i puštíkovití predátoři, kteří žerou živočišnou potravu. Jsou to noční ptáci. Můžeme je nalézt v nejrůznějších biotopech od pouště po tundru, od lesa po mokřad. Najdeme je ale i v blízkosti lidských sídel. Nacházejí se skoro na všech světových kontinentech.

4 Metody a data

4.1 Data

Čeledi ptáků pro tuto analýzu byly vybrány především na základě dostupné kvalitní fylogeneze z databáze Jetz et al. (2012) a detailních informací o rozšíření jednotlivých druhů z IUCN (2014) a jejich podmínkách prostředí z databáze Hijmans et al. (2005). V souhrnu jsem tato data shromáždila pro více než 1500 druhů ptáků.

Fylogenetická data

Analýzu vztahu teploty prostředí a rychlosti diverzifikace jsem provedla pro dva soubory dat. Nejprve jsem testovala fylogenetické stromy sestavené pouze z druhů, pro něž jsou dostupné alespoň některé genetické sekvence. Postavení takových druhů ve fylogenezi není náhodné, neboť z genetických dat dokážeme určit jejich příbuznost. Takto vytvořené fylogeneze zahrnují menší počet druhů, než kolik jich je pro danou skupinu známých (genetické sekvence neznáme pro všechny druhy). Soubor dat pro primární analýzu tedy zahrnuje 922 druhů. Z tohoto počtu náleží 173 druhů čeledi Accipitridae, 132 druhů čeledi Columbidae, 159 druhů čeledi Furnariidae, 136 druhů čeledi Picidae, 230 druhů čeledi Psittacidae a 92 druhů představuje čeleď Strigidae. Seznam všech druhů je k nalezení v příloze, přičemž druhy použité pro primární analýzu jsou označeny hvězdičkou.

Zmíněnou primární analýzu jsem se rozhodla podpořit analýzou sekundární, pro kterou jsem zvolila fylogeneze zahrnující všechny druhy každé čeledi. Takové fylogeneze tedy zahrnují i druhy, pro které neznáme žádné genetické sekvence. Tyto druhy jsou vloženy do fylogenezí vytvořených pro druhy se známými sekvencemi. Vkládány jsou na základě omezených informací o jejich podobnosti s druhy ve vytvořené fylogenezi. Umístění druhů do jednotlivých větví se dále řídí tzv. pure birth modelem diverzifikace. Pure birth model předpokládá exponenciální nárůst

počtu druhů s konstantní pravděpodobností (Nee et al., 1994). Tímto postupem získáme mnoho víceméně náhodně zkompletovaných fylogenezí.

Vzhledem k náhodnému postavení druhů v takových fylogenezích jsem pro každou čeleď použila 100 fylogenetických stromů. Fylogenetické stromy jsem získala z webu www.birdtree.org, který doprovází studii Jetz et al. (2012). Tento postup sníží riziko chybného výsledku. Jak jsem již uvedla výše, nevýhodou těchto fylogenezí je nepřesné postavení jednotlivých druhů ve fylogenezi. Riziko sekundární analýzy tedy je, že kvůli přílišné rozmanitosti vytvořených fylogenezí nemusím nalézt žádný vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace, přestože takový vztah může existovat. Naopak výhodou je zařazení všech známých druhů každé čeledi do analýzy a větší datový soubor. Použitím sekundární analýzy zjistím, jak velký vliv má náhodné postavení druhů při vytváření fylogenezí na zjištěné výsledky. Zároveň pokud výsledky sekundární analýzy podpoří zjištění z analýzy primární, zvýší to jejich výpovědní hodnotu. Kombinací těchto dvou přístupů tedy získám věrohodnější výsledky.

Pro sekundární analýzu jsem použila všechny známé druhy pro každou čeleď. Počet druhů se tak oproti analýze primární zvýšil na 1510 druhů. Z tohoto počtu představuje čeleď Accipitridae 237 druhů, čeledi Columbidae patří 304 druhů, Furnariidae zahrnují 225 druhů, do čeledi Picidae náleží druhů 216, Psittacidae představují 350 druhů a čeleď Strigidae je zastoupena 178 druhy. V příloze jsou uvedeny všechny druhy vybraných čeledí ptáků, tedy všechny druhy použité pro sekundární analýzu. U druhů, které nejsou označeny hvězdičkou, neznáme žádné genetické sekvence.

Distribuční data

Pro zjištění průměrné teploty prostředí pro každou skupinu jsem použila soubor informací o rozšíření všech druhů a jejich podmínkách prostředí (IUCN, 2014, Hijmans et al., 2005). Z tohoto souboru jsem vybrala pouze zvolené čeledi ptáků (celkem 1559 druhů). Vzhledem k tomu, že pro jednotlivé druhy může existovat více vědecky uznávaných názvů, bylo potřeba tyto názvy sjednotit. Tedy sjednotit názvy

druhů ve fylogenezích a mapách rozšíření. Druhy nejasného taxonomického statutu a druhy s neúplnými informacemi jsem ze svých analýz vyřadila (3% z celkového počtu 1559 druhů).

4.2 Metody

Cílem této práce je otestovat vztah mezi rychlostí diverzifikace a teplotou prostředí. Pro svou analýzu jsem zvolila dva soubory dat, které jsem výše popsala. Pro oba soubory jsem vypočítala ancestrální teplotu prostředí a rychlost diverzifikace pro každý uzel každého fylogenetického stromu. Tyto hodnoty jsem dále korelovala Spearmanovým korelačním koeficientem.

Výpočet průměrné teploty

Na základě informací o geografickém rozšíření jsem odhadla průměrnou teplotu pro každý druh v rámci jeho areálu. Průměrná teplota je významnou dimenzí ekologické niky a má vliv na všechny biologické procesy probíhající v živých organismech. Průměrné teploty pro jednotlivé druhy jsem odečetla z globálních teplotních rasterů (BIO 1) (Hijmans et al., 2005) a distribučních map. Rastery jsem převedla na rozlišení 1x1 geografický stupeň (Hurlbert and Jetz, 2007). K tomuto výpočtu průměrné teploty jsem využila program R a implementované balíky „sp“, „raster“, „maptools“ a „SDMTools“ (Pebesma et al., 2015, Hijmans, 2014, Bivand et al., 2015, VanDerWal et al., 2014). Ze získaných hodnot jsem dále vypočítala ancestrální teploty pro každý uzel fylogenetického stromu pomocí ancestrální rekonstrukce.

Ancestrální rekonstrukce

Ancestrální rekonstrukce umožňuje odhadnout hodnoty vybraných znaků předků z hodnot známých pro současně žijící druhy (jejich potomky). Rekonstruovat je možné inherentní (genetické sekvence, teplotní tolerance) i emergentní znaky

(velikost areálu, rychlost růstu populace) za předpokladu, že jsou tyto znaky v rámci fylogenetické linie dědičné a vykazují fylogenetický signál. Spolehlivá ancestrální rekonstrukce vyžaduje realistický model evoluce znaků. Empirická data ukazují, že modely ze skupiny „náhodných procházek“ (random walk) jsou nejjednodušší. Pro rekonstrukci kontinuálních znaků, mezi které teplota prostředí spadá, se zdaleka nejčastěji používá model Brownova pohybu (Felsenstein, 1985).

K rekonstrukci ancestrálních teplot jsem proto ve svých analýzách použila model Brownova pohybu. Přesnost těchto rekonstrukcí je závislá na existenci dědičných teplotních tolerancí. Vzhledem k tomu, že teplotní tolerance úzce souvisí s fyziologií druhů a vykazují značný fylogenetický signál, jejich rekonstrukce se prokázala jako dostatečně spolehlivá (Schluter et al., 1997, Cunningham et al., 1998). K rekonstrukci ancestrálních teplot prostředí jsem v primární analýze využila všechny čtyři níže uvedené statistické metody, jejichž numerická shoda by měla dále potvrdit spolehlivost jednotlivých rekonstrukcí. Pro analýzu sekundární jsem se rozhodla, vzhledem k rozsáhlosti souboru dat, využít pouze metodu maximální věrohodnosti.

A) Metoda maximální věrohodnosti

Metoda maximální věrohodnosti hledá takové ancestrální stavy znaků, při nichž by stávající pozorované hodnoty znaku byly nejvíce pravděpodobné. Přesněji řečeno, metoda maximální věrohodnosti uvažuje každý ancestrální stav jako maximálně věrohodnostní řešení lokálního procesu Brownova pohybu vypočteného z daného uzlu a hledá ancestrální stav pro každý jednotlivý uzel tak, aby se maximalizovala věrohodnost napříč celým stromem. Evoluce kontinuálních znaků (v mém případě teploty prostředí) probíhá procesem náhodné procházky bez selektivního trendu. Každá hodnota stavu znaku se tedy vyvíjí podél větví fylogeneze procesem Brownova pohybu rychlostí β . Očekávaná odchylka mezi jakýmkoli dvěma druhy odpovídá parametru β vynásobenému časem uplynulým od jejich odštěpení od společného předka. Věrohodnostní funkce pro hodnotu β a soubor ancestrálních stavů znaků $\underline{\mu}=(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_N)$ má formu

$$L(\underline{\mu}, \beta) = \frac{1}{\beta^N} \exp\left(\frac{-Q(\underline{\mu})}{2\beta}\right),$$

přičemž Q je

$$Q(\underline{\mu}) = \sum_{i,i'} \frac{(\mu_i - \mu_{i'})^2}{v_{ii'}},$$

kde $i'=1$ a $i'=2$ jsou dva potomci každého předka i , $i=1, \dots, N$ a $v_{ii'}$ je délka větve mezi i a i' . Q je tedy vážený součet odchylek mezi předky a potomky, kde součet je přes všechny větve stromu a délka větve se používá k vážení. Soubor ancestrálních stavů znaků minimalizujících Q je maximální věrohodnostní odhad (Schluter et al., 1997). Metoda maximální věrohodnosti je podobná metodě čtvercové parsimonie (viz. dále). Obě minimalizují součet odchylek, ovšem v metodě maximální věrohodnosti je evoluce znaku gradualistická, tedy proporčně závislá na délkách větví.

Výhodou metody maximální věrohodnosti je její robustnost vůči odchylkám od předpokladů modelu. Významnou předností je také transparentní definice evolučního modelu. V důsledku však metoda maximální věrohodnosti může být početně náročná, zejména pro rozsáhlé fylogeneze.

B) Metoda čtvercové parsimonie

Tato metoda je postavena na principu maximální parsimonie, jejíž podstatou je nalézt takové ancestrální stavy znaků (napříč celým fylogenetickým stromem), které minimalizují celkový počet evolučních kroků potřebných k vysvětlení stavů znaků pozorovaných u současných druhů. Ancestrální hodnoty stavu znaku jsou vypočteny jako průměr tří hodnot okolo každého uzlu, tedy průměr hodnot dvou potomků a jednoho předka (Klingenberg, 2010).

Výhodou této metody je její biologicky intuitivní základ a výpočetní jednoduchost. Strom s nejméně změnami je považován za nejlepší. Tento předpoklad však může být sporný, zejména během výjimečných epizod rychlé evoluce (např. během

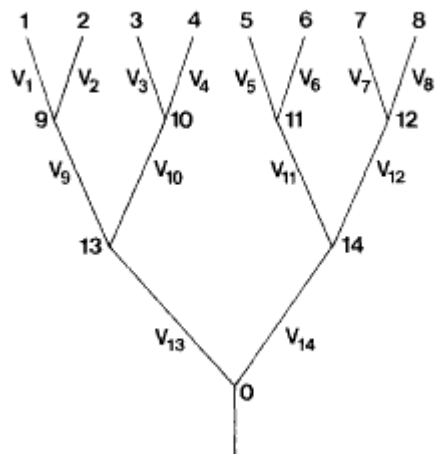
adaptivních radiací) nebo při značných rozdílech v rychlosti evoluce podél jednotlivých linií.

C) Metoda nezávislých kontrastů

Na rozdíl od dvou výše zmíněných postupů, metoda nezávislých kontrastů ancestrální teploty matematicky dopočítává ze známých hodnot. Model evoluce není v tomto případě definován explicitně, nicméně výsledky numericky odpovídají procesu náhodné procházky (podobně jako v předchozích metodách). Výpočet nezávislých kontrastů začíná při vrcholu fylogeneze, kde se identifikují páry sesterských větví. Každý kontrast se odhaduje z hodnot znaku pro dva sesterské druhy (i a j) a ze vzdálenosti těchto druhů ke společnému předkovi (v_i, v_j). Metodou váženého průměru se z hodnot stavů znaků sesterských druhů vypočítá první ancestrální stav (k) a první kontrast ($X_j - X_i$), kde X je hodnota znaku. Dalším krokem je odstranění vrcholových větví dvou použitých sesterských druhů z fylogenetického stromu, čímž se jejich předek stane novou vrcholovou větví. Přiřadíme mu hodnotu znaku X_k podle rovnice

$$X_k = \frac{(1/v_i)X_i + (1/v_j)X_j}{1/v_i + 1/v_j},$$

což je vážený průměr X_i a X_j . Následně prodloužíme větev pod k prodloužením její délky z v_k na $v_k + v_i v_j / (v_i + v_j)$, což umožňuje korekci váženého průměru k výpočtu X_k . Výpočetní proces se iterativně opakuje napříč celým stromem až ke kořeni a jeho výsledkem jsou ancestrální hodnoty pro každý uzel a fylogeneticky nezávislé kontrasty zachycující evoluci znaku podél každé jednotlivé větve (obrázek 6) (Garland et al., 2005, Felsenstein, 1985).



Obr. 6. Příklad fylogeneze k počítání nezávislých kontrastů. Číslo 0 představuje kořen fylogenetického stromu. Čísla 1-14 označují jednotlivé druhy v pořadí, v jakém se počítají nezávislé kontrasty. Hodnoty v_1-v_{14} představují délky větví fylogenetického stromu.

Zdroj: (Felsenstein, 1985)

Výhodou metody nezávislých kontrastů je jednoduchost a početní nenáročnost. Model evoluce však není transparentně a explicitně definován.

D) Metoda zobecněných nejmenších čtverců

Metoda zobecněných nejmenších čtverců bere v úvahu, že jednotlivá pozorování nejsou nezávislá vzhledem k fylogenetické příbuznosti druhů. Tato metoda vypočítává ancestrální teploty podle regresního modelu:

$$y = Xb + \varepsilon,$$

kde y je teplota prostředí, X je délka větví fylogenetického stromu, b je neznámý regresní koeficient a ε je náhodná chyba. Na základě využití známých teplot prostředí a délky větví odhadneme pomocí metody zobecněných nejmenších čtverců koeficient b , který určuje vztah mezi těmito dvěma proměnnými. Dalším krokem je dosažení zjištěného koeficientu b do regresního modelu a výpočet neznámých ancestrálních teplot. Tímto výpočtem získáme odhad ancestrální teploty pro každý uzel daného fylogenetického stromu.

Na rozdíl od předchozích metod, metoda zobecněných nejmenších čtverců umožňuje zohlednit omezený fylogenetický signál při odhadu ancestrálních stavů znaku. Jedná se tedy o konzervativní a velmi flexibilní přístup, založený na obecném statistickém základu. Nevýhodou je opět výpočetní náročnost, zejména pro rozsáhlé fylogeneze (více než 1000 druhů) (Rohlf, 2001).

Výpočet rychlosti diverzifikace

Rychlost diverzifikace pro každý uzel fylogenetického stromu jsem vypočítala jako logaritmus počtu druhů lomený časem. Pro tento výpočet jsem využila balíky „ape“ a „geiger“ (Paradis et al., 2004, Harmon et al., 2008) implementované ve statistickém rozhraní R (R Development Core Team, 2014).

Analýza závislosti rychlosti diverzifikace na teplotě

Analýzu vztahu rychlosti diverzifikace a teploty prostředí jsem provedla Spearmanovým korelačním testem. Ten je založený na minimálních předpokladech a vrací velmi robustní výsledky. Současně je možné analyzovat korelace mezi hodnotami pro jednotlivé uzly fylogeneze. Výpočet korelace jsem provedla opět v programu R.

5 Výsledky

5.1 Korelace rychlosti diverzifikace a teploty prostředí

Pro zjištění korelace mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace jsem využila Spearmanův korelační koeficient. Výsledkem primární analýzy jsou pro každou z čeledí čtyři korelační koeficienty. Jejich hodnoty ukazuje tabulka 1. Z pohledu na tuto tabulku je zřejmé, že se liší hodnoty korelačních koeficientů pro jednotlivé čeledi. Hodnoty pro čeleď Accipitridae jsou vysoké a záporné, to naznačuje relativně silný negativní vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace. Záporné jsou hodnoty korelačních koeficientů také u skupiny Columbidae, pro jednotlivé metody mají tyto hodnoty poměrně velký rozptyl. Pro metodu maximální věrohodnosti je korelační koeficient -0,09, naopak vysoká hodnota korelačního koeficientu vyšla pro metodu čtvercové parsimonie, a to -0,36. U čeledi Columbidae výsledky naznačují silnější negativní vztah. Velmi podobné jsou korelační koeficienty pro čeledi Furnariidae a Picidae. Obě čeledi vykazují slabou negativní korelaci teploty prostředí a rychlosti diverzifikace. Zjištěný negativní vztah naznačuje, že u těchto čtyř čeledí je vyšší rychlost diverzifikace v oblastech s nižší průměrnou teplotou prostředí.

Pozitivní vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace vykazují čeledi Psittacidae a Strigidae. Nízké hodnoty korelačních koeficientů naznačují velmi slabý vztah u čeledi Psittacidae. Naopak poměrně vysoké hodnoty u čeledi Strigidae signalizují vztah silnější. Z kladných hodnot korelačních koeficientů těchto dvou čeledí lze usuzovat, že budou vykazovat vyšší rychlost diverzifikace v oblastech s vyšší průměrnou teplotou prostředí.

Zajímavé je také porovnání hodnot korelačních koeficientů pro jednotlivé metody ancestrální rekonstrukce mezi sebou. Velmi podobné hodnoty jsem zjistila pro všechny čeledi. Největší rozptyl hodnot korelačních koeficientů je u čeledi Columbidae. Ze zjištěných výsledků je zřejmé, že výsledky primární analýzy jsou relativně robustní vůči použité metodě ancestrální rekonstrukce.

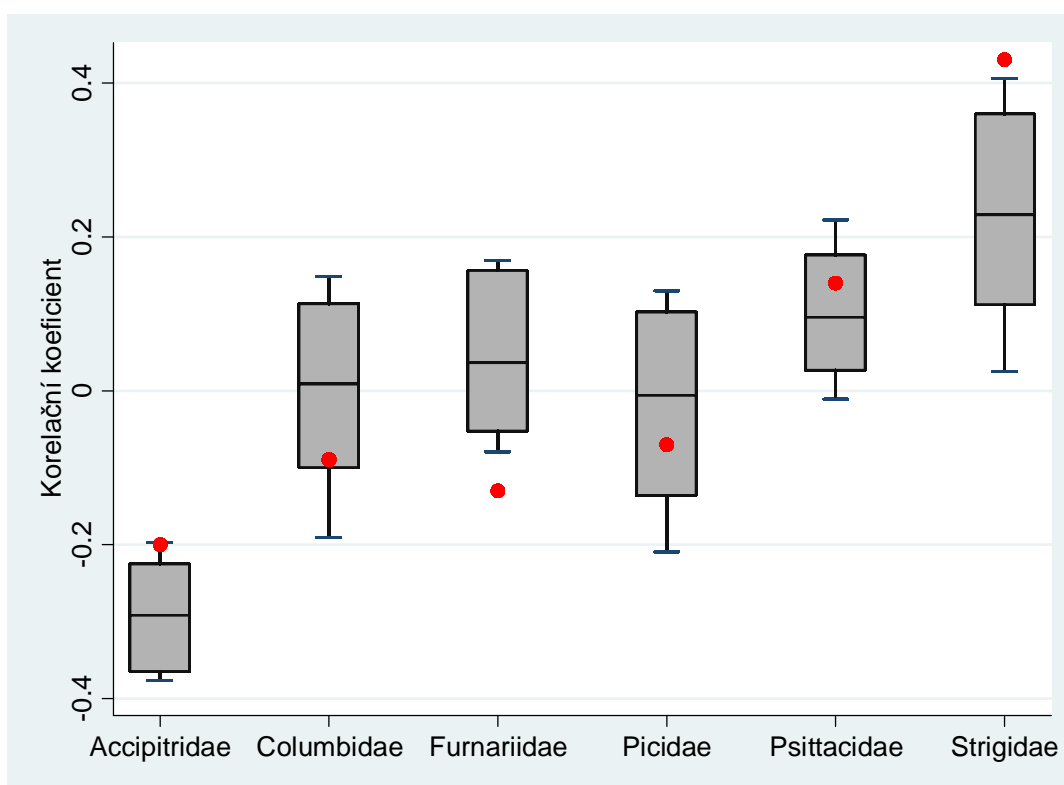
Tab. 1. Tabulka ukazuje vypočítané korelační koeficienty v primární analýze. Velmi podobné korelační vztahy se objevují nezávisle na metodě ancestrální rekonstrukce. Nejsilnější vztah mezi rychlostí diverzifikace a teplotou prostředí se ukázal u čeledí Accipitridae a Strigidae.

| | Maximální věrohodnost | Nezávislé kontrasty | Zobecněné nejmenší čtverce | Čtvercová parsimonie |
|---------------------|-----------------------|---------------------|----------------------------|----------------------|
| Accipitridae | -0,20 | -0,36 | -0,35 | -0,33 |
| Columbidae | -0,09 | -0,25 | -0,23 | -0,36 |
| Furnariidae | -0,13 | -0,14 | -0,16 | -0,29 |
| Picidae | -0,07 | -0,17 | -0,14 | -0,18 |
| Psittacidae | 0,14 | 0,11 | 0,17 | 0,05 |
| Strigidae | 0,43 | 0,38 | 0,47 | 0,49 |

Zjištění primární analýzy jsem se rozhodla podpořit analýzou sekundární, jejíž výsledky ukazuje obrázek 7. Jednotlivé boxploty zobrazují rozložení hodnot korelačních koeficientů pro každou čeleď. Střední části těchto diagramů jsou ohraničené spodním a horním kvantilem, přičemž spodní kvantil reprezentuje 5. percentil a horní kvantil představuje 95. percentil. Box tedy zahrnuje 90 % hodnot. Linky uvnitř boxplotů vyjadřují medián. Úsečky vycházející ze střední části, tzv. vousy (anglicky whiskers), zasahují k minimální a k maximální hodnotě korelačních koeficientů. Tyto vousy tedy pokrývají nejnižších 5 % hodnot a naopak nejvyšších 5 % hodnot.

Ze zmíněných boxplotů je zřejmé, že pouze pro skupiny Accipitridae, Psittacidae a Strigidae lze potvrdit vztah mezi ancestrální teplotou a rychlostí diverzifikace. Konkrétně u čeledi Accipitridae je vztah negativní a naopak u čeledi Psittacidae a Strigidae je pozitivní. Výsledky primární a sekundární analýzy potvrzují stejný vztah pouze u těchto tří čeledí. Pro ostatní skupiny (Columbidae, Furnariidae a Picidae) žádný vztah mezi ancestrální teplotou a rychlostí diverzifikace nelze potvrdit. Přestože primární analýza naznačila silný negativní vztah u čeledi Columbidae, výsledky sekundární analýzy tento vztah nepotvrzují. Neshoda ve výsledcích obou analýz u čeledi Columbidae mi tak nedovoluje potvrdit nalezený vztah z primární analýzy.

Červené body na obrázku 7 představují hodnoty korelačních koeficientů pro metodu maximální věrohodnosti zjištěné v primární analýze. Zmíněné hodnoty leží mimo boxploty pouze u čeledí Furnariidae a Strigidae. U čeledi Accipitridae je hodnota z primární analýzy rovna maximální hodnotě zjištěné analýzou sekundární (tedy -0,2). Do mezikvantilového rozpětí hodnot (středních 90 % hodnot) ze sekundární analýzy spadají hodnoty z primární analýzy u čeledí Columbidae, Picidae a Psittacidae.



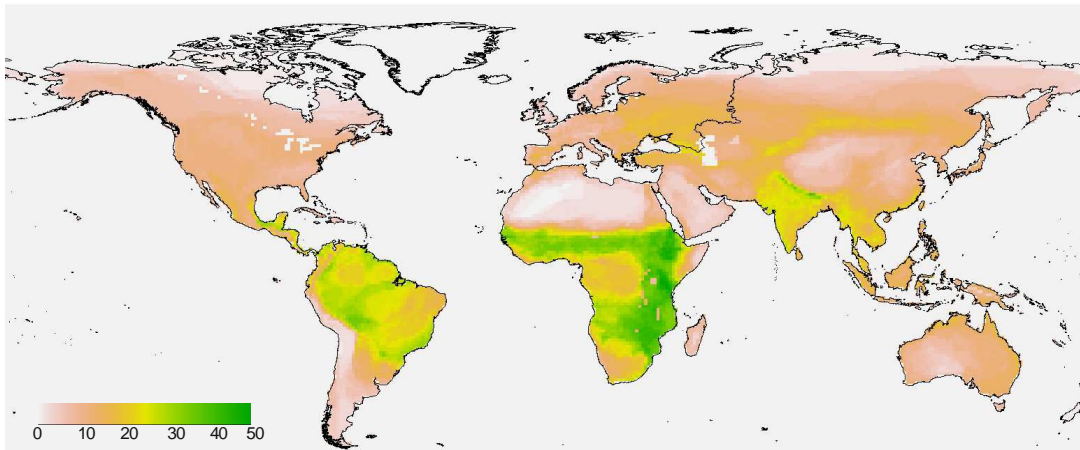
Obr. 7. Koeficienty korelace průměrné teploty prostředí a rychlosti diverzifikace. Boxploty představují rozložení korelačních koeficientů pro sekundární analýzu. Prezентují boxploty, kde spodní kvantil představuje 5. percentil a horní kvantil 95. percentil. Červené body ukazují hodnoty korelačních koeficientů pro primární analýzu při použití metody maximální věrohodnosti.

Sjednocením výsledků primární a sekundární analýzy jsem došla k závěru, že vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace lze potvrdit pouze u poloviny z testovaných čeledí (Accipitridae, Psittacidae a Strigidae). U ostatních třech čeledí se žádný takový vztah nepotvrdil.

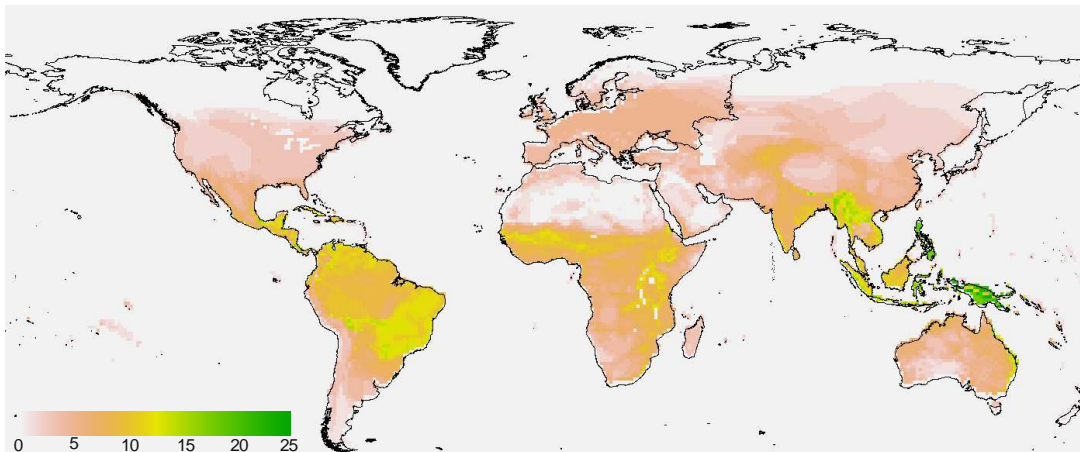
5.2 Rozložení druhového bohatství

Rozložení druhového bohatství analyzovaných čeledí ptáků, s mírnou výjimkou čeledi Strigidae, kopíruje latitudinální gradient diverzity. Pro každou čeleď jsem v programu R, s využitím balíku „raster“ (Hijmans, 2014), vynesla rozložení jejich druhového bohatství na Zemi. Obrázky 8 až 13 ukazují rozložení počtu druhů pro jednotlivé čeledi. Z těchto map je zřejmé, ve kterých oblastech světa se jednotlivé čeledi vyskytují a kde mají nejvíce druhů.

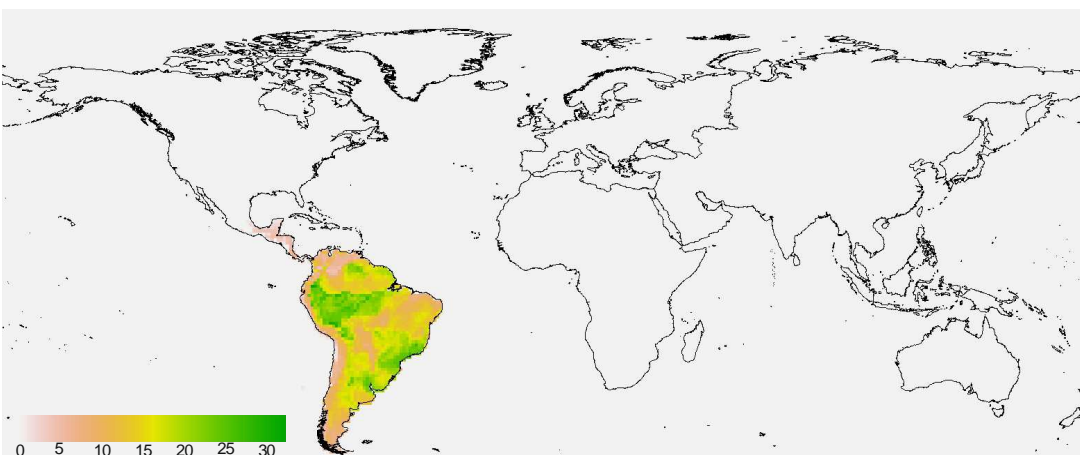
Zástupci čeledi Accipitridae se vyskytují na všech kontinentech kromě Antarktidy. Nejvyšší počet druhů této čeledi nacházíme v tropických oblastech Jižní Ameriky a Afriky (obrázek 8). Druhy z čeledi Columbidae můžeme nalézt také téměř na celém světě s výjimkou nehostinných polárních a pouštních oblastí. Největší druhové bohatství této čeledi je v tropických oblastech Indonésie, Nové Guinei a Filipín (obrázek 9). Jižní a část Střední Ameriky jsou domovem čeledi Furnariidae. Tato čeleď má tedy oproti ostatním vybraným skupinám poměrně malý areál rozšíření. Ovšem nejvyššího počtu druhů dosahuje rovněž v tropických oblastech (obrázek 10). Zástupce čeledi Picidae nenajdeme v polárních oblastech, v Austrálii a aridních oblastech Afriky a Asie, jinak všude jinde na světě jsou. Nejvyššího počtu druhů dosahují datlovití v tropických oblastech jihovýchodní Asie a Jižní Ameriky (obrázek 11). Skoro výhradně tropickou čeledí jsou Psittacidae. Není tak divu, že nejvyššího druhového bohatství dosahují právě v tropech (obrázek 12). Poslední čeledí vybranou pro tuto analýzu jsou Strigidae, neboli puštíkovití. Vyskytují se na celém světě s výjimkou Antarktidy. Tato čeleď se od všech výše zmíněných skupin liší v rozložení druhového bohatství na Zemi. U ostatních skupin vidíme zřetelný nárůst počtu druhů v tropických oblastech oproti mírnému pásu. Ovšem u Strigidae tento rozdíl v početnosti druhů není tak znatelný. Oblasti s vysokým počtem druhů této čeledi jsou rozmístěny po celém světě a napříč klimatickými pásy. Nejvyšší počty druhů jsou jak v tropické Jižní Americe, tak v tropickém, ale i mírném pásu Asie (obrázek 13).



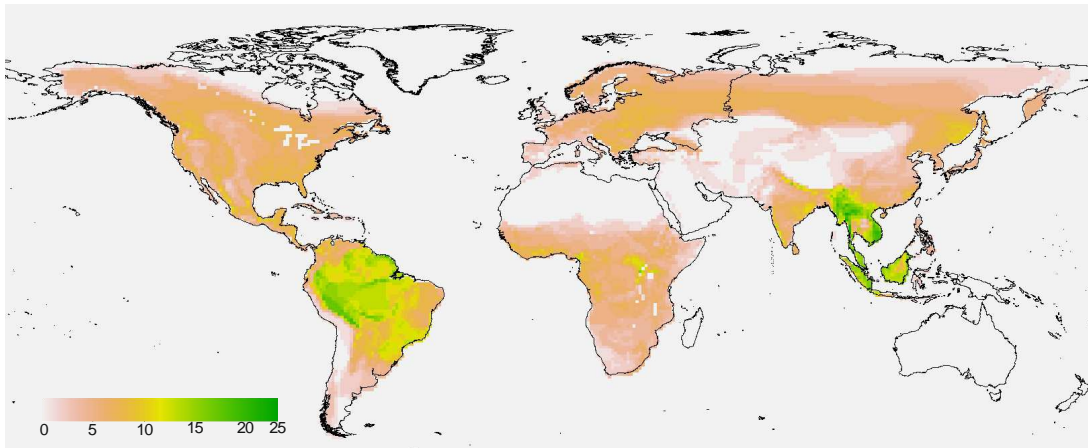
Obr. 8. Mapa druhové diverzity čeledi Accipitridae (237 druhů). Nejvíce druhů se nachází v tropických oblastech Jižní Ameriky a Afriky.



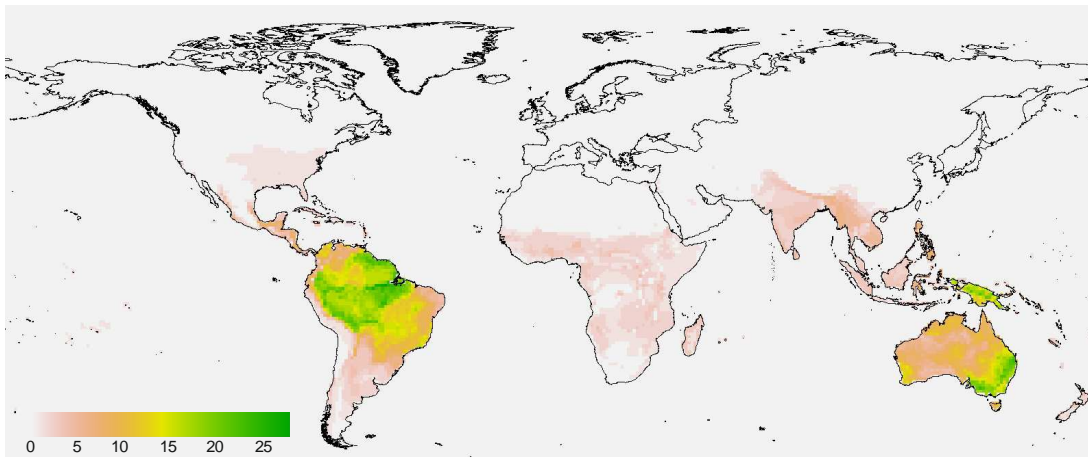
Obr. 9. Mapa druhové diverzity čeledi Columbidae (304 druhů). Nejvíce druhů se nachází v tropických oblastech Indonésie, Nové Guinei a Filipín.



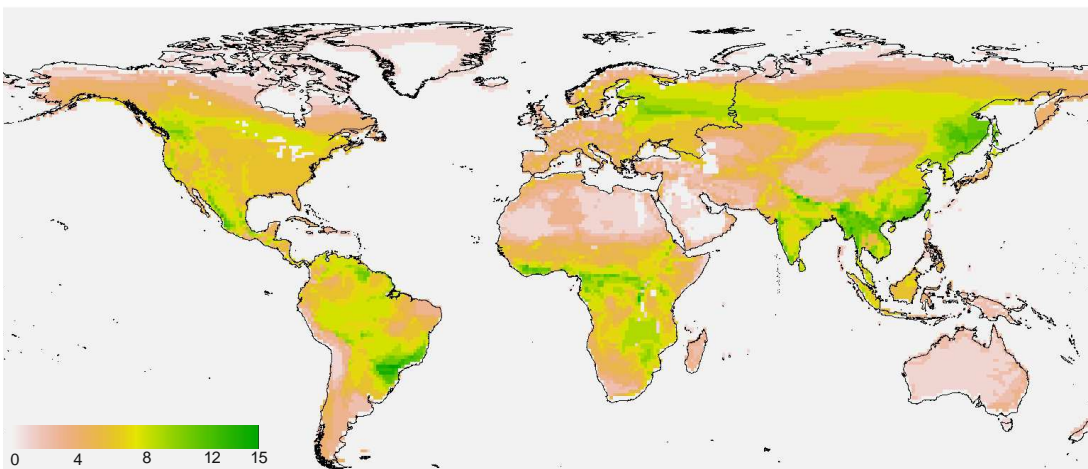
Obr. 10. Mapa druhové diverzity čeledi Furnariidae (225 druhů). Tato čeleď se vyskytuje skoro výhradně v Jižní Americe. Nejvíce druhů se nachází v její tropické části.



Obr. 11. Mapa druhové diverzity čeledi Picidae (216 druhů). Nejvíce druhů se nachází v tropických oblastech Jižní Ameriky a Asie.



Obr. 12. Mapa druhové diverzity čeledi Psittacidae (350 druhů). Nejvíce druhů se nachází v tropických oblastech Jižní Ameriky a na jihovýchodě Austrálie.



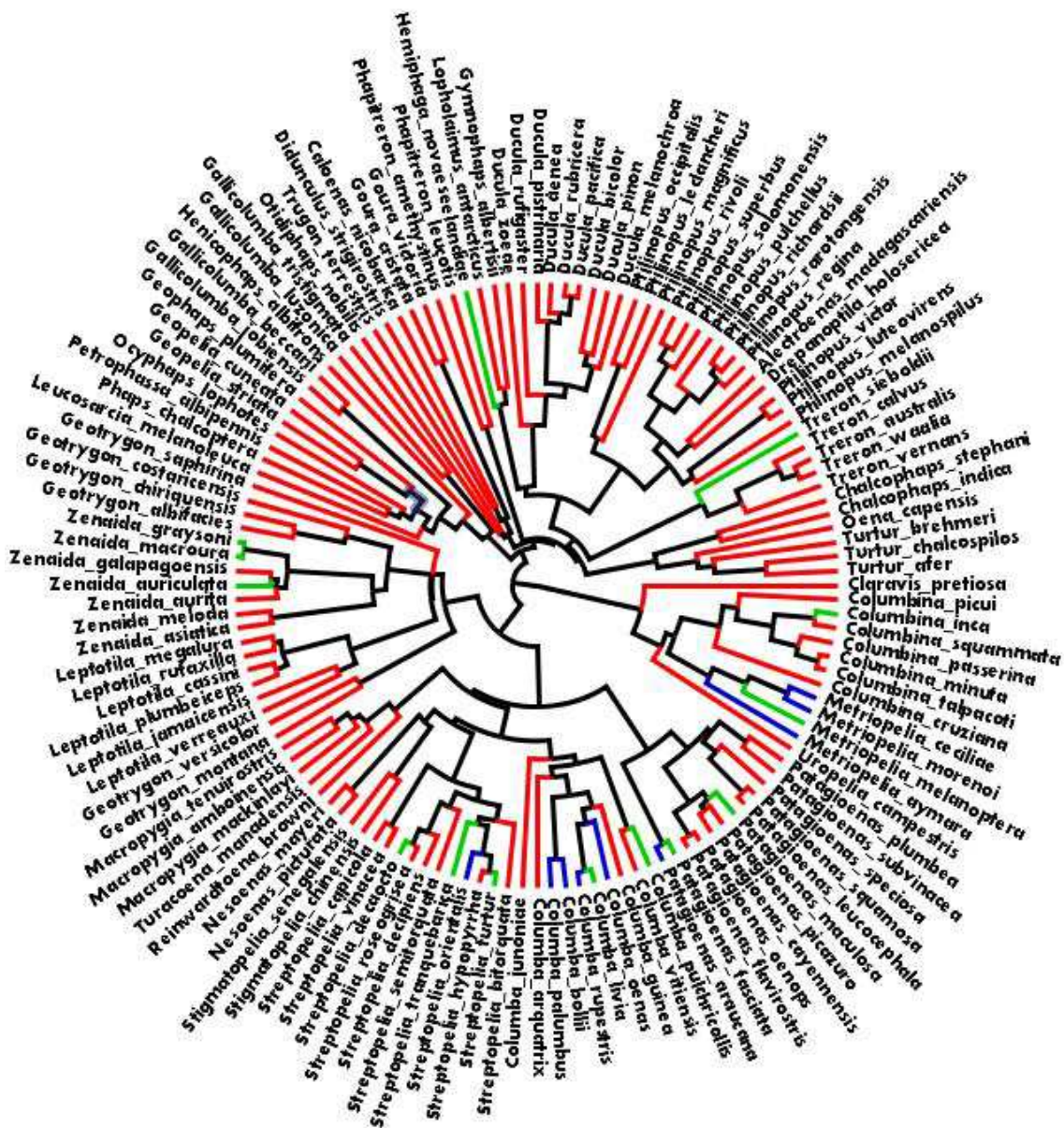
Obr. 13. Mapa druhové diverzity čeledi Strigidae (178 druhů). Tato skupina vykazuje méně zřetelný latitudinální gradient diverzity. Místa s nejvyšším druhovým bohatstvím této čeledi se nacházejí v tropických oblastech stejně jako v mírném pásu.

5.3 Postavení tropických druhů ve fylogenezi

Na závěr své analýzy jsem pro každou čeleď vytvořila fylogeneze s vyznačením druhů tropického a mírného klimatického pásu. Z pohledu na fylogeneze šesti vybraných čeledí ptáků je zřejmé, že většina druhů je tropických. Fylogenetické stromy, které zde prezentuji, jsou sestavené pro 922 druhů použitých pro primární analýzu. Tyto fylogenetické stromy jsem upravovala v programu FigTree. Výskyt jednotlivých druhů v klimatických pásmech jsem zjišťovala z IUCN (2014). Podle výskytu druhu v daném klimatickém pásmu jsem tyto druhy označila podle následujícího pravidla: modrou barvou jsou označené druhy s výskytem v mírném a polárním klimatickém pásmu, červeně značené druhy mají výskyt v tropickém a subtropickém klimatickém pásmu, druhy označené zeleně se vyskytují v tropickém i mírném klimatickém pásmu. Obrázky 14 až 20 ukazují fylogenetické stromy jednotlivých skupin.

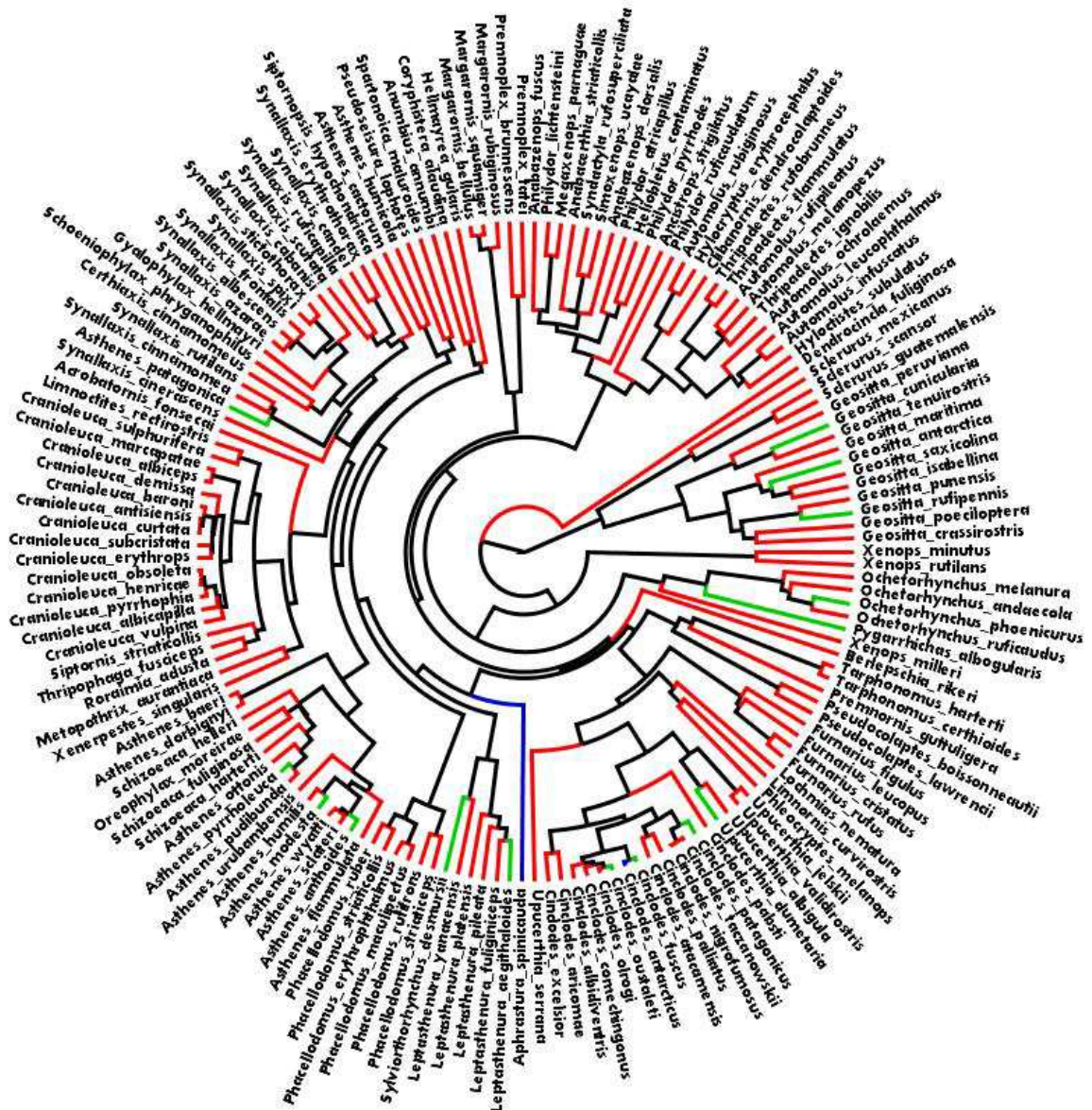
Fylogenezi čeledi Accipitridae ukazuje obrázek 14. Z barevného označení je zřejmé, že většina druhů této čeledi jsou druhy tropické (132 ze 173 druhů). Druhy mírného a polárního klimatického pásu představují pouze zlomek druhového bohatství čeledi Accipitridae (7 %). Druhů vyskytujících se v mírném i tropickém klimatickém pásmu je o něco více (16 %).

Obrázek 15 přináší pohled na fylogenezi čeledi Columbidae. Také v této čeledi dominují tropické druhy, kterých je více než 82 % všech druhů. Druhy mírného a polárního klimatického pásu představují pouze 6 % z celkového počtu 132 druhů. Necelých 11 % představují druhy vyskytující se v tropickém i mírném klimatu.



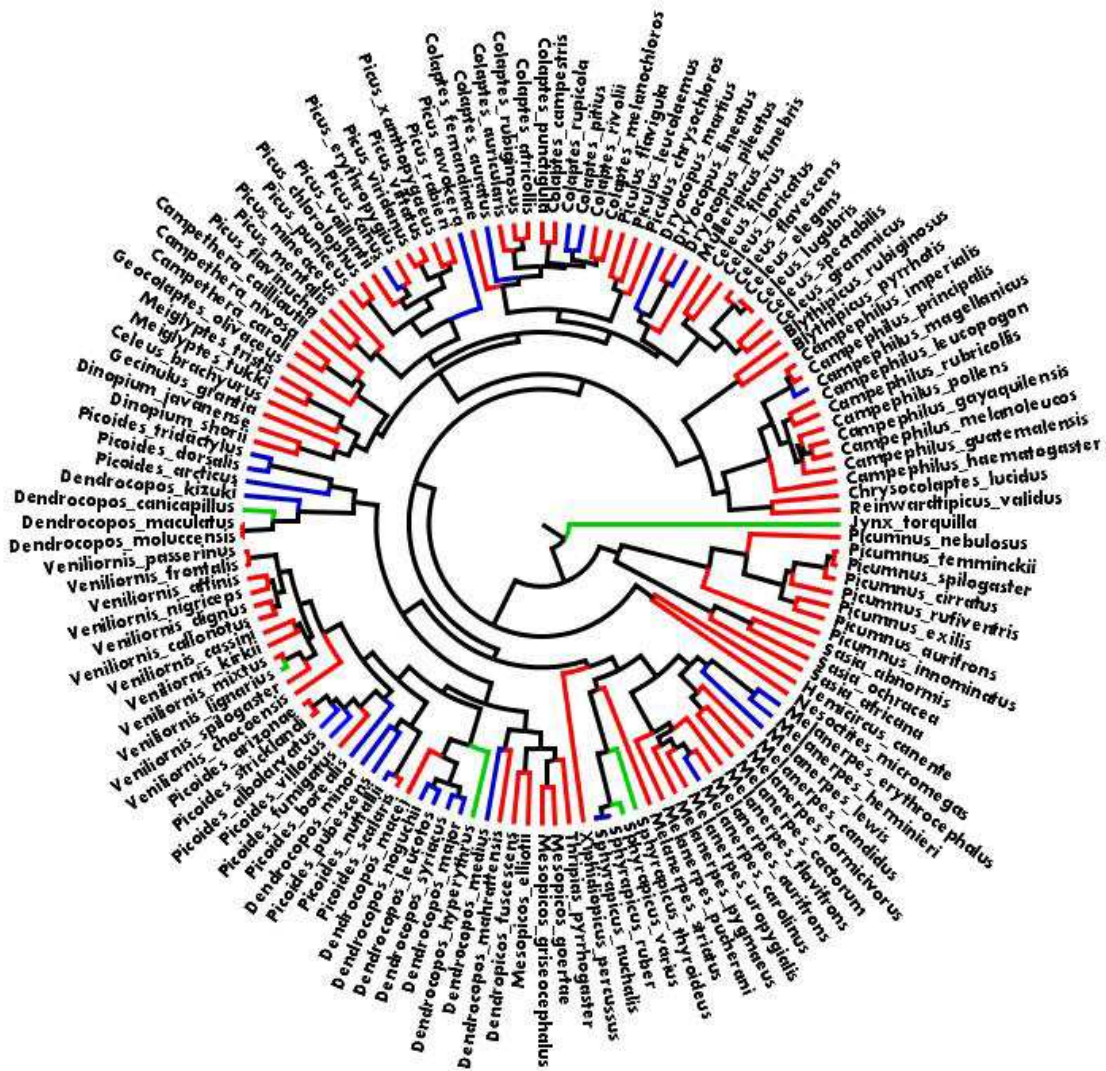
Obr. 15. Fylogeneze Columbidae. Tropických druhů je většina, představují více než 82 % všech druhů této čeledi.

Pohled na fylogenezi čeledi Furnariidae přináší obrázek 16. U této čeledi je zastoupení druhů mírného a polárního klimatického pásu opravdu minimální (pouze 2 druhy). V tropickém a subtropickém klimatu žije naopak více než 89 % všech druhů čeledi Furnariidae. Výskyt v tropickém i mírném klimatickém pásu vykazuje pouze 9 % druhů.



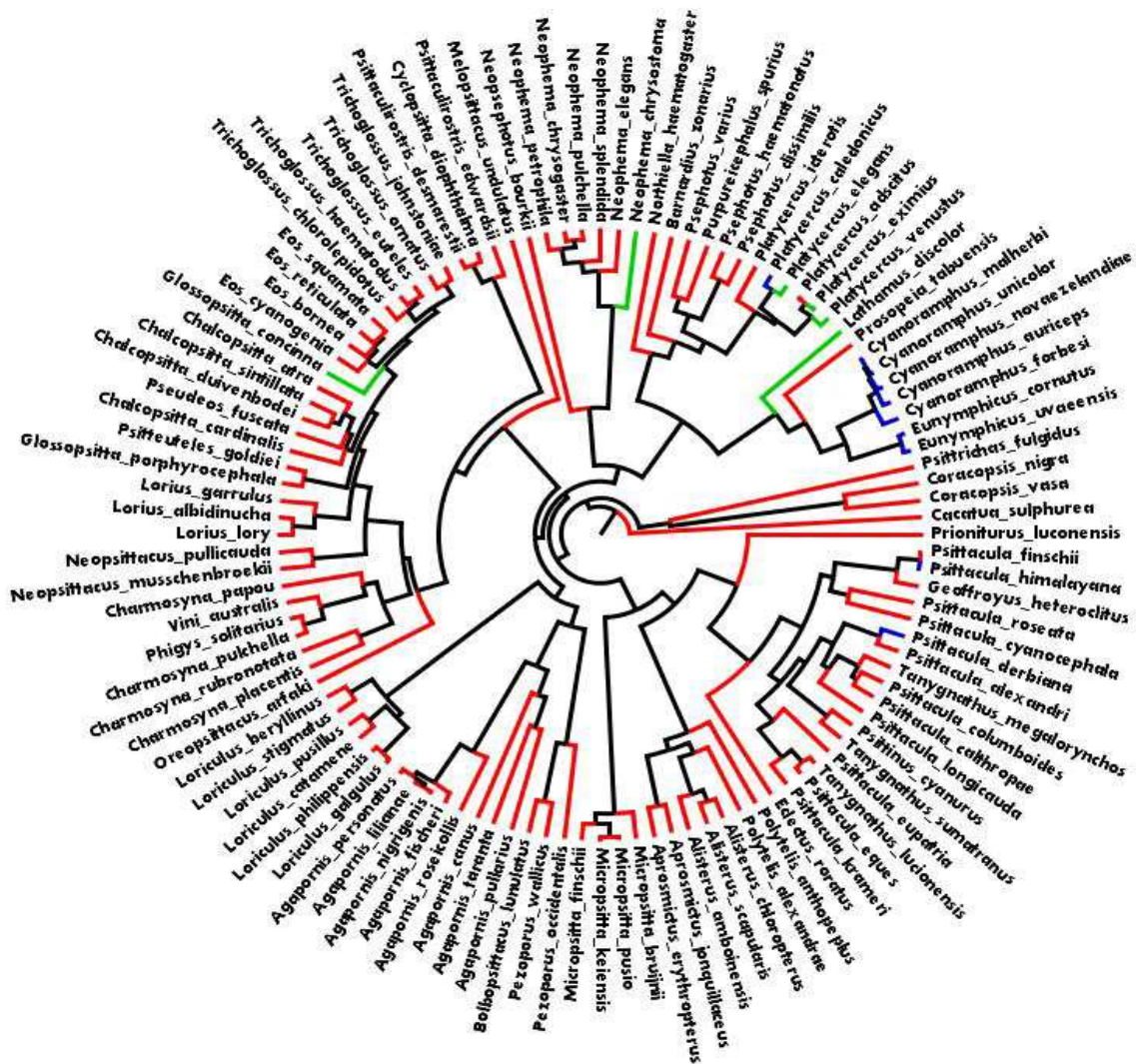
Obr. 16. Fylogeneze Furnariidae. Více než 89 % druhů této čeledi žije v tropickém a subtropickém klimatu.

Obrázek 17 ukazuje fylogenezi čeledi Picidae. Na rozdíl od předchozí čeledi je u datlovitých druhů mírného a polárního klimatického pásu více (21 %). Přesto i u této čeledi převažují druhy tropického a subtropického klimatu, takové druhy představují více než 74 % všech druhů. Pouze 6 druhů leží jak v tropickém, tak v mírném klimatickém pásu.



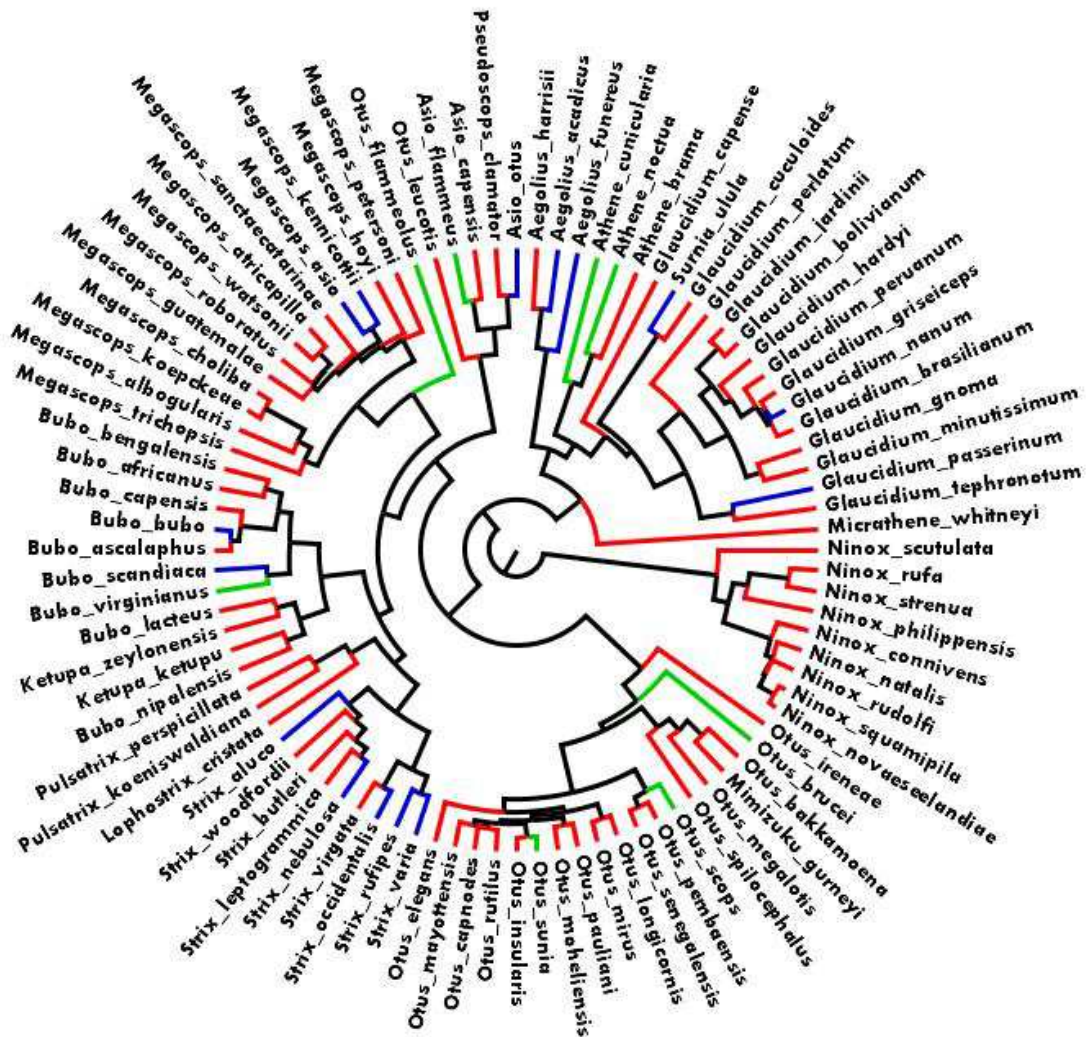
Obr. 17. Fylogeneze Picidae. Tropické a subtropické druhy představují více než 74 % všech druhů.

Obrázek 18 a obrázek 19 ukazují fylogenezi čeledi Psittacidae. Tato čeleď je rozdělena do dvou obrázků proto, že Psittacidae sestávají ze dvou velkých sesterských skupin. U obou sesterských skupin převažují druhy tropické. Z celkového počtu druhů představují tropické a subtropické druhy více než 92 %. Naopak druhů mírného a polárního klimatu je pouze 10. Jen 8 druhů se vyskytuje v tropickém i mírném klimatickém pásu.



Obr. 18. Fylogeneze Psittacidae A. Z celkového počtu 230 druhů představují druhy tropického a subtropického klimatického pásu více než 92 %. Čeleď Psittacidae sestává ze dvou sesterských skupin, pro větší přehlednost jejich fylogeneze prezentuji oddělené.

Fylogenezi čeledi Strigidae zobrazuje obrázek 20. Tropické a subtropické druhy představují 75 % všech druhů této čeledi. Druhy mírného a polárního klimatického pásu jsou zastoupeny více než 16 %. Necelých 9 % z celkového počtu 92 druhů představují druhy vyskytující se v tropickém i mírném klimatickém pásu.



Obr. 20. Fylogeneze Strigidae. Druhy tropického a subtropického klimatického pásu představují 75 % všech druhů této čeledi.

6 Diskuze

Ve své diplomové práci jsem hledala odpověď na otázku, zda k latitudinálnímu gradientu diverzity vedou u různých skupin stejné procesy. Zajímalo mě, zda je v tropech vyšší rychlost diverzifikace oproti mírnému pásu. Dále jsem zkoumala, jestli je tento vztah pro všechny vybrané čeledi ptáků shodný. V neposlední řadě mě také zajímalo, zda se liší hodnoty mezi skupinami s odlišnými gradienty rozložení diverzity.

Vztah mezi rychlostí diverzifikace a teplotou prostředí jsem prokázala pouze u poloviny z testovaných čeledí. Rychlost diverzifikace tedy není univerzálním mechanismem vzniku latitudinálního gradientu diverzity. Vzhledem k tomu, že latitudinální gradient diverzity univerzální je, zdá se, že různé procesy konvergovaly ke stejné patrnosti.

Z výsledků mé práce je zřejmé, že minimálně u třech skupin ptáků se liší rychlost diverzifikace mezi chladnějšími oblastmi mírného pásu a teplým tropickým klimatem. U dvou z nich (Psittacidae a Strigidae) roste rychlost diverzifikace spolu s teplotou. Naopak u čeledi Accipitridae klesá rychlost diverzifikace směrem do teplejších oblastí. Rozdíly v rychlostech diverzifikace mezi klimatickými pásy Země byly u ptáků potvrzeny již dříve. Předchozí studie se zaměřily především na pěvce, u nichž ukázaly vyšší rychlost diverzifikace u rovníku (Cardillo, 1999, Ricklefs, 2006). Obě zmíněné studie porovnávaly páry větví, z nichž vždy jedna byla převážně tropická a druhá převážně z oblastí mírného pásu. Cardillo (1999) porovnával u těchto větví počet druhů. Jeho závěrem je tvrzení, že linie s výskytem v nižších zeměpisných šířkách mají více druhů, a tedy rychlejší diverzifikaci. Rychlejší diverzifikaci pěvců v tropických oblastech potvrdil také Ricklefs (2006), který srovnával přímo vypočítané rychlosti diverzifikace. Výsledky mé analýzy pro čeledi Psittacidae a Strigidae jsou v souladu s výše uvedenými studiemi. Zdá se, že rychlost diverzifikace je minimálně u některých skupin ptáků faktorem stojícím za rozdíly v rozložení druhového bohatství.

Jak již bylo uvedeno, u čeledí Psittacidae a Strigidae roste rychlost diverzifikace spolu s teplotou. To znamená, že větší počet druhů by měl být v teplejších tropických oblastech oproti chladnějším oblastem mírného pásu. Těmto výsledkům odpovídá rozložení druhového bohatství. Obě tyto čeledi vykazují latitudinální gradient diverzity, byť u čeledi Strigidae je o něco méně výrazný. Značná je rovněž převaha tropických druhů ve fylogenezích obou čeledí. Čeleď Psittacidae má v tropických a subtropických oblastech více než 92 % všech druhů a u čeledi Strigidae je to 75 % všech druhů. Výsledky korelace mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace, závěry z map rozložení druhového bohatství i pohled na fylogeneze s vyznačením tropických druhů přináší u čeledí Psittacidae a Strigidae stejný závěr, a sice že u těchto čeledí roste rychlost diverzifikace, a tak i počet druhů, směrem k teplejším oblastem rovníku.

Naopak čeleď Accipitridae vykazuje negativní vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace. Lze tedy očekávat, že bude vykazovat vyšší rychlost diverzifikace v chladnějším oblastech vyšších zeměpisných šířek. Ovšem stejně jako všechny ostatní analyzované čeledi, také čeleď Accipitridae vykazuje latitudinální gradient diverzity. Z vytvořených fylogenezí s vyznačením tropických druhů je také zřejmá obrovská převaha tropických druhů této čeledi. Zdá se, že u čeledi Accipitridae nesouvisí rozdíly v rychlosti diverzifikace s diverzitou a jejím rozložením na Zemi.

U tří (Columbidae, Furnariidae, Picidae) ze šesti analyzovaných čeledí jsem neprokázala vztah teploty prostředí a rychlosti diverzifikace. Podobné výsledky přinášejí některé dříve provedené studie. Ty tvrdí, že se rychlost diverzifikace neliší latitudinálně. Například Bromham a Cardillo (2003) zamítli tvrzení, že v teplejších oblastech roste rychlost speciace ptáků. Ve své práci srovnávali páry větví, které se liší výskytem v tropickém a mírném klimatickém pásu, stejně jako výše uvedené studie Cardillo (1999) a Ricklefs (2006). Vybrali 69 párů napříč ptačím fylogenetickým stromem. Jejich analýza tedy zahrnovala jak pěvce, tak nepěvce. Analýzu rychlosti diverzifikace do své rozsáhlé studie zařadil také Jetz et al. (2012), který analyzoval všech 9 993 druhů ptáků. Závěrem jeho práce je, že rozdíly v rychlostech diverzifikace jsou u ptáků spíše mezi západní a východní polokoulí než

latitudinálně. Z tohoto pohledu nejsou výsledky mé analýzy pro čeledi Columbidae, Furnariidae a Picidae nijak výjimečné. Rychlost diverzifikace se u některých druhů ptáků neliší mezi teplejšími oblastmi rovníku a chladnějším klimatem vyšších zeměpisných šířek.

Je zajímavé, že výsledky pro pěvce přináší potvrzení vyšší rychlosti diverzifikace v tropických oblastech, naopak studie provedené napříč fylogenezí ptáků tento vztah zamítají. Zdá se tedy, že škála, na které studujeme vztah rychlosti diverzifikace a teploty prostředí či zeměpisné polohy, je důležitá. Zároveň rozdíly ve výsledcích provedených analýz naznačují, že za vznikem latitudinálního gradientu diverzity u ptáků stojí kromě rychlosti diverzifikace i další faktory.

Druhým možným vysvětlením latitudinálního gradientu diverzity je vyšší stáří tropických oblastí. Linie, které zde vznikly, měly více času na speciaci, a proto mají více druhů. Za rozdíly v rozložení druhového bohatství tedy stojí rozdílná doba, po kterou mohly linie v jednotlivých oblastech světa speciovat. Čas na speciaci byl jako vysvětlení rozdílů v počtu druhů mezi tropickým a mírným klimatem potvrzen u mnoha skupin organismů (Stephens and Wiens, 2003, Stevens, 2006, Wiens et al., 2006, Wiens et al., 2009). Tento vztah platí nejen u linií, které mají vyšší druhové bohatství v tropech, ale také například u želv z čeledi emydovití, které mají více druhů ve vyšších zeměpisných šířkách (Stephens and Wiens, 2003). Zdá se tedy, že vliv času, po který mohla daná skupina speciovat na určitém místě, platí nejen pro oblasti tropické, ale univerzálně na celém světě.

Již výše jsem uvedla, že rozdíly v rychlostech diverzifikace stojí za latitudinálním gradientem diverzity pouze u některých skupin ptáků. Je pravděpodobné, že u skupin, pro něž se tento vztah nepodařilo potvrdit, je hlavním vysvětlením rozdílů v rozložení druhového bohatství právě čas, po který mohly speciovat v tropických oblastech světa. Bez explicitní analýzy tohoto vztahu u jednotlivých skupin však nelze tuto hypotézu potvrdit.

Nyní bych se ráda krátce zamyslela nad možnými zdroji zkreslení výsledků mé analýzy. Prvním předpokladem všech provedených výpočtů je, že fylogeneze známe s naprostou přesností a určitostí. Splnění tohoto předpokladu je samozřejmě

sporné, neboť rekonstruované fylogeneze jsou pouhými hypotézami o evoluční historii druhů. Většinou jsou založené na omezených datech, zatížené chybami a nejistotou (Hernandez et al., 2013). Proto jsem pro svou analýzu využila hned dva soubory fylogenezí. Fylogeneze s druhy, pro něž známe některé genetické sekvence, jsou přesnější, ale zahrnují pouze omezený počet druhů. Zato fylogeneze pro všechny známé druhy jsou kompletní, ale mají randomizované postavení některých druhů ve větvích. Použitím obou těchto datových souborů jsem tak získala věrohodnější výsledky a částečně omezila možné chyby vzniklé nepřesnostmi ve fylogenezích.

Dalším zdrojem zkreslení výsledků může být fakt, že většina metod uvažuje jednotlivé uzly fylogenetického stromu jako nezávislá pozorování. Ve skutečnosti to však nezávislá pozorování nejsou, neboť jednotlivé uzly jsou si navzájem příbuzné. Pro uzly fylogenetického stromu neplatí, že jeden neovlivňuje pravděpodobnost druhého. Problém závislosti však nelze prozatím uskopojivě statisticky vyřešit. Budeme se tedy muset s tímto možným problémem smířit a své výsledky interpretovat s vědomím možného zkreslení.

Dalším úskalím použitých metod je potřeba definovat evoluční modely. Použití nevhodného modelu může značně zkreslit výsledky analýzy. Vyřešilo by to použití a srovnání více modelů. Nešlo by však zaručit, že vhodný model by byl v sestavě testovaných modelů vůbec přítomen. Proto je tady vždy riziko, že nejlepší nalezený model byl pouze nejméně špatným řešením ze souboru špatných řešení. Zdá se, že toto úskalí nemá uspokojivé řešení, a tak se budeme zkrátka muset smířit s tím, že každý model evoluce je pouhým odhadem a nikoliv přesným popisem vývoje druhů.

Všechny výpočty (ancestrální rekonstrukce i diverzifikační analýzy) uvažují homogenitu evolučních procesů napříč celým evolučním stromem. Některé linie však mohou diverzifikovat rychleji, jejich znaky mohou podléhat svižnější evoluci nebo naopak. Evoluční modely zohledňující heterogenitu napříč liniemi však nebyly dosud vyvinuty, poněvadž se jedná o statisticky těžko uchopitelný problém. Toto úskalí je tedy nevyřešitelným problémem evolučních analýz. Nezbyvá tak nic jiného,

než ho brát na vědomí a všechny výsledky interpretovat s jistou mírou nespolehlivosti.

Abych alespoň částečně ověřila, že mé výsledky nejsou zásadně ovlivněné narušením výše zmíněných předpokladů, využila jsem hned několik statistických metod. Přitom je nepravděpodobné, aby metody postavené na fundamentálně odlišných základech vracely konzistentně mylné výsledky (snad s výjimkou špatně odhadnuté fylogeneze, viz. první předpoklad výše). Pro výpočet korelace rychlosti diverzifikace a teploty prostředí tak byly použity hodnoty ze všech čtyř metod ancestrální rekonstrukce.

7 Závěr

Ve své práci jsem hledala vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace pro šest čeledí ptáků. Prokázat se mi ho podařilo pouze u poloviny z testovaných skupin. Kladný vztah jsem prokázala u čeledí Psittacidae a Strigidae, jejich rychlost diverzifikace je nejvyšší v teplých tropických oblastech. Naopak záporný je vztah u čeledi Accipitridae, ta vykazuje nárůst rychlosti diverzifikace směrem k chladnějším mírnému klimatickému pásu. U čeledí Columbidae, Furnariidae a Picidae jsem neprokázala vztah mezi teplotou prostředí a rychlostí diverzifikace. Pro všechny analyzované čeledi platí, pro ptáky univerzální, trend nárůstu počtu druhů směrem k rovníku. Přesto pouze u některých stojí za vznikem latitudinálního gradientu diverzity rozdíl v rychlosti diverzifikace. Rychlost diverzifikace tedy není univerzálním mechanismem vzniku latitudinálního gradientu diverzity. Z výsledků mé analýzy tak vyplývá, že různé procesy konvergovaly ke stejné patrnosti v rozložení druhového bohatství.

Použitá literatura

- Allen, A. P., Gillooly, J. F., Savage, V. M. & Brown, J. H. 2006. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 9130-9135.
- Belmaker, J. & Jetz, W. 2011. Cross-scale variation in species richness-environment associations. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 464-474.
- Bivand, R., Lewin-Koh, N., Pebesma, E., Archer, E., Baddeley, A., Bibiko, H.-J., Brey, S., Callahan, J., Carrillo, G., Dray, S., Forrest, D., Frindly, M., Giraudoux, P., Golicher, D., Gómez Rubio, V., Hausmann, P., Hufthammer, K. O., Jagger, T., Luque, S., MacQueen, D., Niccolai, A., Perpiñán Lamigueiro, O., Short, T., Snow, G., Stabler, B., Stokely, M. & Turner, R. 2015. Package "maptools":tools for reading and handling spatial objects. <http://r-forge.r-project.org/projects/maptools/>.
- Bromham, L. & Cardillo, M. 2003. Testing the link between the latitudinal gradient in species richness and rates of molecular evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 200-207.
- Cardillo, M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 266, 1221-1225.
- Coley, P. D. & Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305-335.
- Conway, C. J. & Martin, T. E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54, 670-685.
- Cunningham, C. W., Omland, K. E. & Oakley, T. H. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 361-366.
- Davies, R. G., Orme, C. D. L., Storch, D., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ross, S. G., Ding, T.-S., Rasmussen, P. C., Bennett, P. M., Owens, I. P. F., Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. 2007. Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 1189-1197.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125, 1-15.
- Garland, T., Bennett, A. F. & Rezende, E. L. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology*, 208, 3015-3035.
- Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. 1996. The tropics as a museum of biological diversity: Analysis of the New World avifauna. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 263, 63-68.
- Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E. & Challenger, W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24, 129-131.
- Hawkins, B. A. 2001. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 470-470.
- Hawkins, B. A., McCain, C. M., Davies, T. J., Buckley, L. B., Anacker, B. L., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Grytnes, J.-A., Harrison, S., Holt, R. D., Kraft, N. J. B. & Stephens, P. R. 2012. Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. *Journal of Biogeography*, 39, 825-841.
- Hernandez, C. E., Rodriguez-Serrano, E., Avaria-Llautureo, J., Inostroza-Michael, O., Morales-Pallero, B., Boric-Bargetto, D., Canales-Aguirre, C. B., Marquet, P. A. & Meade, A. 2013. Using phylogenetic information and the comparative method to evaluate hypotheses in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 401-415.
- Hijmans, R. J. 2014. Introduction to the 'raster' package. <http://cran.r-project.org/web/packages/raster/vignettes/Raster.pdf>.

- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist*, 163, 192-211.
- Hurlbert, A. H. & Jetz, W. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 13384-13389.
- IUCN. 2014. *The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2014.3*. Available: <http://www.iucnredlist.org/>.
- Jansson, R. & Davies, T. J. 2008. Global variation in diversification rates of flowering plants: energy vs. climate change. *Ecology Letters*, 11, 173-183.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. & Mooers, A. O. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444-448.
- Klingenberg, C. P. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11, 623-635.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. J. 2010. Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, 13, 1378-1389.
- Machac, A., Zrzavy, J., Smrckova, J. & Storch, D. 2012. Temperature dependence of evolutionary diversification: differences between two contrasting model taxa support the metabolic theory of ecology. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 2449-2456.
- Magallon, S. & Sanderson, M. J. 2001. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution*, 55, 1762-1780.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M. & Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10, 315-331.
- Nee, S., May, R. M. & Harvey, P. H. 1994. THE RECONSTRUCTED EVOLUTIONARY PROCESS. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 344, 305-311.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- Pebesma, E., Bivand, R., Rowlingson, B., Gomez-Rubio, V. & Hijmans, R. 2015. Package "sp": classes and methods for spatial data. <https://r-forge.r-project.org/projects/rsatial/>.
- Pyron, R. A. & Burbrink, F. T. 2009. Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 406-415.
- R Development Core Team 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ricklefs, R. E. 2006. Global variation in the diversification rate of passerine birds. *Ecology*, 87, 2468-2478.
- Ricklefs, R. E., Losos, J. B. & Townsend, T. M. 2007. Evolutionary diversification of clades of squamate reptiles. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1751-1762.
- Rohde, K. 1992. LATITUDINAL GRADIENTS IN SPECIES-DIVERSITY - THE SEARCH FOR THE PRIMARY CAUSE. *Oikos*, 65, 514-527.

- Rohlf, F. J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: Geometric interpretations. *Evolution*, 55, 2143-2160.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. O. & Ludwig, D. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51, 1699-1711.
- Stephens, P. R. & Wiens, J. J. 2003. Explaining species richness from continents to communities: The time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*, 161, 112-128.
- Stevens, R. D. 2006. Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273, 2283-2289.
- Svenning, J.-C., Borchsenius, F., Bjorholm, S. & Balslev, H. 2008. High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness. *Journal of Biogeography*, 35, 394-406.
- Thomas, G. H., Orme, C. D. L., Davies, R. G., Olson, V. A., Bennett, P. M., Gaston, K. J., Owens, I. P. F. & Blackburn, T. M. 2008. Regional variation in the historical components of global avian species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 340-351.
- VanDerWal, J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L. & Storlie, C. 2014. Package "SDMTools": species distribution modelling tools: Tools for processing data associated with species distribution modelling exercises. <http://www.rforge.net/SDMTools/>.
- Vermeij, G. J. 1973. ADAPTATION, VERSATILITY, AND EVOLUTION. *Systematic Zoology*, 22, 466-477.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639-644.
- Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S. A. & Reeder, T. W. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: Treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist*, 168, 579-596.
- Wiens, J. J., Pyron, R. A. & Moen, D. S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14, 643-652.
- Wiens, J. J., Sukumaran, J., Pyron, R. A. & Brown, R. M. 2009. EVOLUTIONARY AND BIOGEOGRAPHIC ORIGINS OF HIGH TROPICAL DIVERSITY IN OLD WORLD FROGS (RANIDAE). *Evolution*, 63, 1217-1231.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M. & Stevens, R. D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 273-309.
- Wright, S. D., Gillman, L. N., Ross, H. A. & Keeling, D. J. 2010. Energy and the tempo of evolution in amphibians. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 733-740.

Příloha

Seznam druhů použitých pro analýzu. Pro druhy označené hvězdičkou známe genetické sekvence, byly tedy použity pro primární i sekundární analýzu. Všechny uvedené druhy byly použity v analýze sekundární.

Accipitridae

| | | |
|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| Accipiter albogularis | * Aquila pomarina | * Circus cinereus |
| Accipiter badius | * Aquila rapax | * Circus cyaneus |
| * Accipiter bicolor | * Aquila verreauxii | Circus macrosceles |
| Accipiter brachyurus | * Aquila wahlbergi | Circus macrourus |
| Accipiter brevipes | * Aviceda cuculoides | Circus maillardi |
| Accipiter butleri | Aviceda jerdoni | Circus maurus |
| Accipiter castanilius | Aviceda leuphotes | Circus melanoleucos |
| * Accipiter cirrocephalus | Aviceda madagascariensis | Circus pygargus |
| Accipiter collaris | * Aviceda subcristata | * Circus ranivorus |
| * Accipiter cooperii | * Busarellus nigricollis | Circus spilonotus |
| Accipiter erythrauchen | * Butastur indicus | * Dryotriorchis spectabilis |
| Accipiter erythropus | Butastur liventer | * Elanoides forficatus |
| Accipiter fasciatus | * Butastur rufipennis | Elanus axillaris |
| Accipiter francesiae | * Butastur teesa | * Elanus caeruleus |
| * Accipiter gentilis | * Buteo albicaudatus | * Elanus leucurus |
| Accipiter griseiceps | * Buteo albigula | Elanus scriptus |
| * Accipiter gularis | * Buteo albonotatus | Erythrotriorchis buergersi |
| Accipiter gundlachi | * Buteo augur | Erythrotriorchis radiatus |
| Accipiter haplochrous | Buteo auguralis | * Eutriorchis astur |
| Accipiter henicogrammus | Buteo brachypterus | * Gampsonyx swainsonii |
| Accipiter henstii | * Buteo brachyurus | * Geranoaetus melanoleucos |
| * Accipiter imitator | * Buteo buteo | * Geranospiza caerulescens |
| Accipiter luteoschistaceus | * Buteo galapagoensis | * Gypaetus barbatus |
| Accipiter madagascariensis | * Buteo hemilasius | * Gypohierax angolensis |
| Accipiter melanochlamys | * Buteo jamaicensis | * Gyps africanus |
| Accipiter melanoleucus | * Buteo lagopus | * Gyps bengalensis |
| Accipiter meyerianus | * Buteo leucorrhous | * Gyps coprotheres |
| Accipiter minullus | * Buteo lineatus | * Gyps fulvus |
| Accipiter nanus | * Buteo magnirostris | * Gyps himalayensis |
| * Accipiter nisus | * Buteo nitidus | * Gyps indicus |
| * Accipiter novaehollandiae | * Buteo oreophilus | * Gyps rueppellii |
| Accipiter ovampensis | * Buteo platypterus | * Gyps tenuirostris |
| Accipiter poliocephalus | * Buteo polyosoma | * Haliaeetus albicilla |
| Accipiter poliogaster | * Buteo regalis | * Haliaeetus leucocephalus |
| Accipiter princeps | * Buteo ridgwayi | * Haliaeetus leucogaster |
| Accipiter rhodogaster | * Buteo rufinus | * Haliaeetus leucoryphus |
| Accipiter rufitorques | * Buteo rufofuscus | * Haliaeetus pelagicus |
| * Accipiter rufiventris | * Buteo solitarius | * Haliaeetus sanfordi |
| * Accipiter soloensis | * Buteo swainsoni | * Haliaeetus vocifer |
| * Accipiter striatus | Buteo ventralis | * Haliaeetus vociferoides |
| * Accipiter superciliosus | * Buteogallus aequinoctialis | * Haliastur indus |
| * Accipiter tachiro | * Buteogallus anthracinus | * Haliastur sphenurus |
| Accipiter trinotatus | Buteogallus gundlachii | * Hamirostra melanosternon |
| * Accipiter trivirgatus | * Buteogallus meridionalis | * Harpagus bidentatus |
| * Accipiter virgatus | * Buteogallus urubitinga | Harpagus diodon |
| * Aegypius monachus | Circaetus beaudouini | * Harpia harpyja |
| * Aquila adalberti | * Circaetus cinerascens | * Harpyhaliaetus coronatus |
| * Aquila africanus | * Circaetus cinereus | * Harpyhaliaetus solitarius |
| * Aquila audax | * Circaetus fasciolatus | * Harpyopsis novaeguineae |
| * Aquila clanga | * Circaetus gallicus | Helicolestes hamatus |
| * Aquila fasciatus | * Circaetus pectoralis | Henicopernis infuscatus |
| * Aquila gurneyi | * Circus aeruginosus | * Henicopernis longicauda |
| * Aquila heliaca | Circus approximans | * Hieraaetus ayresii |
| * Aquila chrysaetos | Circus assimilis | * Hieraaetus morphnoides |
| * Aquila nipalensis | * Circus buffoni | * Hieraaetus pennatus |

- * *Hieraaetus spilogaster*
- * *Hieraaetus weiskei*
- Chelictinia riocourii*
- * *Chondrohierax uncinatus*
- * *Chondrohierax wilsonii*
- * *Ictinaetus malayensis*
- * *Ictinia mississippiensis*
- * *Ictinia plumbea*
- * *Ichthyophaga humilis*
- * *Ichthyophaga ichthyaetus*
- * *Kaupifalco monogrammicus*
- * *Leptodon cayanensis*
- Leptodon forbesi*
- * *Leucopternis albicollis*
- * *Leucopternis kuhli*
- * *Leucopternis lacernulatus*
- * *Leucopternis melanops*
- * *Leucopternis occidentalis*
- * *Leucopternis plumbeus*
- * *Leucopternis polionotus*
- * *Leucopternis princeps*
- * *Leucopternis semiplumbeus*
- * *Leucopternis schistaceus*
- * *Lophaetus occipitalis*

Columbidae

- * *Alectroenas madagascariensis*
- Alectroenas pulcherrima*
- Alectroenas sganzini*
- Aplopelia larvata*
- * *Caloenas nicobarica*
- Claravis mondetoura*
- * *Claravis pretiosa*
- Columba albinucha*
- Columba albitorques*
- Columba argentina*
- * *Columba arquatrix*
- * *Columba bollii*
- Columba delegorguei*
- Columba elphinstonii*
- Columba eversmanni*
- * *Columba guinea*
- Columba hodgsonii*
- Columba iriditorques*
- Columba janthina*
- * *Columba junoniae*
- Columba leucomela*
- Columba leuconota*
- * *Columba livia*
- Columba malherbii*
- * *Columba oenas*
- Columba oliviae*
- Columba pallidiceps*
- Columba palumboides*
- * *Columba palumbus*
- Columba pollenii*
- * *Columba pulchricollis*
- Columba punicea*
- * *Columba rupestris*
- Columba sjostedti*
- Columba thomensis*

- * *Lophoictinia isura*
- * *Lophotriorchis kienerii*
- * *Macheiramphus alcinus*
- Megatriorchis doriae*
- * *Melierax canorus*
- * *Melierax gabar*
- Melierax metabates*
- * *Melierax poliopterus*
- * *Milvus migrans*
- * *Milvus milvus*
- * *Morphnus guianensis*
- * *Necrosyrtes monachus*
- * *Neophron percnopterus*
- * *Nisaetus alboniger*
- * *Nisaetus bartelsi*
- * *Nisaetus cirrhatus*
- Nisaetus floris*
- * *Nisaetus lanceolatus*
- * *Nisaetus nanus*
- * *Nisaetus nipalensis*
- * *Nisaetus philippensis*
- * *Pandion haliaetus*
- * *Parabuteo unicinctus*
- * *Pernis apivorus*

- Columba torringtoniae*
- Columba trocaz*
- Columba vitiensis*
- * *Columba vitiensis*
- Columbina buckleyi*
- * *Columbina cruziana*
- Columbina cyanopsis*
- * *Columbina inca*
- * *Columbina minuta*
- * *Columbina passerina*
- * *Columbina picui*
- * *Columbina squammata*
- * *Columbina talpacoti*
- Cryptophaps poecilorrhhoa*
- * *Didunculus strigirostris*
- * *Drepanoptila holosericea*
- * *Ducula aenea*
- Ducula aurorae*
- Ducula badia*
- Ducula bakeri*
- Ducula basilica*
- * *Ducula bicolor*
- Ducula brenchleyi*
- Ducula carola*
- Ducula cineracea*
- Ducula concinna*
- Ducula finschii*
- Ducula forsteni*
- Ducula galeata*
- Ducula goliath*
- Ducula chalconota*
- Ducula lacernulata*
- Ducula latrans*
- Ducula luctuosa*
- * *Ducula melanochroa*

- * *Pernis celebensis*
- * *Pernis ptilorhynchus*
- * *Pithecophaga jefferyi*
- * *Polemaetus bellicosus*
- Polyboroides radiatus*
- * *Polyboroides typus*
- * *Rostrhamus sociabilis*
- Sagittarius serpentarius*
- * *Sarcogyps calvus*
- * *Spilornis elgini*
- * *Spilornis holospilus*
- * *Spilornis cheela*
- Spilornis kinabaluensis*
- Spilornis klossi*
- * *Spilornis rufipectus*
- * *Spizaetus isidori*
- * *Spizaetus melanoleucus*
- * *Spizaetus ornatus*
- * *Spizaetus tyrannus*
- * *Stephanoaetus coronatus*
- * *Terathopius ecaudatus*
- * *Torgos tracheliotus*
- * *Trigonoceps occipitalis*
- * *Urotriorchis macrourus*

- Ducula mindorensis*
- Ducula mullerii*
- Ducula myristicivora*
- Ducula oceanica*
- * *Ducula pacifica*
- Ducula perspicillata*
- Ducula pickeringii*
- * *Ducula pinon*
- * *Ducula pistrinaria*
- Ducula poliocephala*
- Ducula radiata*
- Ducula rosacea*
- * *Ducula rubricera*
- * *Ducula rufigaster*
- Ducula spilorrhhoa*
- Ducula subflavescens*
- Ducula whartoni*
- * *Ducula zoeae*
- * *Gallicolumba beccarii*
- Gallicolumba canifrons*
- Gallicolumba crinigera*
- Gallicolumba erythroptera*
- Gallicolumba hoedtii*
- * *Gallicolumba jobiensis*
- Gallicolumba keayi*
- Gallicolumba kubaryi*
- * *Gallicolumba luzonica*
- Gallicolumba menagei*
- Gallicolumba platenae*
- Gallicolumba rubescens*
- Gallicolumba rufigula*
- Gallicolumba sanctaerucis*
- Gallicolumba stairi*
- * *Gallicolumba tristigmata*
- Gallicolumba xanthonura*

| | | |
|--------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
| * <i>Geopelia cuneata</i> | * <i>Nesoenas picturata</i> | * <i>Ptilinopus perousii</i> |
| <i>Geopelia humeralis</i> | * <i>Ocyphaps lophotes</i> | <i>Ptilinopus porphyraceus</i> |
| <i>Geopelia maugeus</i> | * <i>Oena capensis</i> | <i>Ptilinopus porphyreus</i> |
| <i>Geopelia placida</i> | * <i>Otidiphaps nobilis</i> | * <i>Ptilinopus pulchellus</i> |
| * <i>Geopelia striata</i> | * <i>Patagioenas araucana</i> | <i>Ptilinopus purpuratus</i> |
| * <i>Geophaps plumifera</i> | <i>Patagioenas caribaea</i> | * <i>Ptilinopus rarotongensis</i> |
| <i>Geophaps scripta</i> | * <i>Patagioenas cayennensis</i> | * <i>Ptilinopus regina</i> |
| <i>Geophaps smithii</i> | * <i>Patagioenas corensis</i> | * <i>Ptilinopus richardsii</i> |
| * <i>Geotrygon albifacies</i> | * <i>Patagioenas fasciata</i> | * <i>Ptilinopus rivoli</i> |
| <i>Geotrygon caniceps</i> | * <i>Patagioenas flavirostris</i> | <i>Ptilinopus roseicapilla</i> |
| <i>Geotrygon carrikeri</i> | <i>Patagioenas goodsoni</i> | * <i>Ptilinopus solomonensis</i> |
| * <i>Geotrygon costaricensis</i> | <i>Patagioenas inornata</i> | <i>Ptilinopus subgularis</i> |
| <i>Geotrygon frenata</i> | * <i>Patagioenas leucocephala</i> | * <i>Ptilinopus superbus</i> |
| <i>Geotrygon goldmani</i> | * <i>Patagioenas maculosa</i> | <i>Ptilinopus tannensis</i> |
| * <i>Geotrygon chiriquensis</i> | <i>Patagioenas nigrirostris</i> | * <i>Ptilinopus victor</i> |
| <i>Geotrygon chrysia</i> | * <i>Patagioenas oenops</i> | <i>Ptilinopus viridis</i> |
| <i>Geotrygon lawrencii</i> | * <i>Patagioenas picazuro</i> | <i>Ptilinopus wallacii</i> |
| <i>Geotrygon linearis</i> | * <i>Patagioenas plumbea</i> | * <i>Reinwardtoena browni</i> |
| * <i>Geotrygon montana</i> | * <i>Patagioenas speciosa</i> | <i>Reinwardtoena crassirostris</i> |
| <i>Geotrygon mystacea</i> | * <i>Patagioenas squamosa</i> | <i>Reinwardtoena reinwardtsii</i> |
| * <i>Geotrygon saphirina</i> | * <i>Patagioenas subvinacea</i> | <i>Starnoenas cyanocephala</i> |
| <i>Geotrygon veraguensis</i> | * <i>Petrophassa albipennis</i> | * <i>Stigmatopelia chinensis</i> |
| * <i>Geotrygon versicolor</i> | <i>Petrophassa rufipennis</i> | * <i>Stigmatopelia senegalensis</i> |
| <i>Geotrygon violacea</i> | * <i>Phapitreron amethystinus</i> | * <i>Streptopelia bitorquata</i> |
| * <i>Goura cristata</i> | <i>Phapitreron brunneiceps</i> | * <i>Streptopelia capicola</i> |
| <i>Goura scheepmakeri</i> | <i>Phapitreron cinereiceps</i> | * <i>Streptopelia decaocto</i> |
| * <i>Goura victoria</i> | * <i>Phapitreron leucotis</i> | * <i>Streptopelia decipiens</i> |
| * <i>Gymnophaps albertisii</i> | <i>Phaps elegans</i> | * <i>Streptopelia hypopyrrha</i> |
| <i>Gymnophaps mada</i> | <i>Phaps histrionica</i> | <i>Streptopelia lugens</i> |
| <i>Gymnophaps solomonensis</i> | * <i>Phaps chalcontera</i> | * <i>Streptopelia orientalis</i> |
| * <i>Henicophaps novaeseelandiae</i> | <i>Ptilinopus arcanus</i> | <i>Streptopelia reichenowi</i> |
| * <i>Henicophaps albifrons</i> | <i>Ptilinopus aurantiifrons</i> | * <i>Streptopelia roseogrisea</i> |
| <i>Henicophaps foersteri</i> | <i>Ptilinopus bernsteinii</i> | * <i>Streptopelia semitorquata</i> |
| * <i>Chalcophaps indica</i> | <i>Ptilinopus cinctus</i> | * <i>Streptopelia tranquebarica</i> |
| * <i>Chalcophaps stephani</i> | <i>Ptilinopus coralensis</i> | * <i>Streptopelia turtur</i> |
| <i>Leptotila battyi</i> | <i>Ptilinopus coronulatus</i> | * <i>Streptopelia vinacea</i> |
| * <i>Leptotila cassini</i> | <i>Ptilinopus dohertyi</i> | <i>Treron apicauda</i> |
| <i>Leptotila conoveri</i> | <i>Ptilinopus dupetithouarsii</i> | * <i>Treron australis</i> |
| * <i>Leptotila jamaicensis</i> | <i>Ptilinopus eugeniae</i> | <i>Treron bicinctus</i> |
| * <i>Leptotila megalura</i> | <i>Ptilinopus fischeri</i> | * <i>Treron calvus</i> |
| <i>Leptotila ochraceiventris</i> | <i>Ptilinopus granulifrons</i> | <i>Treron capellei</i> |
| <i>Leptotila pallida</i> | <i>Ptilinopus greyii</i> | <i>Treron curvirostra</i> |
| * <i>Leptotila plumbeiceps</i> | <i>Ptilinopus huttoni</i> | <i>Treron floris</i> |
| * <i>Leptotila rufaxilla</i> | <i>Ptilinopus hyogastrus</i> | <i>Treron formosae</i> |
| * <i>Leptotila verreauxi</i> | <i>Ptilinopus chalcurus</i> | <i>Treron fulvicollis</i> |
| <i>Leptotila wellsi</i> | <i>Ptilinopus insolitus</i> | <i>Treron griseicauda</i> |
| * <i>Leucosarcia melanoleuca</i> | <i>Ptilinopus insularis</i> | <i>Treron olax</i> |
| * <i>Lopholaimus antarcticus</i> | <i>Ptilinopus iozonus</i> | <i>Treron oxyurus</i> |
| * <i>Macropygia amboinensis</i> | <i>Ptilinopus jambu</i> | <i>Treron pembraensis</i> |
| <i>Macropygia emiliana</i> | <i>Ptilinopus layardi</i> | <i>Treron phoenicopterus</i> |
| * <i>Macropygia mackinlayi</i> | * <i>Ptilinopus leclancheri</i> | <i>Treron pompadora</i> |
| <i>Macropygia magna</i> | * <i>Ptilinopus luteovirens</i> | <i>Treron psittaceus</i> |
| <i>Macropygia nigrirostris</i> | * <i>Ptilinopus magnificus</i> | <i>Treron sanctithomae</i> |
| <i>Macropygia ruficeps</i> | <i>Ptilinopus marchei</i> | <i>Treron seimundi</i> |
| <i>Macropygia rufipennis</i> | * <i>Ptilinopus melanospilus</i> | * <i>Treron sieboldii</i> |
| * <i>Macropygia tenuirostris</i> | <i>Ptilinopus merrilli</i> | <i>Treron sphenurus</i> |
| <i>Macropygia unchall</i> | <i>Ptilinopus monacha</i> | <i>Treron teysmannii</i> |
| * <i>Metriopelia aymara</i> | <i>Ptilinopus naina</i> | * <i>Treron vernans</i> |
| * <i>Metriopelia ceciliae</i> | * <i>Ptilinopus occipitalis</i> | * <i>Treron waalia</i> |
| * <i>Metriopelia melanoptera</i> | <i>Ptilinopus ornatus</i> | * <i>Trugon terrestris</i> |
| * <i>Metriopelia morenoi</i> | <i>Ptilinopus pelewensis</i> | * <i>Turacoena manadensis</i> |
| * <i>Nesoenas mayeri</i> | <i>Ptilinopus perlatus</i> | <i>Turacoena modesta</i> |

Turtur abyssinicus
 * Turtur afer
 * Turtur brehmeri
 * Turtur chalcospilos
 Turtur tympanistria

* Uropelia campestris
 * Zenaida asiatica
 * Zenaida auriculata
 * Zenaida aurita
 * Zenaida galapagoensis

* Zenaida graysoni
 * Zenaida macroura
 * Zenaida meloda

Furnariidae

* Acrobatornis fonsceai
 Anabacerthia amaurotis
 * Anabacerthia striaticollis
 Anabacerthia variegaticeps
 * Anabazenops dorsalis
 * Anabazenops fuscus
 * Ancistrops strigilatus
 * Anumbius annumbi
 Aphrastura masafuerae
 * Aphrastura spinicauda
 * Asthenes anthoides
 * Asthenes baeri
 Asthenes berlepschi
 * Asthenes dorbignyi
 * Asthenes flammulata
 Asthenes heterura
 Asthenes hudsoni
 * Asthenes humilis
 Asthenes luizae
 Asthenes maculicauda
 * Asthenes modesta
 * Asthenes ottonis
 * Asthenes pudibunda
 * Asthenes pyrrholeuca
 * Asthenes sclateri
 * Asthenes urubambensis
 Asthenes virgata
 * Asthenes wyatti
 * Automolus infuscatus
 * Automolus leucophthalmus
 * Automolus melanopezus
 * Automolus ochrolaemus
 * Automolus rubiginosus
 * Automolus rufipileatus
 * Berlepschia rikeri
 * Certhiaxis cinnamomeus
 Certhiaxis mustelinus
 Cichlocolaptes leucophrus
 * Cinclodes albidiventris
 Cinclodes albiventris
 * Cinclodes antarcticus
 * Cinclodes aricomae
 * Cinclodes atacamensis
 * Cinclodes comechingonus
 * Cinclodes excelsior
 * Cinclodes fuscus
 * Cinclodes nigrofumosus
 * Cinclodes olrogi
 * Cinclodes oustaleti
 * Cinclodes pabsti
 * Cinclodes palliatus
 * Cinclodes patagonicus
 * Cinclodes taczanowskii
 * Clibanornis dendrocolaptoides

* Coryphistera alaudina
 * Cranioleuca albicapilla
 * Cranioleuca albiceps
 * Cranioleuca antisimensis
 * Cranioleuca baroni
 * Cranioleuca curtata
 * Cranioleuca demissa
 * Cranioleuca erythroptera
 Cranioleuca gutturata
 Cranioleuca hellmayri
 * Cranioleuca henricae
 * Cranioleuca marcapatae
 Cranioleuca muelleri
 * Cranioleuca obsoleta
 Cranioleuca pallida
 * Cranioleuca pyrrhophia
 Cranioleuca semicinerea
 * Cranioleuca subcristata
 * Cranioleuca sulphurifera
 Cranioleuca vulpecula
 * Cranioleuca vulpina
 * Furnarius cristatus
 * Furnarius figulus
 * Furnarius leucopus
 Furnarius minor
 * Furnarius rufus
 Furnarius torridus
 * Geositta antarctica
 * Geositta crassirostris
 * Geositta cunicularia
 * Geositta isabellina
 * Geositta maritima
 * Geositta peruviana
 * Geositta poecliptera
 * Geositta punensis
 * Geositta rufipennis
 * Geositta saxicolina
 * Geositta tenuirostris
 * Gyalophylax hellmayri
 * Heliobletus contaminatus
 * Hellmayrea gularis
 * Hylocryptus erythrocephalus
 Hylocryptus rectirostris
 * Hylocistis subulatus
 * Leptasthenura aegithaloides
 Leptasthenura andicola
 * Leptasthenura fuliginiceps
 * Leptasthenura pileata
 * Leptasthenura platensis
 Leptasthenura setaria
 Leptasthenura striata
 Leptasthenura striolata
 Leptasthenura xenothorax
 * Leptasthenura yanacensis

* Limnocites rectirostris
 * Limnornis curvirostris
 * Lochmias nematura
 * Margarornis bellulus
 * Margarornis rubiginosus
 * Margarornis squamiger
 Margarornis stellatus
 * Megaxenops parnaguae
 * Metopothrix aurantiaca
 * Ochetorhynchus andaecola
 * Ochetorhynchus melanura
 * Ochetorhynchus phoenicurus
 * Ochetorhynchus ruficaudus
 Phacellodomus dorsalis
 * Phacellodomus erythropterus
 Phacellodomus ferrugineigula
 * Phacellodomus maculipectus
 * Phacellodomus ruber
 * Phacellodomus rufifrons
 Phacellodomus sibilatrix
 * Phacellodomus striaticeps
 * Phacellodomus striaticollis
 * Philydor atricapillus
 Philydor erythrocerum
 Philydor erythropterus
 Philydor fuscipenne
 * Philydor lichtensteini
 Philydor novaesi
 * Philydor pyrrhodes
 * Philydor ruficaudatus
 Philydor rufum
 * Phleocryptes melanops
 * Premnoplex brunnescens
 * Premnoplex tatei
 * Pseudocolaptes boissonneautii
 * Pseudocolaptes lawrencii
 Pseudoseisura cristata
 Pseudoseisura gutturalis
 * Pseudoseisura lophotes
 Pseudoseisura unirufa
 * Pygarrhichas albogularis
 * Roraimia adusta
 Sclerurus albigularis
 Sclerurus caudacutus
 * Sclerurus guatemalensis
 * Sclerurus mexicanus
 Sclerurus rufigularis
 * Sclerurus scansor
 * Schoeniophylax phryganophilus
 Simoxenops striatus
 * Simoxenops ucayalae
 * Siptornis striaticollis
 * Siptornopsis hypochondriaca
 * Spartonoica maluroides

- * *Sylviorthorhynchus desmursii*
- * *Synallaxis albescens*
- Synallaxis albigularis*
- Synallaxis albilora*
- * *Synallaxis azarae*
- Synallaxis brachyura*
- * *Synallaxis cabanisi*
- * *Synallaxis candei*
- Synallaxis castanea*
- * *Synallaxis cinerascens*
- * *Synallaxis cinnamomea*
- Synallaxis courseni*
- * *Synallaxis erythrothorax*
- * *Synallaxis frontalis*
- Synallaxis fuscorufa*
- Synallaxis gujanensis*
- Synallaxis hypospodia*
- Synallaxis cherriei*
- Synallaxis infuscata*
- Synallaxis kollari*
- Synallaxis macconnelli*

- Synallaxis maranonica*
- Synallaxis moesta*
- Synallaxis propinqua*
- * *Synallaxis ruficapilla*
- * *Synallaxis rutilans*
- * *Synallaxis scutata*
- * *Synallaxis spixi*
- * *Synallaxis stictothorax*
- Synallaxis subpudica*
- Synallaxis tithys*
- Synallaxis unirufa*
- Synallaxis whitneyi*
- Synallaxis zimneri*
- Syndactyla dimidiata*
- Syndactyla guttulata*
- Syndactyla roraimae*
- Syndactyla ruficollis*
- * *Syndactyla rufosuperciliata*
- Syndactyla subalaris*
- * *Tarphonomus certhioides*
- * *Tarphonomus harterti*

- * *Thripadectes flammulatus*
- Thripadectes holostictus*
- * *Thripadectes ignobilis*
- Thripadectes melanorhynchus*
- * *Thripadectes rufobrunneus*
- Thripadectes scrutator*
- Thripadectes virgaticeps*
- Thripophaga berlepschi*
- * *Thripophaga fusciceps*
- Thripophaga cherriei*
- Thripophaga macroura*
- * *Upucerthia albigula*
- * *Upucerthia dumetaria*
- * *Upucerthia jelskii*
- Upucerthia saturator*
- * *Upucerthia validirostris*
- Xenerpestes minlosi*
- * *Xenerpestes singularis*
- * *Xenops minutus*
- * *Xenops rutilans*
- Xenops tenuirostris*

Picidae

- * *Blythipicus pyrrhotis*
- * *Blythipicus rubiginosus*
- * *Campephilus gayaquilensis*
- * *Campephilus guatemalensis*
- * *Campephilus haematogaster*
- * *Campephilus imperialis*
- * *Campephilus leucopogon*
- * *Campephilus magellanicus*
- * *Campephilus melanoleucos*
- * *Campephilus pollens*
- * *Campephilus principalis*
- Campephilus robustus*
- * *Campephilus rubricollis*
- Campethera abingoni*
- Campethera bennettii*
- * *Campethera cailliautii*
- * *Campethera caroli*
- Campethera maculosa*
- Campethera mombassica*
- * *Campethera nivosus*
- Campethera notata*
- Campethera nubica*
- Campethera punctuligera*
- Campethera tullbergi*
- * *Celeus brachyurus*
- Celeus castaneus*
- * *Celeus elegans*
- * *Celeus flavescens*
- * *Celeus flavus*
- * *Celeus grammicus*
- * *Celeus loricatus*
- * *Celeus lugubris*
- Celeus obrieni*
- * *Celeus spectabilis*
- Celeus torquatus*
- Celeus undatus*
- * *Colaptes atricollis*
- * *Colaptes auratus*

- * *Colaptes auricularis*
- * *Colaptes campestris*
- * *Colaptes fernandinae*
- Colaptes chrysoides*
- * *Colaptes melanochloros*
- * *Colaptes pitius*
- * *Colaptes punctigula*
- * *Colaptes rivolii*
- * *Colaptes rubiginosus*
- * *Colaptes rupicola*
- Dendrocopos assimilis*
- Dendrocopos atratus*
- Dendrocopos auriceps*
- * *Dendrocopos canicapillus*
- Dendrocopos cathpharius*
- Dendrocopos darjellensis*
- Dendrocopos dorae*
- Dendrocopos himalayensis*
- * *Dendrocopos hyperythrus*
- * *Dendrocopos kizuki*
- Dendrocopos leucopterus*
- * *Dendrocopos leucotos*
- * *Dendrocopos macei*
- * *Dendrocopos maculatus*
- * *Dendrocopos mahrattensis*
- * *Dendrocopos major*
- * *Dendrocopos medius*
- * *Dendrocopos minor*
- * *Dendrocopos moluccensis*
- Dendrocopos nanus*
- * *Dendrocopos noguchii*
- Dendrocopos obsoletus*
- Dendrocopos ramsayi*
- * *Dendrocopos syriacus*
- Dendrocopos temminckii*
- Dendrocopos abyssinicus*
- Dendrocopos elachus*
- * *Dendrocopos fuscescens*

- Dendropicops gabonensis*
- Dendropicops poecilolaemus*
- Dendropicops stierlingi*
- Dinopium benghalense*
- * *Dinopium javanense*
- Dinopium rafflesii*
- * *Dinopium shorii*
- Dryocopus galeatus*
- Dryocopus hodgei*
- Dryocopus javensis*
- * *Dryocopus lineatus*
- * *Dryocopus martius*
- * *Dryocopus pileatus*
- Dryocopus schulzi*
- * *Gecinulus grantia*
- Gecinulus viridis*
- * *Geocolaptes olivaceus*
- * *Hemicircus canente*
- Hemicircus concretus*
- Chrysocolaptes festivus*
- * *Chrysocolaptes lucidus*
- Jynx ruficollis*
- * *Jynx torquilla*
- Meiglyptes jugularis*
- * *Meiglyptes tristis*
- * *Meiglyptes tukki*
- * *Melanerpes aurifrons*
- * *Melanerpes cactorum*
- * *Melanerpes candidus*
- * *Melanerpes carolinus*
- Melanerpes cruentatus*
- * *Melanerpes erythrocephalus*
- * *Melanerpes flavifrons*
- * *Melanerpes formicivorus*
- * *Melanerpes herminieri*
- Melanerpes hoffmannii*
- Melanerpes hypopolius*
- Melanerpes chrysauchen*

- Melanerpes chrysogenys
- * Melanerpes lewis
- Melanerpes portoricensis
- * Melanerpes pucherani
- Melanerpes pulcher
- * Melanerpes pygmaeus
- Melanerpes radiolatus
- Melanerpes rubricapillus
- * Melanerpes striatus
- Melanerpes superciliaris
- * Melanerpes uropygialis
- * Mesopicos elliotii
- * Mesopicos goertae
- * Mesopicos griseocephalus
- Mulleripicus fulvus
- * Mulleripicus funebris
- Mulleripicus pulverulentus
- * Nesocites micromegas
- * Picoides albolarvatus
- * Picoides arcticus
- * Picoides arizonae
- * Picoides borealis
- * Picoides dorsalis
- * Picoides fumigatus
- * Picoides nuttallii
- * Picoides pubescens
- * Picoides scalaris
- * Picoides stricklandi
- * Picoides tridactylus
- * Picoides villosus
- Piculus aurulentus
- Piculus callopterus
- * Piculus flavigula
- * Piculus chrysochloros

- * Piculus leucolaemus
- Piculus litae
- Piculus simplex
- Picumnus albosquamatus
- * Picumnus aurifrons
- Picumnus castelnaui
- Picumnus cinnamomeus
- * Picumnus cirratus
- Picumnus dorbignyanus
- * Picumnus exilis
- Picumnus fulvescens
- Picumnus fuscus
- Picumnus granadensis
- * Picumnus innominatus
- Picumnus lafresnayi
- Picumnus limae
- Picumnus minutissimus
- * Picumnus nebulosus
- Picumnus olivaceus
- Picumnus pumilus
- Picumnus pygmaeus
- * Picumnus rufiventris
- Picumnus sclateri
- * Picumnus spilogaster
- Picumnus squamulatus
- Picumnus steindachneri
- Picumnus subtilis
- * Picumnus temminckii
- * Picus awokera
- * Picus canus
- * Picus erythropterus
- * Picus flavinucha
- * Picus chlorolophus
- * Picus mentalis

- * Picus mineaceus
- * Picus puniceus
- * Picus rabieri
- Picus squamatus
- * Picus vaillantii
- * Picus viridanus
- * Picus vittatus
- * Picus xanthopygaeus
- * Reinwardtipicus validus
- * Sasia abnormis
- * Sasia africana
- * Sasia ochracea
- * Sphyrapicus nuchalis
- * Sphyrapicus ruber
- * Sphyrapicus thyroideus
- * Sphyrapicus varius
- Thripias namaquus
- * Thripias pyrrhogaster
- Thripias xantholophus
- * Veniliornis affinis
- * Veniliornis callonotus
- * Veniliornis cassini
- * Veniliornis dignus
- * Veniliornis frontalis
- * Veniliornis chocoensis
- * Veniliornis kirkii
- * Veniliornis lignarius
- Veniliornis maculifrons
- * Veniliornis mixtus
- * Veniliornis nigriceps
- * Veniliornis passerinus
- Veniliornis sanguineus
- * Veniliornis spilogaster
- * Xiphidiopicus percussus

Psittacidae

- * Agapornis canus
- * Agapornis fischeri
- * Agapornis lilianae
- * Agapornis nigrigenis
- * Agapornis personatus
- * Agapornis pullarius
- * Agapornis roseicollis
- Agapornis swindernianus
- * Agapornis taranta
- * Alipiopsitta xanthops
- * Alisterus amboinensis
- * Alisterus chloropterus
- * Alisterus scapularis
- * Amazona aestiva
- * Amazona agilis
- * Amazona albifrons
- * Amazona amazonica
- * Amazona arausiaca
- * Amazona auropalliata
- * Amazona autumnalis
- * Amazona barbadensis
- * Amazona brasiliensis
- * Amazona collaria
- * Amazona dufresniana
- * Amazona farinosa

- * Amazona festiva
- * Amazona finschi
- * Amazona guildingii
- * Amazona imperialis
- * Amazona lewalli
- * Amazona leucocephala
- * Amazona ochrocephala
- * Amazona oratrix
- * Amazona pretrei
- * Amazona rhodocorytha
- * Amazona tucumana
- * Amazona ventralis
- * Amazona versicolor
- * Amazona vinacea
- * Amazona viridigenalis
- * Amazona vittata
- Amazona xantholora
- * Anodorhynchus hyacinthinus
- * Anodorhynchus leari
- * Aprosmictus erythropterus
- * Aprosmictus jonquillaceus
- Ara ambiguus
- * Ara ararauna
- * Ara glaucogularis
- * Ara chloropterus

- * Ara macao
- Ara militaris
- Ara rubrogenys
- * Ara severus
- * Aratinga acuticaudata
- * Aratinga aurea
- * Aratinga auricapillus
- Aratinga brevipes
- * Aratinga cactorum
- Aratinga canicularis
- Aratinga erythropterus
- Aratinga euops
- Aratinga finschi
- Aratinga holochlora
- Aratinga chloroptera
- * Aratinga jandaya
- * Aratinga leucophthalma
- * Aratinga mitrata
- * Aratinga nana
- * Aratinga pertinax
- Aratinga rubritorquis
- * Aratinga solstitialis
- Aratinga wagleri
- * Aratinga weddellii
- * Barnardius zonarius

| | | |
|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| * Bolbopsittacus lunulatus | Forpus xanthops | * Neophema elegans |
| Bolborhynchus ferrugineifrons | * Forpus xanthopterygius | * Neophema chrysogaster |
| * Bolborhynchus lineola | Geoffroyus geoffroyi | * Neophema chrysostoma |
| Bolborhynchus orbygniesius | * Geoffroyus heteroclitus | * Neophema petrophila |
| * Brotogeris cyanoptera | Geoffroyus simplex | * Neophema pulchella |
| * Brotogeris chiriri | * Glossopsitta concinna | * Neophema splendida |
| * Brotogeris chrysoptera | * Glossopsitta porphyrocephala | * Neopsephotus bourkii |
| * Brotogeris jugularis | Glossopsitta pusilla | * Neopsittacus musschenbroekii |
| * Brotogeris pyrrhoptera | * Graydidascalus brachyurus | * Neopsittacus pullicauda |
| * Brotogeris sanctithomae | * Hapalopsittaca amazonina | Nestor meridionalis |
| * Brotogeris tirica | Hapalopsittaca melanotis | Nestor notabilis |
| * Brotogeris versicolurus | Hapalopsittaca pyrrhops | * Northiella haematogaster |
| Cacatua alba | * Chalcopsitta atra | Nymphicus hollandicus |
| Cacatua ducorpsii | * Chalcopsitta cardinalis | Ognorhynchus icterotis |
| Cacatua galerita | * Chalcopsitta duivenbodei | * Oreopsittacus arfaki |
| Cacatua goffiniana | * Chalcopsitta sintillata | * Orthopsittaca manilata |
| Cacatua haematuropygia | Charmosyna amabilis | * Pezoporus occidentalis |
| Cacatua leadbeateri | Charmosyna diadema | * Pezoporus wallicus |
| Cacatua moluccensis | Charmosyna josefinae | * Phigys solitarius |
| Cacatua ophthalmica | Charmosyna margarethae | * Pionites leucogaster |
| Cacatua pastinator | Charmosyna meeki | * Pionites melanocephalus |
| Cacatua roseicapilla | Charmosyna multistriata | * Pionopsitta pileata |
| Cacatua sanguinea | Charmosyna palmarum | * Pionus fuscus |
| * Cacatua sulphurea | * Charmosyna papou | * Pionus chalcopterus |
| Cacatua tenuirostris | * Charmosyna placentis | * Pionus maximiliani |
| Callocephalon fimbriatum | * Charmosyna pulchella | * Pionus menstruus |
| Calyptorhynchus banksii | Charmosyna rubrigularis | * Pionus senilis |
| Calyptorhynchus baudinii | * Charmosyna rubronotata | * Pionus sordidus |
| Calyptorhynchus funereus | Charmosyna toxopei | * Pionus tumultuosus |
| Calyptorhynchus lathami | Charmosyna wilhelminae | * Platycercus adscitus |
| Calyptorhynchus latirostris | * Lathamus discolor | * Platycercus caledonicus |
| * Coracopsis nigra | * Leptosittaca branickii | * Platycercus elegans |
| * Coracopsis vasa | Loriculus amabilis | * Platycercus eximius |
| * Cyanoliseus patagonus | Loriculus aurantiifrons | * Platycercus icterotis |
| * Cyanopsitta spixii | * Loriculus beryllinus | * Platycercus venustus |
| * Cyanoramphus auriceps | * Loriculus catamene | Poicephalus crassus |
| Cyanoramphus cookii | Loriculus exilis | * Poicephalus cryptoxanthus |
| * Cyanoramphus forbesi | Loriculus flosculus | Poicephalus flavifrons |
| * Cyanoramphus malherbi | * Loriculus galgulus | * Poicephalus gulielmi |
| * Cyanoramphus novaezelandiae | * Loriculus philippensis | * Poicephalus meyeri |
| Cyanoramphus saisseti | * Loriculus pusillus | * Poicephalus robustus |
| * Cyanoramphus unicolor | Loriculus sclateri | Poicephalus rueppellii |
| * Cyclopsitta diophthalma | * Loriculus stigmatum | * Poicephalus rufiventris |
| Cyclopsitta guliemitertii | Loriculus tener | * Poicephalus senegalus |
| * Deroptylus accipitrinus | Loriculus vernalis | * Polytelis alexandrae |
| * Diopsittaca nobilis | * Lorius albidinucha | * Polytelis anthopeplus |
| * Eclectus roratus | Lorius domicella | Polytelis swainsonii |
| Enicognathus ferrugineus | * Lorius garrulus | * Primolius auricollis |
| * Enicognathus leptorhynchus | Lorius hypoinochrous | * Primolius couloni |
| * Eos bornea | Lorius chlorocercus | * Primolius maracana |
| * Eos cyanogenia | * Lorius lory | Prioniturus discurus |
| Eos histrio | * Melopsittacus undulatus | Prioniturus flavicans |
| * Eos reticulata | * Micropsitta bruijnii | * Prioniturus luconensis |
| Eos semilarvata | * Micropsitta finschii | Prioniturus moda |
| * Eos squamata | Micropsitta geelvinkiana | Prioniturus montanus |
| * Eunymphicus cornutus | * Micropsitta keiensis | Prioniturus platenae |
| * Eunymphicus uvaensis | Micropsitta meeki | Prioniturus platurus |
| Forpus coelestis | * Micropsitta pusio | Prioniturus verticalis |
| Forpus conspicillatus | * Myiopsitta monachus | Prioniturus waterstradti |
| Forpus cyanopygius | * Nandayus nenday | Probosciger aterrimus |
| Forpus modestus | * Nannopsittaca dachilleae | Prosopeia personata |
| * Forpus passerinus | * Nannopsittaca panychlora | Prosopeia splendens |

- * *Prosopeia tabuensis*
- * *Psephotus dissimilis*
- * *Psephotus haematonotus*
- Psephotus chrysopterygius*
- * *Psephotus varius*
- * *Pseudeos fuscata*
- * *Psilopsiagon aurifrons*
- * *Psilopsiagon aymara*
- Psittacella brehmii*
- Psittacella madaraszii*
- Psittacella modesta*
- Psittacella picta*
- * *Psittacula alexandri*
- * *Psittacula calthropae*
- Psittacula caniceps*
- * *Psittacula columboides*
- * *Psittacula cyanocephala*
- * *Psittacula derbiana*
- * *Psittacula eques*
- * *Psittacula eupatria*
- * *Psittacula finschii*
- * *Psittacula himalayana*
- * *Psittacula krameri*
- * *Psittacula longicauda*
- * *Psittacula roseata*
- * *Psittaculirostris desmarestii*
- * *Psittaculirostris edwardsii*
- Psittaculirostris salvadorii*
- * *Psitteuteles goldiei*
- Psitteuteles iris*

Strigidae

- * *Aegolius acadicus*
- * *Aegolius funereus*
- * *Aegolius harrisii*
- Aegolius ridgwayi*
- Asio abyssinicus*
- * *Asio capensis*
- * *Asio flammeus*
- Asio madagascariensis*
- * *Asio otus*
- Asio stygius*
- * *Athene brama*
- * *Athene cunicularia*
- * *Athene noctua*
- * *Bubo africanus*
- * *Bubo ascalaphus*
- * *Bubo bengalensis*
- * *Bubo bubo*
- * *Bubo capensis*
- Bubo coromandus*
- * *Bubo lacteus*
- Bubo leucostictus*
- * *Bubo nipalensis*
- Bubo philippensis*
- Bubo poensis*
- * *Bubo scandiaca*
- Bubo shelleyi*
- Bubo sumatranus*
- * *Bubo virginianus*
- Bubo vosseleri*

- Psitteuteles versicolor*
- * *Psittinus cyanurus*
- * *Psittrichas fulgidus*
- * *Purpureicephalus spurius*
- Pyrrhura aurantiocephala*
- * *Pyrrhura barrabandi*
- * *Pyrrhura caica*
- * *Pyrrhura haematotis*
- * *Pyrrhura pulchra*
- * *Pyrrhura pyrrhura*
- * *Pyrrhura vulturina*
- * *Pyrrhura albipectus*
- Pyrrhura calliptera*
- * *Pyrrhura cruentata*
- Pyrrhura devillei*
- Pyrrhura egregia*
- * *Pyrrhura frontalis*
- * *Pyrrhura griseipectus*
- Pyrrhura hoematotis*
- * *Pyrrhura hoffmanni*
- * *Pyrrhura lepida*
- * *Pyrrhura leucotis*
- * *Pyrrhura melanura*
- * *Pyrrhura molinae*
- * *Pyrrhura orcesi*
- * *Pyrrhura perlata*
- * *Pyrrhura pfrimeri*
- * *Pyrrhura picta*
- * *Pyrrhura rhodocephala*
- * *Pyrrhura rupicola*

- Glaucidium albertinum*
- * *Glaucidium bolivianum*
- * *Glaucidium brasilianum*
- Glaucidium brodiei*
- * *Glaucidium capense*
- Glaucidium castaneum*
- Glaucidium castanonotum*
- Glaucidium castanopterum*
- Glaucidium costaricanum*
- * *Glaucidium cuculoides*
- * *Glaucidium gnoma*
- * *Glaucidium griseiceps*
- * *Glaucidium hardyi*
- * *Glaucidium jardinii*
- * *Glaucidium minutissimum*
- Glaucidium mooreorum*
- * *Glaucidium nanum*
- Glaucidium nubicola*
- Glaucidium palmarum*
- Glaucidium parkeri*
- * *Glaucidium passerinum*
- * *Glaucidium perlatum*
- * *Glaucidium peruanum*
- Glaucidium radiatum*
- Glaucidium sanchezi*
- Glaucidium siju*
- Glaucidium sjostedti*
- * *Glaucidium tephronotum*
- Gymnoglaux lawrencii*

- Pyrrhura viridicata*
- * *Rhynchopsitta pachyrhyncha*
- Rhynchopsitta terrisi*
- Strigops habroptila*
- Tanygnathus gramineus*
- * *Tanygnathus lucionensis*
- * *Tanygnathus megalorhynchus*
- * *Tanygnathus sumatranus*
- * *Touit batavicus*
- Touit costaricensis*
- Touit dilectissimus*
- Touit huetii*
- Touit melanonotus*
- Touit purpuratus*
- Touit stictopterus*
- Touit surdus*
- * *Trichoglossus malachitacea*
- * *Trichoglossus euteles*
- Trichoglossus flavoviridis*
- * *Trichoglossus haematodus*
- * *Trichoglossus chlorolepidotus*
- * *Trichoglossus johnstoniae*
- * *Trichoglossus ornatus*
- Trichoglossus rubiginosus*
- * *Vini australis*
- Vini kuhlii*
- Vini peruviana*
- Vini stepheni*
- Vini ultramarina*

- Heteroglaux blewitti*
- Jubula lettii*
- Ketupa blakistoni*
- Ketupa flavipes*
- * *Ketupa ketupu*
- * *Ketupa zeylonensis*
- * *Lophostrix cristata*
- * *Megascops albogularis*
- * *Megascops asio*
- * *Megascops atricapilla*
- Megascops clarkii*
- Megascops colombianus*
- Megascops cooperi*
- * *Megascops guatemalae*
- * *Megascops hoyi*
- * *Megascops choliba*
- Megascops ingens*
- * *Megascops kennicottii*
- * *Megascops koepckeae*
- Megascops nudipes*
- * *Megascops petersoni*
- * *Megascops roboratus*
- * *Megascops sanctaetatarinae*
- * *Megascops trichopsis*
- * *Megascops watsonii*
- * *Micrathene whitneyi*
- Nesasio solomonensis*
- Ninox affinis*
- Ninox burhani*

| | | |
|--------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|
| * <i>Ninox connivens</i> | * <i>Otus flammeolus</i> | <i>Otus umbra</i> |
| <i>Ninox ios</i> | <i>Otus fuliginosus</i> | * <i>Pseudoscops clamator</i> |
| <i>Ninox jacquinoti</i> | * <i>Mimizuku gurneyi</i> | <i>Pseudoscops grammicus</i> |
| <i>Ninox meeki</i> | <i>Otus hartlaubi</i> | * <i>Pulsatrix koeniswaldiana</i> |
| * <i>Ninox natalis</i> | <i>Otus icterorhynchus</i> | <i>Pulsatrix melanota</i> |
| * <i>Ninox novaeseelandiae</i> | * <i>Otus insularis</i> | * <i>Pulsatrix perspicillata</i> |
| <i>Ninox odiosa</i> | * <i>Otus ireneae</i> | <i>Scotopelia bouvieri</i> |
| <i>Ninox ochracea</i> | * <i>Otus leucotis</i> | <i>Scotopelia peli</i> |
| * <i>Ninox philippensis</i> | * <i>Otus longicornis</i> | <i>Scotopelia ussheri</i> |
| <i>Ninox punctulata</i> | <i>Otus magicus</i> | <i>Strix albitarsis</i> |
| * <i>Ninox rudolfi</i> | <i>Otus manadensis</i> | * <i>Strix aluco</i> |
| * <i>Ninox rufa</i> | <i>Otus mantananensis</i> | * <i>Strix butleri</i> |
| * <i>Ninox scutulata</i> | * <i>Otus mayottensis</i> | <i>Strix fulvescens</i> |
| * <i>Ninox squamipila</i> | * <i>Otus megalotis</i> | <i>Strix huhula</i> |
| * <i>Ninox strenua</i> | <i>Otus mentawi</i> | <i>Strix hylophila</i> |
| <i>Ninox sumbaensis</i> | <i>Otus mindorensis</i> | <i>Strix chacoensis</i> |
| <i>Ninox superciliaris</i> | * <i>Otus mirus</i> | * <i>Strix leptogrammica</i> |
| <i>Ninox theomacha</i> | * <i>Otus moheliensis</i> | * <i>Strix nebulosa</i> |
| <i>Ninox variegata</i> | * <i>Otus pauliani</i> | <i>Strix nigrolineata</i> |
| <i>Otus alfredi</i> | * <i>Otus pambaensis</i> | * <i>Strix occidentalis</i> |
| <i>Otus alius</i> | <i>Otus podarginus</i> | <i>Strix ocellata</i> |
| <i>Otus angelinae</i> | <i>Otus rufescens</i> | * <i>Strix rufipes</i> |
| * <i>Otus bakkamoena</i> | * <i>Otus rutilus</i> | <i>Strix seloputo</i> |
| <i>Otus balli</i> | <i>Otus sagittatus</i> | * <i>Strix varia</i> |
| <i>Otus beccarii</i> | * <i>Otus scops</i> | * <i>Strix virgata</i> |
| <i>Otus brookii</i> | * <i>Otus senegalensis</i> | * <i>Strix woodfordii</i> |
| * <i>Otus brucei</i> | <i>Otus siaoensis</i> | * <i>Surnia ulula</i> |
| * <i>Otus capnodes</i> | <i>Otus silvicola</i> | <i>Uroglaux dimorpha</i> |
| <i>Otus collari</i> | * <i>Otus spilocephalus</i> | <i>Xenoglaux loweryi</i> |
| * <i>Otus elegans</i> | * <i>Otus sunia</i> | |
| <i>Otus enganensis</i> | <i>Otus thilohoffmanni</i> | |